

ПРИРОДНЫЕ ПРОЦЕССЫ И ДИНАМИКА ГЕОСИСТЕМ

УДК 574.4

НОВЫЕ ОЦЕНКИ ЗАПАСОВ ФИТОМАССЫ И ЧИСТАЯ ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ СТЕПНЫХ ЭКОСИСТЕМ СИБИРИ И КАЗАХСТАНА

© 2017 г. Аргента А. Титлянова, Светлана В. Шибарева

ФГБУН Институт почвоведения и агрохимии СО РАН, Новосибирск, Россия

e-mail: argenta@issa.nsc.ru

Поступила в редакцию 04.04.2016 г.

Аннотация. Рассматривается массив данных о запасах различных фракций фитомассы, надземной (*ANP*) и подземной (*BNP*) чистой первичной продукции в степных экосистемах, лежащих в пространстве от 65° до 117° в.д. и от 50° до 56° с.ш. Данные получены разными исследователями, работавшими по единой методике. В надземном ярусе различия между степями проявляются достаточно четко: усредненный максимальный запас зеленой фитомассы меняется в пределах 70 (опустыненная) – 310 г/м² (луговая степь). С продвижением на восток зеленая фитомасса уменьшается. Средние величины *ANP* лежат в пределах от 160 до 540 г/м² · год. В противоположность надземному ярусу запасы живых и мертвых подземных органов и величины подземной продукции мало отличаются друг от друга в луговых, настоящих и сухих степях. Запасы живой подземной фитомассы лежат в пределах 800–1400 г/м², подземной продукции (*BNP*): 1060–2300 г/м² · год в слое почвы 0–30 см. Чем суше степи, тем большая доля фитомассы сосредоточена в подземном ярусе. В зиму степные экосистемы уходят со значительным (около 1000 г/м²) запасом живых подземных органов. Благодаря живым корням, корневищам, узлам кущения, сохраняющимся в почве, растения переживают неблагоприятные для зеленой фитомассы периоды морозов, засухи и тяжелой пастбищной нагрузки. Подземный ярус – хранилище биоразнообразия степей.

Ключевые слова: степи, фитомасса, надземные органы, живые подземные органы растений, мертвая подземная фитомасса, чистая первичная надземная продукция, первичная подземная продукция.

DOI: 10.7868/S0373244417040041

PHYTOMASS STOCK AND NET PRIMARY PRODUCTION
IN THE STEPPE ECOSYSTEMS OF SIBERIA AND KAZAKHSTAN

Argenta A. Titlyanova and Svetlana V. Shibareva

Institute of Soil Science and Agrochemistry, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

e-mail: argenta@issa.nsc.ru

Received April 04, 2016

Abstract. The article reviews data on different phytomass fractions and aboveground (*ANP*) and belowground (*BNP*) net primary production in steppe ecosystems between LE65° and 117° and NL 50° and 56°. The data were obtained by different researchers, employing the same methods. The differences between steppes in the aboveground layer were quite distinct: the average maximum green phytomass content varied from 70 g/m² (deserted steppe) to 310 g/m² (meadow steppe). Green phytomass decreased eastward. The average values of *ANP* were in the range from 160 to 540 g/m² per year. In contrast to the aboveground phytomass, living and dead belowground plant parts and belowground production was found to be close to the ones in other steppe ecosystems, i.e. meadow, true and dry steppes. The living aboveground phytomass was shown to vary between 800–1400 g/m², while belowground production ranged 1060–2300 g/m² per year. Thus the drier the steppes, the greater the phytomass portion concentrates in soils. Before winter steppe ecosystems store and save significant amount (nearly 1000 g/m²) of living belowground plants organs. Due to living roots, rhizomes, tillering nodes that remain in soil, plants survive over the periods unfavorable for green phytomass development, such as frosts, droughts and heavy grazing pressure. The belowground layer safe keeps the biodiversity in steppes.

Keywords: steppes, phytomass, aboveground living plant organs, belowground living plant organs, dead belowground phytomass, aboveground net primary production, belowground primary production.

Введение. В настоящее время в литературе накоплен довольно обширный материал о запасах фитомассы, надземной (*ANP*) и подземной (*BNP*), величинах чистой первичной продукции в травяных экосистемах [1, 14]. Однако, несмотря на большой объем данных, выводы о влиянии почвы и климата на запасы и продукцию подземных органов растений в травяных экосистемах противоречивы по целому ряду причин: различные методы оценки запасов подземных органов растений, кратковременность наблюдения (в течение двух смежных лет *BNP* может меняться в два раза), влияние выпаса, сила которого редко указывается в количестве животных на 1 га.

Цель данной статьи представить материал, полученный и обработанный единым методом в степной полосе, протягивающейся по меридиану от 65° в.д. (Зауралье) до 117° в.д. (Забайкалье).

Все экосистемы лежат в широтном отрезке от 50° до 56° с.ш. (рис. 1). Поставленная задача — выявить географические тенденции изменения величин *ANP*, *BNP*, а также запасов живых и мертвых подземных органов.

Описание степей. При описании степей мы следуем классификации Лавренко и др. [4]. В составе растений остепненных лугов Западной Сибири преобладают ксеромезофитные луговые корневищные злаки и многочисленные виды разнотравья. Почвы — черноземы выщелоченные и обыкновенные (см. рис. 1).

Луговые степи более ксерофильны по сравнению с остепненными лугами. Они были широко представлены на Tobol-Ишимском и Ишим-Иртышском междуречьях, на Барабинской равнине и на Приобском плато. Почвы под ними — черноземы обыкновенные, выщелоченные и солонцеватые.

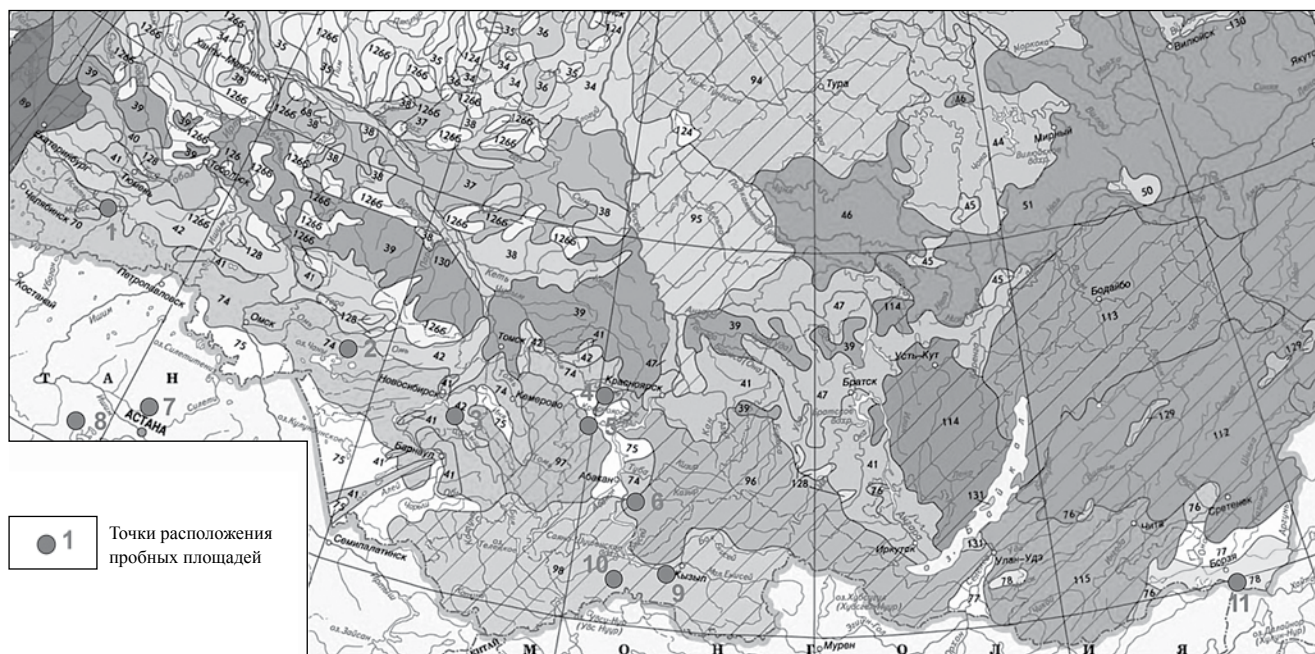


Рис. 1. Расположение пробных площадей.

Источник: сост. по [6].

Координаты:

1. Зауралье, Курганская обл. 55°30' с.ш.; 65°25' в.д.
2. Южная Сибирь, Бараба (Карачи) 55°20' с.ш.; 76°56' в.д.
3. Южная Сибирь, Приобье, Левобережье (Искитим) 54°38' с.ш.; 83°18' в.д.
4. Средняя Сибирь, Красноярский край (Назарово) 56°00' с.ш.; 90°23' в.д.
5. Средняя Сибирь, Красноярский край (Шарыпово) 55°31' с.ш.; 89°12' в.д.
6. Средняя Сибирь, Хакасия (Шушенское) 53°19' с.ш.; 91°57' в.д.
7. Казахстан (Шортанды) 51°41' с.ш.; 70°59' в.д.
8. Казахстан (Коргалжино) 50°38' с.ш.; 70°33' в.д.
9. Тыва (Суг-Аксы) 51°56' с.ш.; 94°14' в.д.
10. Тыва (Хандагайты) 50°43' с.ш.; 92°04' в.д.
11. Восточная Сибирь, Забайкалье (Харанор) 50°07' с.ш.; 116°40' в.д.

Настоящие степи широко распространены в Центрально-азиатской степной подобласти, где ранее занимали большие площади. Эти степи подразделяются на настоящие разнотравно-дерновинно-злаковые и сухие дерновинно- и корневищно-злаковые [4]. Настоящие степи расположены обычно на южных черноземах, сухие степи — на каштановых почвах. Настоящие мелкодерновинные злаковые степи Хакасии представлены осоково-овсецово-тырсовыми с караганой сообществами на выположенных вершинах и мелкодерновинно-злаково-тырсовыми с караганой на транзитных позициях. Восточно-казахстанские настоящие разнотравно-дерновинные степи широко распространены по денудационным равнинам, по озерно-аллювиальным равнинам южной части Западносибирской низменности и в низкогорьях Восточного Казахстана. Данные степи встречаются на южных, местами карбонатных черноземах (см. рис. 1).

Степи Юго-восточного Забайкалья своеобразны и не имеют аналогов на территории России. В растительном покрове господствуют степные ассоциации, относящиеся к ксерофильному варианту настоящих степей с господством злаков. Почвы под забайкальскими степями в основном мучнисто-карбонатные черноземы.

Заволжско-казахстанские сухие степи сформированы обычно сообществами ковылковой (*S. lessingiana*) формации, приурочены к темно-каштановым и чаще каштановым почвам, а также сообществами тырсовой (*S. cappilata*) формации, обычно на почвах легкого мехсостава (см. рис. 1).

Сухие степи Тувы образованы дерновинными злаками и полукустарничками. Наиболее типичной является четырехзлаковая степь, основу которой составляют *Stipa krylovii*, *Festuca pseudovina*, *Koeleria cristata* и *Cleistogenes squarrosa*. Сухие степи произрастают на каштановых почвах как тяжелого, так и легкого механического состава.

Опустыненные степи Тувы распространены как правило по шлейфам горных гряд в Убсунурской и Тувинской котловинах. Кустарничковый ярус представлен *Caragana pygmae*. В травяном ярусе господствуют плотнoderновинные злаки: *Stipa glareosa*, *S. krylovii*, *Cleistogenes squarrosa*, *Agropyron cristatum*. Часто основным доминантом выступает *Nanophyton grubovii*. Почвы обычно светло-каштановые супесчаные и суглинистые.

Методы исследования. Исследования и оценка параметров фитомассы проводились по единой методике, разработанной А.А. Титляновой [10]. Для краткости вводим обозначения: зеленая

фитомасса G ; максимальный запас $G - G_{max}$; ветошь — отмершие, стоящие на корню части растений — D ; подстилка — L ; живые подземные органы растений — B ; мертвые подземные органы растений — V . Изменение запасов во времени: ΔG , ΔD , ΔL , ΔB , ΔV .

Рассматриваемые процессы — прирост, измеряемый величиной “чистой первичной продукции”, NPP , т.е. количеством вещества, произведенного фитомассой на единице площади за единицу времени; ANP — надземная продукция, BNP — подземная продукция; $NPP = ANP + BNP$. Процессы разложения фитомассы: минерализация подстилки — ΔM ; минерализация мертвых подземных органов — ΔW .

Методы отбора проб. На изучаемой пробной площади случайным образом закладывается пять площадок по 100 м². Ежегодно в момент максимального развития фитомассы (июнь—июль) или ежемесячно проводится полное ботаническое описание. На каждой площадке выбираются два квадрата площадью 0.25 м². С квадратов полностью срезается зеленая фитомасса G и ветошь D , тщательно собирается подстилка L . На каждом квадрате отбираются почвенные монолиты по глубинам 0–10, 10–20, 20–30, 30–40 см. Объем монолита 1 дм³. Зеленая фитомасса отделяется от ветоши и разбирается по видам. Подстилка на ситах отмывается от почвы. Подземные органы отмываются методом декантации на ситах с размером ячейки 0.3–0.5 мм. Во время отмывки из слоя почвы 0–10 см живые корневища и корни размером более 5 см выделяются в отдельную фракцию. Основная масса корней¹ делится на две фракции — крупную (больше 2 см) и мелкую. Крупная и мелкая фракции разделяются на живые и мертвые корни по их внешнему виду, мелкие корни — под микроскопом [13]. Все фракции фитомассы высушиваются до воздушно-сухого веса и взвешиваются. В результате обработки имеем следующие фракции: G , D , L , B и V , выраженные в г/м² с указанием глубины отбора корней.

Расчет величин ANP , BNP , ΔM и ΔW проводится по балансовым уравнениям.

$$G_2 = G_1 - \Delta D + \Delta G;$$

$$D_2 = D_1 - \Delta L + \Delta D;$$

$$L_2 = L_1 - \Delta M + \Delta L,$$

¹Для краткости будем говорить “корни”, хотя в данную фракцию входят также мелкие узлы кущения, корневища, луковички и т.д.

Для подземной сферы используем следующие балансовые уравнения:

$$B_2 = B_1 + \Delta B - \Delta V;$$

$$V_2 = V_1 + \Delta V - \Delta W,$$

где 1, 2..... n — срок отбора для времени $t_1, t_2 \dots t_n$.

Если известно хотя бы одно из приращений, как для надземной, так и подземной массы, то по системе уравнений рассчитываются все остальные. Если ни одно из приращений неизвестно, то применяется метод минимальной оценки [10].

Надземная продукция $ANP = \Sigma \Delta G$, подземная продукция $BNP = \Sigma \Delta B$; минерализация мертвой надземной фитомассы равна $\Sigma \Delta M$, мертвой подземной фитомассы — $\Sigma \Delta W$ для периода времени от t_1 до t_n . Всеми авторами, чьи данные вошли в настоящую статью, для оценки ANP и BNP использовался балансовый подход с применением метода минимальной оценки.

Для того чтобы установить среднее количество живых и мертвых подземных органов для степей определенного типа, мы приводим все данные, полученные по единообразной методике разными авторами. Ошибки могут быть велики, так как исследователи, работавшие в различных степях, отбирали подземные органы до разной глубины, отмывали их на ситах с величиной ячейки 0.5 или 0.3 мм, заканчивали отмывку интуитивно, когда казалось, что с отмывочной водой уходят и самые малые корешки. Что уже говорить о точности определения доли живых и мертвых мелких корней, которая оценивалась микроскопически.

Понимая все эти ошибки, мы все же считаем, что при значительном количестве данных достигаются достаточно объективные величины средних запасов фитомассы и величин первичной продукции в степях различного типа.

Описание пробных площадей. Основная часть работ проводилась на заповедных участках остепненных лугов, луговых и настоящих степей. Все сухие и опустыненные степи находились под пастбищной нагрузкой различной интенсивности.

Остепненные луга (ОЛ-1, ОЛ-2) расположены на левобережье р. Оби и в Назаровской котловине. Количество осадков меняется от 410 до 550 мм/год, количество дней с $\Sigma t^{\circ} > 10^{\circ} \text{C}$ от 105 до 150. Участки расположены на склонах, растительные сообщества — злаково-разнотравные. Почвы лугово-черноземные и выщелоченные черноземы.

Луговые степи (ЛС-1 — ЛС-5) лежат в Зауралье (Курганская область) в Барабинской низменности, в Назаровской котловине, в Забайкалье и Туве на

различных элементах рельефа. Ежегодные осадки меняются от 250 до 400 мм/год, число дней с $\Sigma t^{\circ} > 10^{\circ} \text{C}$ от 110 до 150. Почвы лугово-черноземные (днище пади) и обыкновенные черноземы. Растительные сообщества — злаково-разнотравные и осоково-злаково-разнотравные.

Настоящие степи (НС-1 — НС-18) включают степи Казахстана, Хакасии, Юго-Восточного Забайкалья и Тувы. Ежегодное количество осадков 250—350 мм/год. Количество дней с $\Sigma t^{\circ} > 10^{\circ} \text{C}$ от 100 до 140. Степи занимают различные элементы рельефа и размещаются на лугово-черноземных почвах, на обыкновенных, южных черноземах и на темно-каштановых почвах. Растительные сообщества: типчаково-ковыльные, ковыльно-красноковыльные, ковылково-овсяные, вострецово-тырсовые, тырсово-пижмовые, разнотравно-мелкодерновинные и др.

Сухие степи (СС-1 — СС-6) расположены в Казахстане и в Туве. Ежегодное количество осадков лежит в пределах 180—290 мм/год, количество дней с $\Sigma t^{\circ} > 10^{\circ} \text{C}$ от 110 до 130. Степи занимают в основном террасы рек и склоны останцов. Почвы каштановые от суглинистых до щебнисто-супесчаных. Растительные сообщества: злаково-ковыльные, полынно-злаково-ковыльные, разнотравно-полынные. Все степи используются как пастбища. Нагрузка на различных пастбищах меняется от очень сильной (круглогодично 0.5 га/1 овца) до недостаточной (круглогодично 10 га/1 овца). Часть сбитых пастбищ восстанавливается в связи с резким уменьшением выпаса.

Опустыненные степи изучались в Туве. Осадки: 100—200 мм/год, количество дней с $\Sigma t^{\circ} > 10^{\circ} \text{C}$ от 100 до 110. Степи расположены на различных элементах рельефа, в основном на подгорных равнинах. Почвы светло-каштановые щебнистые и супесчаные. Растительные сообщества: змеевиково-разнотравные и мелкоколосниково-нанофитоновые. Все степи под пастбищной нагрузкой.

Таким образом, было изучено 35 различных травяных экосистем — от остепненных лугов до опустыненных степей, общее количество лет исследований — 72 года.

Результаты. У исследователей, изучающих биотический круговорот в степных экосистемах, давно сложилось мнение, что мы наблюдаем лишь одну ясную закономерность: чем больше выпало осадков предыдущей осенью или в начале лета, тем выше величины запаса зеленой фитомассы (G) и надземной продукции (ANP) [12, 17]. Мы не находим связи между величиной ANP и запасами живых корней, а также BNP , создающихся за счет

фотосинтетатов, поступающих из листьев в корни. Максимальная величина B может достигаться в любой год, независимо от величины надземной фитомассы и ее продукции.

В качестве примера независимой динамики G и B приведем трехлетние наблюдения в остепненном лугу, луговой, настоящей и сухой степи (рис. 2).

На остепненном лугу в Приобье динамика надземной фитомассы (G и D) в разные годы одинакова [19a]. G_{max} достигается в июле, составляет в разные годы 200–400 г/м², затем к сентябрю падает, чаще всего до 20–50 г/м². Запас ($D+L$) мало изменяется от весны до августа, в августе возрастает и к сентябрю составляет от 600 до 800 г/м². Изменение запаса B в течение двух лет повторяет динамику G и достигает максимума около 2000 г/м². На третий год динамика меняется и G_{max} совпадает с B_{min} . Максимальный запас B возрастает к сентябрю до 2500 г/м². Динамика V отличается от динамики B и различна в разные годы, V_{max} в 1982 г. приходится на сентябрь, как и $(D+L)_{max}$, но в течение последующих лет первый максимум V отмечался в мае, когда отмирали корни растений предыдущего года, а второй – в июле или сентябре.

Итак, на остепненных лугах в разные годы динамика надземных фракций в течение сезона повторяется, динамика подземных фракций фитомассы различна.

В луговой степи Барабы динамика надземных фракций G и $(D+L)$ подобна динамике этих фракций на остепненном лугу, в то время как динамика B совершенно не похожа [19]. В 1968 г. запасы B практически не менялись в течение сезона, в 1970 г. – падали от весны к осени, в 1971 г. – поднимались вплоть до сентября и резко снижались в октябре.

В настоящей степи Казахстана динамика G и $(D+L)$ очень плавная, с небольшим пиком G в июне–июле и повышением $(D+L)$ с августа по сентябрь [20]. Тип изменения B в течение сезона практически не связан с изменением G . Максимальный запас B может отличаться от минимального в 2.5 раза и достигает максимума в мае (1977 г.) или в августе (1976 и 1978 гг.) Динамика V отражает с обратным знаком динамику B в 1976 и 1977 гг. и повторяет ее в 1978 г.

В сухой степи Тувы в 1996 и 1997 гг. запасы $(D+L)$ ниже запасов G , что не наблюдается в более влажных экосистемах, и превышают массу G почти в три раза в 1998 г. Запасы живых подземных органов в те же (1996–1997) годы ниже запасов V и лежат на уровне около 500 г/м². В 1998 г. при низких

величинах G запас B скачкообразно поднимается до 1000 г/м² и сравнивается с массой V [14].

Таким образом, чем влажнее экосистема, тем организованнее процессы изменения G , $(D+L)$ и B . При переходе от влажных к все более сухим условиям кривые запасов G , $(D+L)$ B и V становятся все изменчивее и все менее предсказуемыми.

Обычно искомые закономерности выясняются только при анализе большого количества материала. В связи с этим мы используем фактически все опубликованные данные о структуре фитомассы, ее динамике и о величинах ANP и BNP , определенных по единой методике в степях (табл. 1).

Найти определенные закономерности между структурой фитомассы и чистой первичной продукцией для степей одного типа практически невозможно. Также трудно выделить характерные количественные закономерности, по которым различные степи отличаются друг от друга в подземном ярусе.

Два остепненных луга имеют различные характеристики запасов B и V при близких значениях G_{max} . В луговых степях G_{max} варьирует от 190 до 490 г/м²; B от 770 до 1720 и V от 1100 до 3180 г/м². Величины G_{max} резко снижаются при переходе от луговых степей к настоящим и сухим. В последних величина G_{max} также варьирует очень сильно. В настоящих степях запас B изменяется от 820 до 1890 г/м², запас V – от 1100 до 3260 г/м² в слое почвы 0–40 см. В сухих степях в слое почвы 0–20 см запас B несколько меньше (720–1520 г/м²), понижены и запасы V (1080–2290).

Лишь опустыненные степи выделяются низкими величинами запасов всех фракций фитомассы. Однако и в данной общности есть исключение – крайне высокий запас V в ОС-4.

Столь же сильно, как запасы, варьируют величины ANP и BNP . В остепненных лугах и луговых степях ANP лежит в пределах 310–750 г/м² · год, в настоящих степях величина ANP понижается до 90–350 г/м² · год. В сухих степях величина ANP значительно ниже (90–240 г/м² · год), что, вероятно, связано с пастбишной нагрузкой. Величины BNP варьируют значительно меньше. В остепненных лугах и луговых степях BNP лежит в пределах 1060–2075 г/м² · год в слое почвы 0–40 см, в настоящих степях (1160–1950) в том же слое и в сухих степях 600 (сильный сбой) – 2350 г/м² · год в слое почвы 0–20 см. Величина BNP бывает самой высокой в сухих степях.

Общая продукция NPP достигает 1800–2400 в настоящих и 660–2590 г/м² · год в сухих степях. Максимальные величины NPP подобны во всех

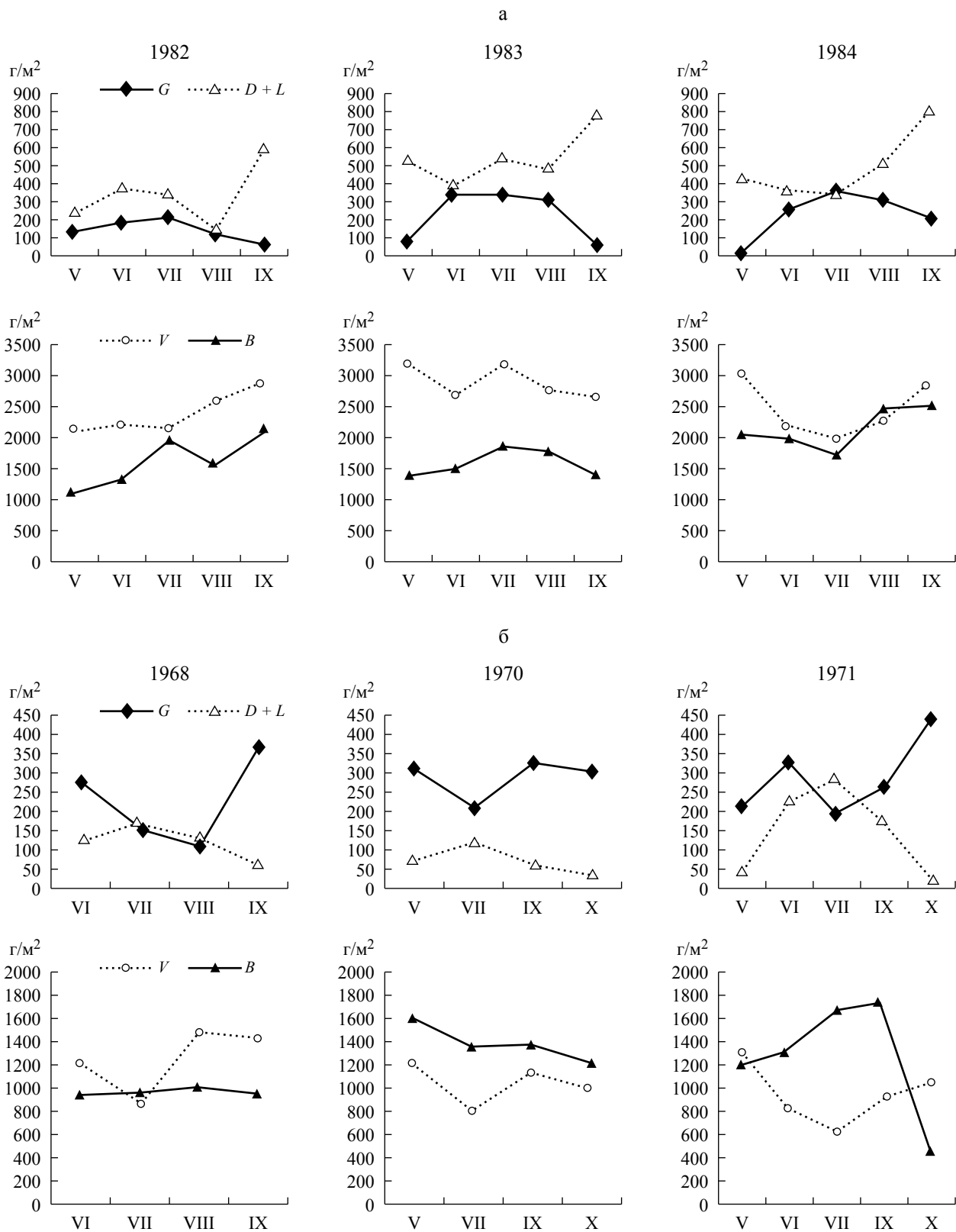
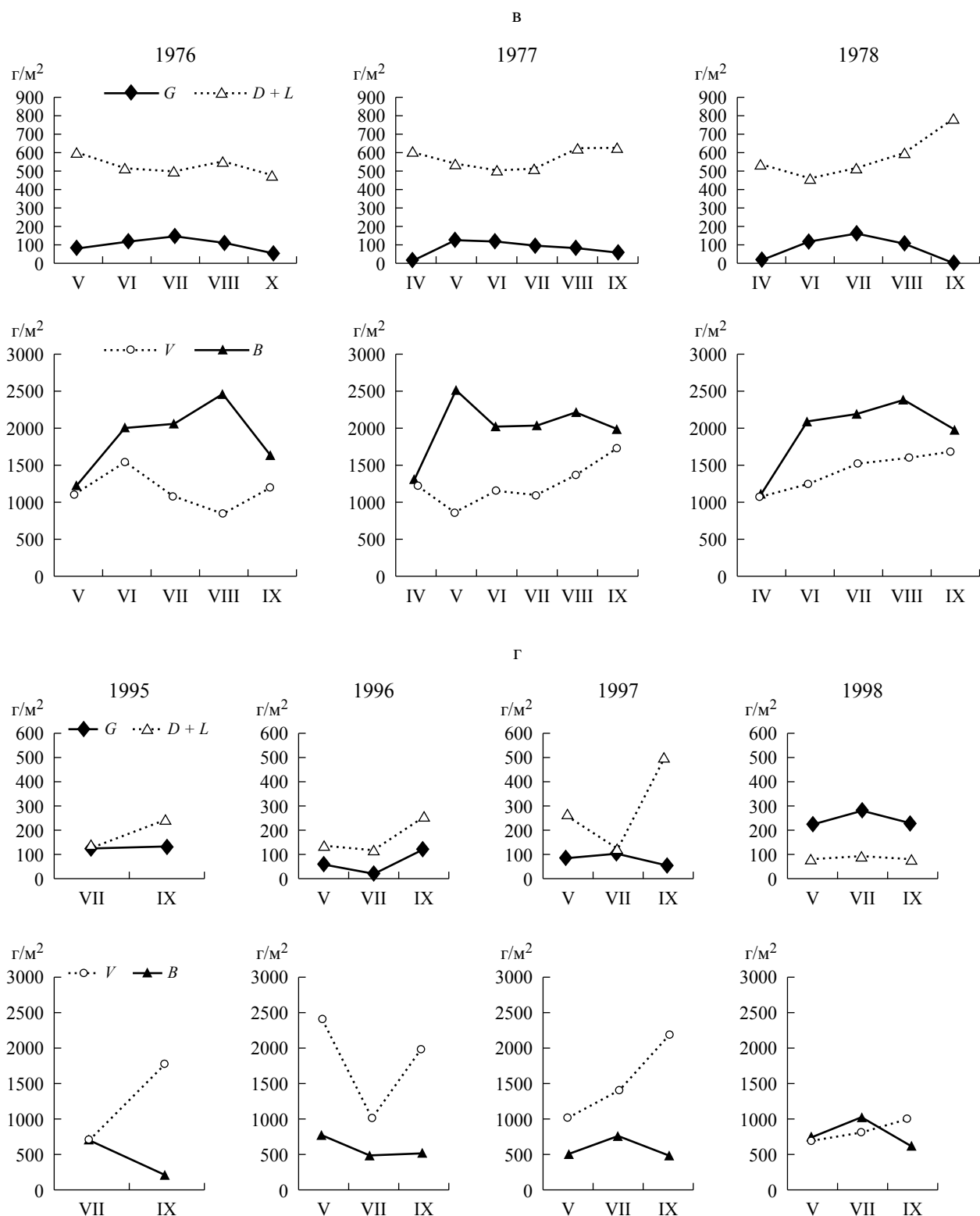


Рис. 2. Сезонная динамика запасов фитомассы в различных степных экосистемах.

а — Остепненный луг Приобья, подземная фитомасса в слое почвы 0–40 см;

б — Луговая степь, Барабинская низменность, подземная фитомасса в слое почвы 0–40 см; в — Настоящая степь



Казахстана, подземная фитомасса в слое почвы 0–40 см; г – Сухая степь Тувы, подземные органы в слое почвы 0–20 см.

Запасы: *G* – зеленая фитомасса, (*D+L*) – ветошь + подстилка, *B* – живые подземные органы растений, *V* – мертвые подземные растительные остатки.

Таблица 1. Средние запасы фракций фитомассы в степях различного типа, г/м² в слое почвы 0–40 или 0–20 см, величины *ANP* и *BNP* в г/м² · год

Показатели	Остепненные луга				Луговые степи					
	ОЛ-1	ОЛ-2	ОЛ-3	ОЛ-4	ОЛ-5	ОЛ-6	ОЛ-7	ОЛ-8	ОЛ-9	ОЛ-10
<i>G_{max}</i>	292±70	355	326	191±60	486±57	133	182	388	1724	2392
<i>D+L</i>	461±49	682±64	843±45	530±85	569±68	1840±86	—	—	—	—
<i>B</i>	1771±110	843±45	530±85	569±68	1840±86	—	—	—	—	—
<i>V</i>	2572±112	530±85	700	—	—	—	—	—	—	—
<i>ANP</i>	569±68	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>BNP</i>	1840±86	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Показатели	Настоящие степи									
	НС-1	НС-2	НС-3	НС-4	НС-5	НС-6	НС-7	НС-8	НС-9	НС-10
<i>G_{max}</i>	95	115	145±16	188	60	76	163	127	69	226
<i>D+L</i>	248	450	523±43	124	32±8	73±6	144±22	120±16	69±11	365
<i>B</i>	1492	1833	1886±85	1691	977±172	1030±114	1017±139	1016±136	819±124	1581
<i>V</i>	1133	1490	1403±187	1574	2389±121	3126±140	3254±139	3158±174	3258±229	2138
<i>ANP</i>	—	—	349±18	246	87±13	167±39	228±59	245±47	113±12	—
<i>BNP</i>	—	—	1951±110	1160	1393±775	1440±253	1713±362	1753±129	1820±772	—

Показатели	Сухие степи						Опустыненные степи			
	СС-1	СС-2	СС-3	СС-4	СС-5	СС-6	ОС-1	ОС-2	ОС-3	ОС-4
<i>G_{max}</i>	81	180	109	258±48	184±14	329±33	137	80	72	70
<i>D+L</i>	206	226	245±63	1447±312	1121±258	1521±344	785	120	95	90
<i>B</i>	1515	1425	717±78	2169±286	1611±117	2290±315	1036	295	330	440
<i>V</i>	1280	1720	1391±364	240±77	141±11	172±27	166	584	400	1720
<i>ANP</i>	175	—	197±69	1341±396	986±630	2352±300	—	166	—	—
<i>BNP</i>	1404	—	1054±394	1341±396	986±630	2352±300	—	926	—	—

Примечание. ОЛ – остепненные луга. ОЛ-1 – Барабинская низменность (54°38' с.ш., 83°18' в.д.) [19]; ОЛ-2 – Назаровская котловина (56°00' с.ш., 90°23' в.д.) [13]. ЛС – луговые степи. ЛС-1 – Курганская область (55°30' с.ш., 65°25' в.д.) [18]; ЛС-2 – Барабинская низменность (55°20' с.ш., 76°56' в.д.) [19a]; ЛС-3 – Назаровская котловина (55°31' с.ш., 89°12' в.д.) [9]; ЛС-4 – Забайкалье (50°07' с.ш., 116°40' в.д.) [8]; ЛС-5 – Тува, Турано-Уюкская котловина (52°07' с.ш., 94°17' в.д.) [15]. НС – настоящие степи. НС-1, НС-2, НС-3 – Казахский мелкосопочник (51°41' с.ш., 70°59' в.д.) [5]; НС-4 – Хакасия (53°19' с.ш., 91°57' в.д.) [17]; НС-5, НС-6, НС-7, НС-8, НС-9 Юго-восточное Забайкалье (50°07' с.ш., 116°40' в.д.) [8]; НС-10 – Тувинская котловина (51°09' с.ш., 94°27' в.д.) [15]; НС-11 – Улугхемская котловина (50°00' с.ш., 94°27' в.д.) [14]; НС-12 – НС-18 – усредненные данные по 8 настоящим степям Тувы; [14].

СС – сухие степи. СС-1 – Тенгизская озерная аккумулятивная равнина (50°38' с.ш., 70°33' в.д.) [11]; СС-2 – Тува, Центрально-Тувинская котловина, Суг-Аксы (51°56' с.ш., 94°14' в.д.) [16]; СС-3 – Тува, Убсунурская котловина, Ончаалан (50°15' с.ш., 94°55' в.д.) [15]; СС-4 – Тува, Убсунурская котловина, Ямаалыг (50°14' с.ш., 94°55' в.д.) [7]; СС-5 – Тува, Убсунурская котловина, Чоогей (50°14' с.ш., 94°55' в.д.) [15]; СС-6 – Тува, Убсунурская котловина, Эрзин (50°15' с.ш., 95°09' в.д.) [7].

ОС – опустыненные степи. ОС-1 – Тува, Убсунурская котловина, Унегет (50°18' с.ш., 95°22' в.д.) [14]; ОС-2 – Тува, Убсунурская котловина, Тере-Холь (50°37' с.ш., 97°23' в.д.) [14]; ОС-3 – Тува, Убсунурская котловина, Ирбитей (50°43' с.ш., 92°04' в.д.) [15]; ОС-4 – Тува, Убсунурская котловина, Хандагайты (50°43' с.ш., 92°04' в.д.) [14].

степях, кроме опустыненной, где имеется одна оценка $NPP = 1090$ г/м² при отборе подземной фитомассы в слое почвы 0–20 см.

Для выделения факторов, влияющих в степях на запасы фитомассы и чистую первичную продукцию, полученные данные по продукции и запасам фитомассы в изученных степных экосистемах были логарифмически трансформированы для получения нормального распределения и проанализированы методом главных компонент с помощью пакета *Statistica 6.1*.

Структура взаимоотношений показателей фитомассы с переменными, характеризующими экологические условия изученных степных экосистем, представленная на рис. 3, отличается практически четкой ортогональностью переменных, описывающих надземную и подземную фитомассу. Таким образом, создается впечатление, что надземная и подземная фитомасса развиваются как бы независимо друг от друга, по крайней мере, при примененных нами методах оценки их запасов и продукции. При этом продукция и запасы надземной фитомассы положительно связаны с продолжительностью периода с температурой выше 10 °С и количеством осадков, и отрицательно – с интенсивностью пастбищной нагрузки. Продукция и запасы подземной

фитомассы положительно коррелируют с положением экосистемы на катене (чем ниже по склону, тем эти показатели больше) и отрицательно связаны с выпасом и широтой. Соотношение надземной продукции к подземной уменьшается на восток, что свидетельствует об изменении условий среды в менее благоприятную сторону для роста и развития растений.

Обсуждение. Весь приведенный материал показывает, что травяные экосистемы высокопродуктивны – от 7 до 24 т/га в год. Продукция лесов в Европе меняется от 4.3 (ельники северной тайги) до 13.5 т/га в год (сосняки и ельники Белоруссии); в Азии (без тропических лесов) от 4 (лиственничники Средней Сибири) до 24.5 т/га в год (влажные, южные субтропические леса) [2]. Эти величины могут быть занижены в связи с недооценкой оборота тонких корней. Опираясь на приведенные данные, видим, что чистая первичная продукция ряда степей Азии равна продукции влажных субтропических лесов. В лесах годовичная продукция распределяется между листьями (хвоей), стволом и корнями (крупными и тонкими). В травяных экосистемах NPP идет только по двум путям, создавая зеленую фитомассу и живые подземные органы растений (табл. 2). В степях в живых корнях закрепляется от 32 (опустыненная степь) до 145% (настоящая степь Хакасии) годовичной подземной продукции. В среднем до 80% годовичной BNP аккумулируется в подземных живых органах растений. Величина эта приблизительно, так как разброс данных велик.

В ряде случаев количество аккумулированного в среднегодовом запасе B углерода превышает его ежегодное поступление в подземные органы. Это превышение связано с сохранением в почве “старых” корней и корневищ, выросших в предыдущие годы. В других случаях среднегодовой запас B ниже годовичного прироста, что свидетельствует об отмирании корней, выросших уже в данном сезоне.

Видимо крупные корни многолетних растений могут расти годами, а мелкие и очень мелкие корни обновляются в течение года два–три раза. Живые мелкие корни в сухой степи на пастбище составляют 45%, на заповедном участке – 60% от запаса живых подземных органов [14]. Нам неизвестна длительность жизни мелких корней. Вероятно, она не выше 30–40 суток.

В опытах в Шотландии в травяных экосистемах на бедных минеральных почвах [21] было показано, что среднее время жизни корней – 88 суток, при добавлении N и извести оно снижалось до 40 суток. Максимум появления новых корней

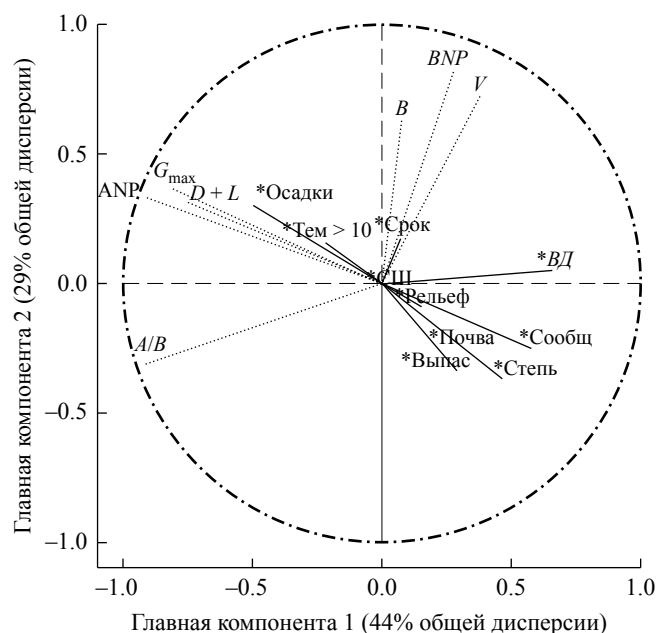


Рис. 3. Расположение изученных показателей фитомассы (факторные нагрузки переменных) в плоскости первых двух главных компонент. Переменные анализа показаны синим цветом, вспомогательные переменные – красным цветом.

Таблица 2. Соотношение между чистой первичной продукцией и среднегодовыми запасами живых (*B*) и мертвых (*V*) подземных органах растений в травяных экосистемах

Обозначение экосистем														
ОЛ-1	ЛС-3	ЛС-4	НС-3	НС-4	НС-5	НС-6	НС-7	НС-8	НС-9	СС-1	СС-3	СС-4	СС-5	ОС-2
Доля <i>BNP</i> от <i>NPP</i> (%)														
76	59	87	85	87	94	90	88	88	94	89	85	90	90	85
Средняя величина <i>BNP</i> , аккумулированная в среднем запасе <i>B</i> (%)														
96	73	54	97	145	70	72	59	58	45	107	106	82	94	32
Средняя величина <i>BNP</i> , аккумулированная в среднем запасе <i>V</i> (%)														
140	122	153	72	136	172	217	190	180	179	91	147	135	140	63

Примечание. В таблице использованы среднегодовые величины *BNP*, *B* и *V*.

Таблица 3. Прирост (ΔB), отмирание (ΔV) подземных органов и разложение подземных растительных остатков (ΔW). Все величины выражены в $\text{г/м}^2 \cdot \text{год}$ за определенный период

Период	Год первый			Год второй			Год третий		
	ΔB	ΔV	ΔW	ΔB	ΔV	ΔW	ΔB	ΔV	ΔW
Остепненный луг, Приобье									
Осень—весна	не опр.			0	684	358	635	365	0
Весна—осень	1840	852	67	1960	1248	1820	1085	1248	1378
Луговая степь, Бараба									
Осень—весна	130	0	140	660	320	180	0	300	0
Весна—осень	700	610	460	320	590	450	1080	570	630
Настоящая степь, Казахстан									
Осень—весна	не опр.			0	357	340	870	920	640
Весна—осень	1640	1070	485	1900	1126	493	950	950	0
Сухая степь, стабильное пастбище, Тува									
Осень—весна	750	600	0	0	0	1000	170	0	1400
Весна—осень	300	0	1300	500	400	0	220	0	0
Лето—осень	400	1000	0	700	850	0	0	320	0

приходился на конец июля, минимум — на август, в середине сентября отмечался второй максимум роста корней. Следовательно, с июля по август идет интенсивное отмирание корней, а следом, в сентябре, их новый прирост.

Чтобы обеспечить надземную фитомассу сообщества водой и элементами питания, требуется определенное количество корней. Следовательно, причиной высокой продукции корней является

их постоянное отмирание, интенсивность которого зависит от многих факторов — влажности почвы, использования органических выделений корня и веществ корневой поверхности для своего питания бактериями, нематодами, коллемболами, энхетридами [22], пастбищной нагрузки. Как мы знаем, надземная фитомасса частично отмирает в весенне-летний период еще до достижения G_{max} , летом и довольно быстро — осенью. Однако

динамика подземной массы отлична от динамики надземной и характеризуется наличием запаса живых подземных органов в любое время года.

Можно было предположить, что основной переход B в V происходит в осеннее-зимне-весенний период. Однако это предположение не подтверждается полученными данными (табл. 3). На остепненном лугу Приобья около трети подземных органов отмирает в период весна—осень. Основное отмирание происходит в июле—августе, за отмиранием в августе—сентябре следует интенсивный прирост.

В луговой степи Барабинской низменности в разные годы основное отмирание и прирост корней приходится на различные сезоны. В первый год исследования наиболее интенсивно корни отмирали и одновременно прирастали в августе. На следующий год максимум ΔB приходился на раннюю весну, максимум ΔV — на сентябрь, одновременно со вторым пиком ΔB . На третий год интенсивное отмирание происходило весной и осенью, а основной прирост — в середине лета (VII—VIII).

В настоящей степи в первый год прирост и отмирание совпадают по времени и приходятся на май—июнь и на август. На второй год ΔB максимально в мае, а ΔV — в июле и в сентябре. На третий год прирост был растянут на весь весенне-осенний период, отмирание — на весь год.

В сухой степи Тувы максимум ΔB и ΔV совпадали и приходились в первый год на период осень—весна, на второй год — на лето—осень, на третий год интенсивности всех процессов, кроме процесса минерализации, были очень низкими, максимум ΔB был зарегистрирован весной, максимум ΔV — осенью.

Необходимо сказать несколько слов об интенсивности процесса минерализации ΔW , который чаще всего приходился на месяц с дождями или последующий. В такие периоды минерализация идет очень интенсивно и резко замедляется с иссушением почвы.

Вероятно, в сменах отмирания и прироста подземных органов растений происходит изменение их видового состава. В зависимости от состояния надземной фитомассы и пастбищной нагрузки подземные части растений некоторых видов могут отмирать и некоторое время не восстанавливаться, в то время как подземная фитомасса других видов может быстро разрастаться. Как в надземной сфере фитоценоза идет смена доминирующих видов, так и в подземной сфере одни виды повышают свое присутствие, другие — снижают. Похоже, что явление это флюктуационное и при смене

условий структура видового состава подземных органов восстанавливается.

После отмирания подземных органов начинаются процессы минерализации и гумификации подземной мертвой фитомассы. В семидесяти процентах случаев запас мертвых корней выше запаса живых. Очень высокими запасами V отличаются все степи Забайкалья. Либо медленная минерализация — это специфическая особенность биотического круговорота в Забайкалье, либо высокий запас V — результат недостаточной отмывки подземной фитомассы от почвы.

Несмотря на работы ботаников, почвоведов, почвенных зоологов и экологов, мы не можем предсказать ход продукционно-деструкционных процессов в подземном ярусе фитоценоза и мало знаем о том, как этот ярус функционирует в биотическом круговороте.

В обобщающей статье [23] авторы отмечают, что еще нет количественной модели, которая включала бы взаимовлияние надземная—подземная фитомасса, надземные и подземные соотношения между процессами роста и отмирания, взаимодействий между фитомассой и более высокими трофическими уровнями.

Закключение. Надземная и подземная части растительного сообщества имеют различную устойчивость к факторам окружающей среды. Любой фактор оказывает меньшее влияние на подземный ярус по сравнению с надземным. Как уже отмечалось ранее [12] в степях не менее 70–80% живой фитомассы “спрятаны” в почву. Особое значение в сохранении подземной фитомассы имеет приповерхностный подземный горизонт 0–5 см. Именно тут размещаются многолетние и однолетние части дерновин с узлами кущения (злаки, луки), основания влагалищ листьев, стеблевые части вегетативных побегов, нижние части многолетних побегов разнотравья, полукустарничков и кустарников с почками возобновления [3]. В этом горизонте сосредоточено от 45 до 80% всей массы побегового происхождения в пустынно-степных и сухостепных экосистемах. В накоплении наиболее важных для регенерации частей растений в почве отражается “степная стратегия”, выработанная в процессе эволюции как способ сохранения растительности в условиях длительных, холодных, часто бесснежных зим и периодически повторяющихся жестких летних засух. Ранней весной и после засух подземные органы отдают часть пластических веществ надземным органам, поддерживая жизнеспособность фотосинтезирующих тканей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Базилевич Н.И.* Биологическая продуктивность экосистем Северной Евразии. М.: Наука, 1993. 293 с.
2. *Базилевич Н.И., Титлянова А.А.* Биотический круговорот на пяти континентах: азот и зольные элементы в природных наземных экосистемах. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2008. 381 с.
3. *Гордеева Т.К., Казанцева Т.И., Даважамц Ц.* Продуктивность // Пустынные степи и северные пустыни Монгольской Народной Республики. Ч. 2. Л.: Наука, 1981. С. 166–172.
4. *Лавренко Е.М., Карамышева З.В., Никулина Р.И.* Степи Евразии. Л.: Наука, 1991. 146 с.
5. *Мордкович В.Г., Шатохина Н.Г., Титлянова А.А.* Степные катены / Отв. ред. С.С. Трофимов. Новосибирск: Наука, 1985. 115 с.
6. Национальный атлас России. Карта растительности / Отв. ред. А.В. Бородко. Т. 1. М.: ООО "Изд-во Астрель", 2004. С. 370–371.
7. *Самбуу А.Д.* Пастбищные дигрессии и восстановительные смены степной растительности в Туве // Современные проблемы науки и образования. 2013. № 5. URL: www.science-education.ru/111-10136.
8. *Снытко В.А., Нефедьева Л.Г.* Настоящие степи Забайкалья, Читинская область // Биологическая продуктивность травяных экосистем / Отв. ред. В.Б. Ильин. Новосибирск: Наука, 1988. С. 49–58.
9. *Снытко В.А., Нефедьева Л.Г., Дубынина С.С.* Травяные экосистемы Назаровской впадины, Красноярский край // Биологическая продуктивность травяных экосистем / Отв. ред. В.Б. Ильин. Новосибирск: Наука, 1988. С. 88–98.
10. *Титлянова А.А.* Биологический круговорот углерода в травяных биогеоценозах / Отв. ред. Н.И. Базилевич. Новосибирск: Наука, 1977. 219 с.
11. *Титлянова А.А.* Сухая степь Казахстана // Биологическая продуктивность травяных экосистем. Наука: Новосибирск, 1988. С. 109–128.
12. *Титлянова А.А.* Сравнительный анализ продуктивности Центрально-азиатских и Причерноморско-Казахстанских степей // Степи Центральной Азии. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2002. С. 174–200.
13. *Титлянова А.А., Косых Н.П., Миронычева-Токарева Н.П., Романова И.П.* Подземные органы растений в травяных экосистемах / Отв. ред. В.Г. Мордкович. Новосибирск: Наука, 1996. 128 с.
14. *Титлянова А.А., Миронычева-Токарева Н.П., Романова И.П., Косых Н.П., Кыргыс Ч.О., Самбуу А.Д.* Продуктивность степей // Степи Центральной Азии / Отв. ред. В.А. Хмелев. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2002. С. 95–165.
15. *Титлянова А.А., Самбуу А.Д., Шибарева С.В.* Пастбищная сукцессия в Центральной Азии – фактор природных антропогенных процессов. Глобальные экологические процессы / Матер. научн. конф. (Москва, 2–4 октября 2012). Москва. С. 100–107.
16. *Титлянова А.А., Самбуу А.Д., Шибарева С.В.* Развитие круговорота в ходе залежной сукцессии. Математическое моделирование в экологии / Матер. IV научн. конф. с междунар. уч., 18–25 мая 2015, г. Пушкино, ИФХиБПП. С. 184–186.
17. *Хакимзянова Ф.И.* Сукцессия восстановления в настоящей степи Хакасии // Биологическая продуктивность травяных экосистем / Отв. ред. В.Б. Ильин. Новосибирск: Наука, 1988. С. 42–49.
18. *Шатохина Н.Г.* Влияние хозяйственной нагрузки на структуру степей Западной Сибири и Казахстана // Продуктивность сенокосов и пастбищ / Отв. редактор А.А. Титлянова. Новосибирск: Наука, 1986. С. 64–67.
19. *Шатохина Н.Г.* Луговые степи и остепненные луга Западной Сибири, Новосибирская область // Биологическая продуктивность травяных экосистем / Отв. ред. В.Б. Ильин. Новосибирск: Наука, 1988. С. 78–88.
20. *Шатохина Н.Г.* Настоящая степь Казахстана, Целиноградская область // Биологическая продуктивность травяных экосистем / Отв. ред. В.Б. Ильин. Новосибирск: Наука, 1988. С. 32–42.
21. *Dawson L. A., Grayston S. J., Murray P. J., Cook R., Gan-ge A. C., Ross J. M., Pratt S. M., Duff E. I., and Treonis A.* Influence of pasture management (nitrogen and lime addition and insecticide treatment) on soil organisms and pasture root system dynamics in the field // Plant Soil. 2003. V. 255. P. 121–130.
22. *Foster R. C.* Microenvironments of soil microorganisms // Biol. Fertil Soils. 1988. № 6. P. 189–203.
23. *Van der Putten W. H., Bardgett R. D., de Ruiter P. C., Hol W. H., Meyer K. M., Bezemer T. M., Bradford M. A., Christensen S., Eppinga M. B., Fukami T., Heme-rik L., Molofsky J., Schädler M., Scherber C., Strauss S. Y., Vos M., and Wardle D. A.* Empirical and theoretical challenges in aboveground – belowground ecology // Oecologia. 2009. V. 161. P. 1–14.

REFERENCES

1. Bazilevich N. I. *Biologicheskaya produktivnost' ekosistem Severnoi Evrazii* [Biological Productivity of Ecosystems of Northern Eurasia]. Moscow: Nauka Publ, 1993. 293 p.
2. Bazilevich N., Titlyanova A. A. *Bioticheskii krugovorot na pyati kontinentakh: azot i zol'nye elementy v prirodnnykh nazemnykh ekosistemakh* [Biotic Cycle on Five Continents: Nitrogen and Ash Elements in Natural Terrestrial Ecosystems]. Novosibirsk: Publ. House of SB RAS, 2008. 381 p.
3. Gordeeva T. K., Kazantseva T. I., Davazhamts Ts. Productivity. In *Pustynnye stepi i severnye pustyni Mongol'skoi Narodnoi Respubliki, chast' 2* [Desert steppe and the Northern desert of the Mongolian People's Republic, part 2]. Leningrad: Nauka Publ., 1981, pp. 166–172. (In Russ).

4. Lavrenko E. M., Karamysheva Z. V., Nikulina R. I. *Stepi Evrazii* [Steppes of Eurasia]. Leningrad: Nauka Publ., 1991. 146 p.
5. Mordkovich V. G., Shatokhina N. G., Titlyanova A. A. *Stepnye kateny* [Steppe Catenal], S. S. Trofimov, Ed. Novosibirsk: Nauka Publ., 1985. 115 p.
6. *Nacional'nyi atlas Rossii. Karta rastitel'nosti* [National Atlas of Russia. The Vegetation Map], A. V. Borodka, Ed. vol. 1, Moscow: Astrel Publ., 2004, pp. 370–371. (In Russ).
7. Sambuu A. D. Pasture digression and restoration of steppe vegetation change in Tuva. *Modern Problems of Science and Education*, 2013, no. 5. URL: www.science-education.ru/111–10136. (In Russ.).
8. Snytko V. A., Nefed'eva, L. G. True steppes of Transbaikalia, Chita region. In *Biologicheskaya produktivnost' travyanykh ekosistem* [Biological Productivity of Grass Ecosystems], V. B. Il'in, Ed. Novosibirsk: Nauka Publ. Sib. otdelenie, 1988, pp. 49–58. (In Russ).
9. Snytko V. A., Nefed'eva, L. G., Dubinina S. S. The grasslands of the Nazarovskaya basin, Krasnoyarsk region. In *Biologicheskaya produktivnost' travyanykh ekosistem* [Biological Productivity of Grass Ecosystems], V. B. Il'in, Ed. Novosibirsk: Nauka Publ. 1988, pp. 88–98. (In Russ).
10. Titlyanova A. A. *Biologicheskii krugovorot ugleroda v travyanykh biogeocenozach* [Biological Cycle of Carbon in Grass Ecosystems], N. I. Bazilevich, Ed. Novosibirsk: Nauka Publ., 1977. 219 p.
11. Titlyanova A. A. Dry steppe of Kazakhstan. In *Biologicheskaya produktivnost' travyanykh ekosistem* [Biological Productivity of Grassland Ecosystems], V. B. Il'in, Ed. Novosibirsk: Nauka Publ., 1988, pp. 109–128. (In Russ).
12. Titlyanova A. A. Comparative analysis of the productivity of Central Asian and Black Sea-Kazakhstan steppes. In *Stepi Tsentral'noi Azii* [Steppes of Central Asia]. Novosibirsk: SB RAS Publ., 2002, pp. 174–200. (In Russ).
13. Titlyanova A. A., Kosykh N. P., Mironycheva-Tokareva N. P., Romanova I. P. *Podzemnye organy rastenii v travyanykh ekosistemakh* [Underground Organs of Plants in Grassy Ecosystems], V. G. Mordkovich, Ed. Novosibirsk: Nauka Publ., 1996. 128 p.
14. Titlyanova A. A., Mironycheva-Tokareva N. P., Romanova I. P., Kosykh N. P., Kyrgys Ch. O., Sambuu A. D. The Productivity of the steppes. In *Stepi Tsentral'noi Azii* [Steppes of Central Asia], V. A. Khmelev, Ed. Novosibirsk: SB RAS Publ., 2002, pp. 95–165. (In Russ).
15. Titlyanova A. A., Sambuu A. D., Shibareva S. V. Pasture succession in the Central Asia factor of natural anthropogenic processes. In *Global'nye ekologicheskie processy: Materialy nauchnoi konferentsii* [Global Environmental Processes: Materials of Scientific Conference, Moscow, 2–4 October 2012. Moscow, pp. 100–107. (In Russ).
16. Titlyanova A. A., Sambuu A. D., Shivareva S. V. Development cycle during the fallow succession. In *Matematicheskoe modelirovanie v ehkologii: Materialy IV nauchnoi konferentsii* [Mathematical Modeling in Ecology: Materials of IV Scientific Conference, May 18–25, 2015], Pushchino, pp. 184–186. (In Russ).
17. Khakimzyanova F. I. Succession in restoration of this steppe of Khakasia. In *Biologicheskaya produktivnost' travyanykh ekosistem* [Biological Productivity of Grass Ecosystems], V. B. Il'in, Ed. Novosibirsk: Nauka Publ., 1988, pp. 42–49. (In Russ).
18. Shatokhina N. G. The impact of economic pressures on the structure of the steppes of Western Siberia and Kazakhstan. In *Produktivnost' senokosov i pastbish* [Productivity of Hayfields and Pastures], A. A. Titlyanova, Ed. Novosibirsk: Nauka Publ., 1986, pp. 64–67. (In Russ).
19. Shatokhina N. G. Meadow steppes and steppe meadows of Western Siberia, Novosibirsk region. In *Biologicheskaya produktivnost' travyanykh ekosistem* [Biological Productivity of Grass Ecosystems], V. B. Il'in, Ed. Novosibirsk: Nauka Publ., 1988, pp. 78–88. (In Russ).
20. Shatokhina N. G. This steppe of Kazakhstan, Tselinograd region. In *Biologicheskaya produktivnost' travyanykh ekosistem* [Biological Productivity of Grass Ecosystems], V. B. Il'in, Ed. Novosibirsk: Nauka Publ., 1988, pp. 32–42. (In Russ).
21. Dawson L. A., Grayston S. J., Murray P. J., Cook R., Gange A. C., Ross J. M., Pratt S. M., Duff E. I., Treonis A. Influence of pasture management (nitrogen and lime addition and insecticide treatment) on soil organisms and pasture root system dynamics in the field. *Plant Soil*, 2003, vol. 255, pp. 121–130.
22. Foster R. C. Microenvironments of soil microorganisms. *Biol. Fertil Soils*, 1988, no. 6, pp. 189–203.
23. Van der Putten W. H., Bardgett R. D., de Ruiter P. C., Hol W. H., Meyer K. M., Bezemer T. M., Bradford M. A., Christensen S., Eppinga M. B., Fukami T., Hemerik L., Molofsky J., Schädler M., Scherber C., Strauss S. Y., Vos M., Wardle D. A. Empirical and theoretical challenges in aboveground – belowground ecology. *Oecologia*, 2009, vol. 161, pp. 1–14.