

Анализ особенностей продукции тонких корней в высокогорных сообществах методом вrastания с использованием чайных ситечек

В. Г. ОНИПЧЕНКО¹, Д. М. ГУЛОВ², А. Р. ИШБИРДИН², М. И. МАКАРОВ³, А. А. АХМЕТЖАНОВА¹,
О. А. ЛОГВИНЕНКО⁴, О. П. ХУБИЕВА⁵, Д. К. ТЕКЕЕВ⁶, Т. Г. ЕЛУМЕЕВА¹

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

²Башкирский государственный университет
450076, Уфа, ул. Валиди, 32

³Кафедра общего почвоведения, Факультет почвоведения, МГУ им. М. В. Ломоносова
119234, Москва, Ленинские горы, 1/12

⁴Карачаево-Черкесский государственный университет им. У. Алиева
369200, Карачаевск, ул. Ленина, 29

⁵Северо-Кавказская государственная академия
369000, Черкесск, ул. Космонавтов, 100

⁶Тебердинский государственный биосферный заповедник
369210, Теберда, Бадукский проезд, 1

Статья поступила 10.01.2021

После доработки 29.01.2021

Принята к печати 11.02.2021

АННОТАЦИЯ

Изучение подземной продукции растений и факторов, ее определяющих, очень важно для понимания циклов круговорота углерода в биосфере. Измерение продукции корней представляет собой методически сложную задачу. Чтобы выявить факторы, от которых зависит продукция тонких корней в горных экосистемах, разработана модификация метода вrastания корней с использованием чайных ситечек. Продукция корней измерена в 16 сообществах от верхнего лесного до субнивального пояса в интервале высот от 2184 до 3069 м над уровнем моря в Тебердинском заповеднике, Северо-Западный Кавказ, Россия. Чайные ситечки были заполнены просеянной почвой (без корней и камней) и закопаны в почву на глубину 7–8 см. Масса вросших корней была измерена через два месяца инкубации в естественных условиях. Модели со смешанным эффектом использовались для выявления связей между массой корней,

высотой, влажностью почвы, содержанием органического вещества и pH. Наибольшая продукция корней наблюдалась на альпийских коврах (247 мг на ситечко за 60 дней), наименьшая – в лесах и в субнивальных сообществах (3–20 мг на ситечко за 60 дней). В сообществах с древесными доминантами продукция корней была меньше, чем в травяных сообществах. Она возрастала с влажностью почвы, которая была самым важным фактором. В травяных сообществах, наряду с основным фактором увлажнения, продукция корней имела тенденцию уменьшаться с абсолютной высотой. Содержание органического вещества было положительно связано с продукцией корней в травяных сообществах. Не выявлено связи корневой продукции с pH почвы. Представленный метод позволяет сравнивать сообщества по их корневой продуктивности и выявлять факторы, ее определяющие.

Ключевые слова: тонкие корни, продуктивность, альпийские сообщества, влажность почвы, высотный градиент.

Изучение подземной продукции растений и факторов, ее определяющих, очень важно для понимания глобальных циклов оборота углерода в биосфере. Корневая продукция составляет от 33 до 67 % всей продукции суши [Abramoff, Finzi, 2015], при этом на тонкие корни приходится около 22 % [McCormack et al., 2015].

Измерение продукции корней представляет собой методически сложную задачу. Существующие методы можно разделить на две группы [Milchunas, 2009]: прямые (вращание корней, изотопные метки, наблюдения в миниризаторах, временные изменения биомассы) и непрямые (балансовые по скорости разложения корней, азотному бюджету и регрессионные модели). Наиболее распространены два прямых метода: наблюдения за приростом в миниризаторах и изучение вращающихся корней на участке почвы без корней, хотя изотопный, балансовый и модельные методы также могут давать адекватные результаты [Онипченко, 1990; Milchunas, 2009].

Сравнительное тестирование 11 различных методов оценки продукции тонких корней на примере степных сообществ показало, что получаемые разными методами величины различались более чем на 4 порядка [Milchunas, 2009], хотя для большинства методов различия составляли один порядок (52–720 г/м² в год). Методы внесения и оборота изотопов и наблюдений в ризотронах с использованием регрессионных моделей рассматриваются как наиболее близкие к реальности. Осава и Аизава [Osawa, Aizawa, 2012] считают оценку продукции корней по скорости их разложения наиболее точной. В настоящее время широко распространен метод наблюдений в миниризаторах [Milchunas, 2012; Mommer, Weemstra, 2012; Vamerali et al., 2012; Wu et al., 2013], он используется для оценок дли-

тельности жизни корней, времени их оборота и расчетов продукции тонких корней [van der Krift, Berendse, 2002; Stewart, Frank, 2008; Balogianni et al., 2016], однако он имеет существенные ограничения и мало подходит для сильно каменистых и часто промерзающих почв, характерных для горных регионов.

Метод вращающихся корней предполагает использование проницаемых для корней емкостей (с поверхностью из сетки с ячейкой не менее 1,5 мм в диаметре [Montagnoli et al., 2014]), заполненных почвой, предварительно лишенной корней с помощью просеивания. Этот метод довольно широко распространен и используется для оценки корневой продукции как в лесных [Stevens, Jones, 2006], так и в травяных [Wu et al., 2011] растительных сообществах. Потенциально метод вращающихся корней может недооценивать продукцию, показывая меньший прирост корней за счет их повреждения при установке емкостей [Milchunas, 2009], так и переоценивать ее за счет лучшего роста на участке почвы, богатой элементами минерального питания, и отсутствия корневой конкуренции с соседними растениями [de Kroon et al., 2003]. Мелкие емкости показывают обычно большие величины прироста по сравнению с крупными [Hertel, Leuschner, 2002], однако эти величины часто ниже получаемых в миниризаторах [Milchunas, 2009], поэтому в настоящей работе мы использовали наиболее мелкие доступные емкости (чайные ситечки).

Скорость оборота и продукция тонких корней зависят от многих факторов среды и свойств растений, важнейшим из которых выступает длительность жизни корней. Скорость (отношение годичной продукции к биомассе корней) колеблется в широких пределах. Например, в тсуговом лесу (*Tsuga heterophylla* (Raf.) Sarg.) она составила 2,57 год⁻¹ [Santantonio, Hermann, 1985; Lauenroth, Gill,

2003], а в лесу, близ его верхней границы в Скалистых горах – только $0,08 \text{ год}^{-1}$ [Arthur, Fahey, 1992; Lauenroth, Gill, 2003]. Средняя скорость обновления тонких корней в травяных сообществах умеренного пояса составляла $0,47 \text{ год}^{-1}$ [Gill, Jackson, 2000; Lauenroth, Gill, 2003], а в тундровых сообществах она была значительно ниже, например $0,15 \text{ год}^{-1}$ в тундрах Северной Аляски, в то время как в тропиках – $2,5\text{--}4,6 \text{ год}^{-1}$ [Lauenroth, Gill, 2003]. Влияние температуры на продукцию корней может быть разнообразным – от положительного до отрицательного [Ni, 2004; Hui, Jackson, 2006; Arvares-Uria, Körner, 2007; Okada et al., 2017]. С другой стороны, Фукузава с соавторами [Fukuzawa et al., 2012] указывают, что для продукции корней доступность воды может быть важнее температуры, однако в целом эти вопросы остаются малоисследованными из-за ограниченного объема данных по корневой продукции, получение которых сопряжено со значительной трудоемкостью.

В ряде работ отмечается большая корневая продукция травяных сообществ по сравнению с древесными. Например, Моар и Вильсон [Moar, Wilson, 2006] отметили более высокую биомассу и продукцию корней в прерии, чем в прилегающем лесу. В условиях тундр смена доминантов с *Eriophorum vaginatum* на *Betula nana* при внесении в почву элементов минерального питания вызвала резкое снижение корневой продукции [Sullivan et al., 2007].

В целом же факторы, определяющие продукцию тонких корней, исследованы весьма мало из-за трудоемкости оценки самой продукции. Для выявления этих факторов важным бывает получить не столько абсолютные величины продукции (г/м^2 в год), а, скорее, относительные, позволяющие количественно сравнивать продукцию тонких корней в разных условиях или сообществах. Для этих целей мы и разработали модифицированный метод вращающегося корня в бескорневую среду (почву), позволяющий получать сравнительные оценки корневой продукции с небольшими трудозатратами. Таким образом, целью наших исследований было: 1) изучить относительную продукцию корней различных сообществ по высотному градиенту от лесного до субнivalного поясов и 2) выявить экологические факторы, влияющие на эту продукцию.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Продукция корней измерена в 16 растительных сообществах по вертикальному профилю горы Малая Хатипара в Тебердинском заповеднике (Карачаево-Черкесская Республика, Северо-Западный Кавказ, Россия). Интервал высот составлял от 2184 м над уровнем моря в верхнем лесном поясе до 3107 м в субнivalном поясе (табл. 1). Детальное описание района исследований и изученных сообществ приведено в ряде публикаций [Onipchenko, 2002, 2004].

В каждой точке закладывали трансекту длиной 1 м. Близ трансекты отбирали около 300 г почвы из верхнего горизонта (0–10 см), просеивали ее на месте на почвенных ситах с диаметром отверстий 7 мм (это самый эффективный размер для свежих горных почв, чтобы удалить большинство корней, большие фрагменты ветоши и камни без повреждения мелких частиц почвы) и тщательно перемешивали; таким образом, в полученной смеси отсутствовали крупные камни, корни и крупные неразложившиеся части растений. Лишь небольшая фракция тонких корней попадала в эту смесь, однако это были либо уже отмершие, либо сразу отмирающие корни, которые через два месяца хорошо отличались от корней текущего прироста. Полученной смесью заполняли чайные шаровидные ситечки из нержавеющей металлической сетки с ячейкой до 1,5 мм и диаметром 4,5 см (рис. 1), чайные ситечки закрывались на запорный механизм. В почве проделывали вертикальные отверстия до глубины 10 см металлическим буром с диаметром 5 см. Ситечки помещали в эти отверстия так, чтобы их центр располагался на глубине около 7 см, и засыпали оставшейся слегка уплотненной почвой из буров. На поверхности отверстия закрывали верхней частью дернины из буров с сохранившимися растениями. Пробы располагали на расстоянии 25 см друг от друга по трансектам ($n = 5$), их расположение отмечали колышками и координатами GPS. По истечении примерно двух месяцев ситечки аккуратно извлекали из почвы, торчащие наружу корни (рис. 1, в) обрезами ножницами по уровню сетки. Длительность инкубации соответствовала практически всему (в альпийском и субнivalном поясе) или большей части вегетационного периода в изученных сообществах,

Т а б л и ц а 1
Список исследованных сообществ

Сообщество	Сокращение	Высота, м над ур. м.	Синтаксономия (союз)	Доминанты
С древесными доминантами				
Березняк рододендроновый	БР	2184	<i>Rhododendro caucasicae-Betulion litwinowii</i>	<i>Betula litwinowii</i> Doluch., <i>Rhododendron caucasicum</i> Pall.
Сосняк вейниковый	СВ	2422	<i>Dicrano-Pinion</i>	<i>Pinus sylvestris</i> L., <i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth
Можжевельниковый стланик	МС	2701	<i>Aconito nasuti-Juniperion</i>	<i>Juniperus communis</i> L.
Рододендронник	РОД	2750	<i>Rhododendron caucasicae</i>	<i>Rhododendron caucasicum</i> .
С травянистыми доминантами				
Альпийский ковер	АК	2789	<i>Hyalopoion ponticae</i>	<i>Sibbaldia procumbens</i> L., <i>Taraxacum stevenii</i> DC.
Альпийская лишайниковая пустошь	АЛП	2780	<i>Anemonion speciosae</i>	<i>Carex umbrosa</i> Host, <i>Festuca ovina</i> L., <i>Cetraria islandica</i> (L.) Ach.
Гераниево-копеечниковый луг	ГКЛ	2751	<i>Hedysaro caucasicae-Geranion gymnocauli</i>	<i>Geranium gymnocaulon</i> DC., <i>Hedysarum caucasicum</i> Bieb.
Пестроовсянищевый луг	ПЛ	2706	<i>Violo altaicae-Festucetum variae</i>	<i>Festuca varia</i> Haenke, <i>Nardus stricta</i> L.
Субальпийское болото	СубБ	2541	<i>Caricion fuscae</i>	<i>Carex nigra</i> (L.) Reichard, <i>Blasmus compressus</i> (L.) Panz. ex Link
Субальпийское высокотравье	СубВ	2542	<i>Rumicion alpinae</i>	<i>Ligusticum alatum</i> (M. Bieb.) Sprengel, <i>Millium effusum</i> L.
Субальпийский вейниковый луг	СВЛ	2550	<i>Calamagrostion arundinaceae</i>	<i>Calamagrostis arundinacea</i> , <i>Betonica macrantha</i> C. Koch
Альпийское болото	АБ	2800	<i>Caricion fuscae</i>	<i>Carex nigra</i>
Альпийская сухая осыпь	АСО	2899	<i>Anemonion speciosae</i>	<i>Asperula alpina</i> Bieb., <i>Minuartia imbricata</i> (Bieb.) Woronow
Альпийская влажная осыпь	АВО	2795	<i>Murbeckiellion huetii</i>	<i>Sibbaldia procumbens</i> , <i>Gnaphalium supinum</i> L.
Субнивальная сухая осыпь	ССО	3063	<i>Chaerophyllion humilis</i>	<i>Potentilla gelida</i> C. A. Mey., <i>Carum caucasicum</i> (Bieb.) Boiss.
Субнивальная влажная осыпь	СВО	3069	<i>Chaerophyllion humilis</i>	<i>Veronica telephiifolia</i> Vahl

* Латинские названия растений приведены по В. Г. Онипченко и др. [2011], названия синтаксонов – по В. Г. Онипченко [Onipchenko, 2002].

это был самый теплый период в промежутке между таянием снега и осенними заморозками.

Образцы закладывали с 17 по 20 июля и извлекали с 19 по 20 сентября 2019 г., таким образом, время экспозиции могло различаться на 1–3 дня между сообществами. Итоговые расчеты прироста корней были скорректированы для 60 дней. Время экспозиции охватывает вторую половину вегетационного периода в верхнелесном поясе. Эти сроки выбраны с учетом опубликованных наблюдений за фенологией развития корней. Корни крупных древесных растений и кустарнич-

ков растут во второй половине вегетационного периода, а корни альпийских травянистых растений – в разгар периода вегетации [Steinaker, Wilson, 2008; Iversen et al., 2015; Sloan et al., 2016]. После извлечения образцы хранили в холодильнике (+5 °C) не более двух дней до их разбора в лаборатории. Затем образцы замачивали на один час в воде, промывали на сите с ячейей 0,5 мм и разбирали вручную под бинокулярным микроскопом. Учитывали только живые корни, которые визуально легко отличались от отмерших по цвету, упругости и наличию корневых во-

лосков [Böhm, 1979]. Все живые корни высушивали при 80 °C в течение 10 ч и взвешивали с точностью до 0,1 мг.

Содержание органического вещества в почве оценивали по потерям от прокаливания. Три идентичных образца почвы из каждого сообщества высушивали в сушильном шкафу при 105 °C в течение 12 ч и прокаливали в муфельной печи при температуре 500 °C в течение 8 ч. Такая температура прокаливании достаточна для оценки содержания органического углерода в почвах без карбонатов [Ghabbour et al., 2014]. Кроме того, исследуемые почвы образованы на кристаллических породах и практически лишены карбонатов [Вертелина и др., 1996].

pH почвы измеряли ион-селективным электродом после одного часа встряхивания с дистиллированной водой. Пропорция почва: вода зависела от содержания углерода в почве, по данным А. В. Волкова [1999]: менее 10 % C – 1:2,5 (СВ, ГКЛ, ПЛ, СубВ, АКО, АВО, ССО, СВО, сокращения см. в табл. 1); 10–20 % – 1:5 (АК, АЛП, МС, СВЛ); 20–35 % – 1:10 (БР, РОД, АВ); более 35 % – 1:15 (СубБ). Влажность почвы определяли в поле 14 и 15 августа 2018 г., через 2–3 дня после последнего дождя (погода, типичная для региона), с помощью Data logger TRIME-EZ/HD (IMKO Micromoduletechnic GMBH, Germany) в 5–7-кратной повторности. Определение влажности на выбранных постоянных площадках проведено до закладки ситечек с целью минимизировать влияние условий нарушения.

Чтобы сравнить величины прироста корней между сообществами, мы использовали непараметрический дисперсионный анализ Краскела – Уоллиса, так как распределение нетрансформированных данных значимо отклонялось от нормального.

Чтобы связать прирост корней с факторами среды, мы применили модели со смешанным эффектом с использованием функции 'lme' в пакете nlme [Pinheiro et al., 2015] статистической среды R 3.2.2. [R Core Team, 2015]. В модели со смешанным эффектом для прироста корней в качестве фиксированных эффектов введены высота, pH, содержание воды в почве и потери органического вещества почвы при прокаливании, а в качестве случайного фактора – тип сообщества, чтобы

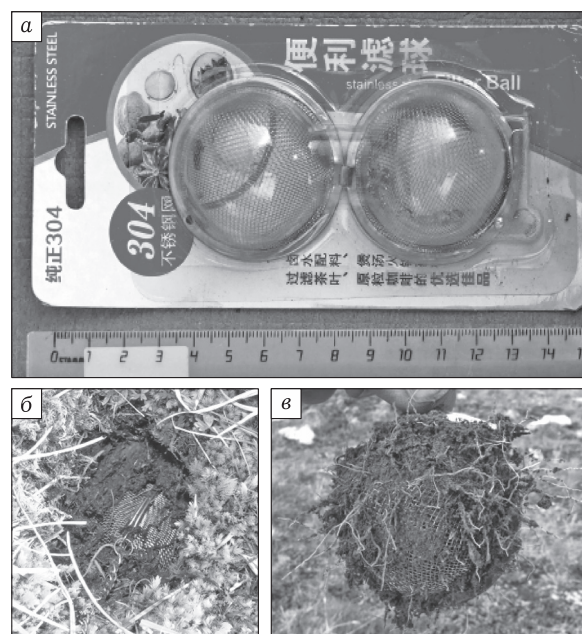


Рис. 1. Внешний вид чайных ситечек в фабричной упаковке (а), погруженные в почву ситечки до закапывания в начале эксперимента (б), извлеченные из почвы ситечки с вросшими корнями (в)

учесть повторность. Перед анализом мы проверили данные на коллинеарность, рассчитав коэффициенты корреляции Спирмена между объясняющими переменными. Лучшие модели отбирали в ходе автоматической обратной пошаговой регрессии (функция stepAIC). Окончательные модели проверяли на нормальность распределения остатков по графикам квантиль-квантильного распределения. Значения p фиксированных эффектов оценивали с помощью анализа отклонений (сумма квадратов II типа) с помощью функции "Anova" в пакете car в R [Fox, Weisberg, 2011]. Коэффициенты детерминации дисперсии, объясненной фиксированными эффектами ($\text{marginal } R^2$), получены в пакете MuMIn [Bartoń, 2017] по алгоритму [Nakagawa, Schielzeth, 2013]. Анализ проведен для двух групп сообществ: 1) все сообщества, 2) травяные сообщества (без СВ, БР, РОД и МС).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Большинство проб содержало тонкие корни, количество которых сильно варьировалось между изученными сообществами. На долю межценотического колебания прироста корней приходилось 90,2 % общей дис-

персии, а на варьирование повторностей внутри сообществ – только 9,8 %. Тип сообщества значимо влиял на массу корней ($p < 0,001$). Наиболее низкие величины продукции корней отмечены в лесных сообществах (БР и СВ), в рододендроновом стланике и на альпийских (АСО, АВО) и субнивальных (ССО, СВО) осыпях (табл. 2). Таким образом, как низко расположенные сообщества верхнего лесного пояса, так и наиболее высоко расположенные осыпные группировки отличались очень низкой продукцией корней. Наиболее высокая биомасса взрослых корней была на альпийских коврах и субальпийских болотах – почти на два порядка выше, чем в изученных лесных фитоценозах. Альпийские и субальпийские болота характеризовались сходной и относительно высокой корневой продукцией, многократно превышающей таковую в лесах и на осыпях.

Пятикратная повторность была достаточной, чтобы получить стандартные ошибки средних менее 20 % для большинства сообществ, включая низкопродуктивные осыпи (АСО, ССО, СВО) и сосняк (СВ). Стандарт-

ные ошибки менее 4 % отмечены для четырех сообществ, включая оба болота (РОД, СубБ, АБ, ПЛ).

Присутствие древесных доминантов в составе сообщества и влажность почвы были наиболее важными факторами в регрессионных моделях. В древесных сообществах была очень низкая продукция корней, хотя она возрастала с влажностью почвы (табл. 3, рис. 2, а). При исключении из моделей сообществ с древесными растениями (БР, СВ, МС, РОД), наряду с основным фактором увлажнения почвы, продукция корней имела тенденцию уменьшаться с абсолютной высотой (см. табл. 3, рис. 2, б). Содержание органического вещества не вошло в лучшие модели, но как отдельно взятый фактор было положительно связано с продукцией корней и объясняло 32,5 % ее дисперсии в травяных сообществах, что намного меньше по сравнению с моделью, включающей влажность и высоту (см. табл. 3). Нами не выявлено связи корневой продукции с рН почвы.

Т а б л и ц а 2

Масса взрослых корней (оценка подземной продукции), содержание органического вещества в почве (потери от прокаливании), влажность и кислотность почвы изученных сообществ

Сообщество	Масса корней, мг, среднее $\pm$ ошибка, $n = 5$	Потери при прокаливании, %, среднее $\pm$ ошибка, $n = 3$	Влажность почвы, среднее $\pm$ ошибка, $n = 5$	рН почвы, среднее $\pm$ ошибка, $n = 3$
С древесными доминантами				
БР	4,2 $\pm$ 0,8	68,4 $\pm$ 5,9	11,6 $\pm$ 2,6	3,89 $\pm$ 0,02
СВ	3,0 $\pm$ 1,3	11,3 $\pm$ 1,1	8,7 $\pm$ 1,0	5,29 $\pm$ 0,13
МС	41,4 $\pm$ 6,5	30,4 $\pm$ 3,9	25,8 $\pm$ 0,8	4,71 $\pm$ 0,06
РОД	2,1 $\pm$ 0,2	77,6 $\pm$ 12,8	9,2 $\pm$ 0,9	4,09 $\pm$ 0,06
С травянистыми доминантами				
СубБ	177,2 $\pm$ 13,6	90,1 $\pm$ 0,7	40,5 $\pm$ 2,5	6,08 $\pm$ 0,03
СубВ	103,6 $\pm$ 12,6	27,5 $\pm$ 2,8	23,3 $\pm$ 1,5	5,29 $\pm$ 0,13
СВЛ	73,6 $\pm$ 11,2	26,8 $\pm$ 2,2	16,1 $\pm$ 2,4	4,89 $\pm$ 0,02
ПЛ	101,6 $\pm$ 5,7	28,7 $\pm$ 2,1	26,1 $\pm$ 0,8	4,60 $\pm$ 0,03
ГКЛ	73,9 $\pm$ 8,9	20,7 $\pm$ 3,1	20,3 $\pm$ 2,6	4,61 $\pm$ 0,03
АЛП	65,6 $\pm$ 13,1	23,3 $\pm$ 0,7	28,8 $\pm$ 0,7	4,96 $\pm$ 0,04
АК	246,7 $\pm$ 37,3	20,1 $\pm$ 0,9	29,1 $\pm$ 0,5	4,64 $\pm$ 0,05
АБ	105,5 $\pm$ 6,1	75,4 $\pm$ 6,5	32,8 $\pm$ 1,4	4,83 $\pm$ 0,07
АВО	16,5 $\pm$ 3,0	7,3 $\pm$ 0,6	7,4 $\pm$ 1,4	5,07 $\pm$ 0,06
АСО	11,7 $\pm$ 3,6	5,2 $\pm$ 0,9	1,5 $\pm$ 0,5	5,68 $\pm$ 0,03
ССО	20,4 $\pm$ 4,4	4,3 $\pm$ 0,3	3,5 $\pm$ 0,8	5,79 $\pm$ 0,01
СВО	2,5 $\pm$ 1,5	4,3 $\pm$ 0,3	5,0 $\pm$ 1,0	5,30 $\pm$ 0,06

* Сокращения названий сообществ см. в табл. 1.

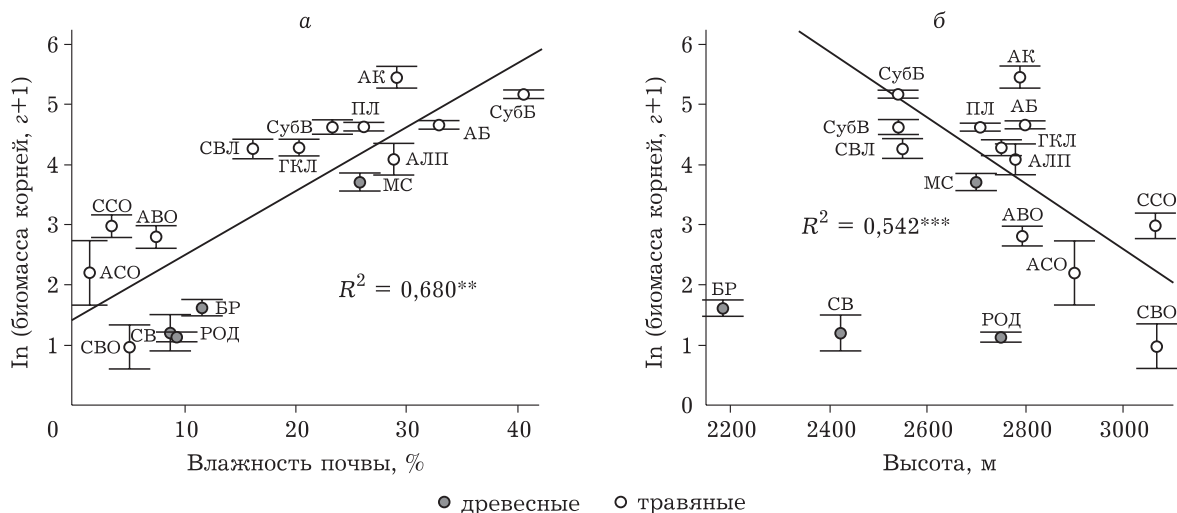


Рис. 2. Связь между приростом корней (среднее $\pm$ ошибка) (а) и влажностью почвы, высотой над ур. м. (б). Линия регрессии и коэффициенты детерминации (R^2) получены из простых линейных регрессий. Линия регрессии на рисунке (б) показана только для сообществ с травянистыми доминантами. Сокращения названий сообществ см. в табл. 1. ** – $p < 0,01$, *** – $p < 0,001$

Т а б л и ц а 3

Результаты моделей со смешанным эффектом, связывающих прирост корней (данные трансформированы по основанию натурального логарифма) с факторами среды

Модель	<i>n</i>	R^2m	Фактор	Эффект	<i>df</i>	χ^2	<i>p</i>
Все сообщества	16	0,768	Влажность почвы	+	1	50,65	<0,001
			Травяное $\rightarrow$ с древесными доминантами	–	1	15,31	<0,001
Сообщества без древесных доминантов (без СВ, БР, РОД и МС)	12	0,702	Влажность почвы	+	1	14,7	<0,001
			Высота	–	1	3,18	0,074

П р и м е ч а н и е. *n* – число сообществ, включенных в анализ; R^2m – коэффициент детерминации только для фиксированных эффектов; *df* – число степеней свободы; *p* – уровень значимости для отдельных факторов.

ОБСУЖДЕНИЕ

Предлагаемый метод показал значительное варьирование корневой продукции между изученными ценозами при небольшой вариабельности в повторностях внутри одного сообщества. Тем не менее для того чтобы получить более точные измерения, мы можем рекомендовать использовать большую повторность (например, 10) для наименее продуктивных сообществ. Однако у нас есть данные по структуре подземной биомассы только для четырех из изученных сообществ: АЛП, ПЛ, ГКЛ и АК [Онипченко, 1990], что не позволяет сопоставить полученные величины прироста с другими характеристиками подземной биомассы и продукции. Наиболее высокий коэффициент корреляции ($n = 4$; $r = +0,76$, *n. s.*) связывает прирост корней с биомассой корней диаметром менее 0,5 мм. Это вполне

закономерно, поскольку наиболее активно растут именно тонкие корни. Поэтому предложенный метод может рассматриваться как вполне адекватный относительно оценки продукции тонких корней, т. е. он не позволяет получать абсолютные величины первичной продукции на квадратный метр, но может сравнивать различные сообщества по корневой продукции.

Низкая продукция древесных сообществ.

Эта закономерность была ранее отмечена для прерий и лесов в США [Moar, Wilson, 2006]. Тем не менее удивительным фактом явился масштаб различий: в изученных горно-лесных сообществах продукция корней была примерно в 50 раз ниже, чем в травяных сообществах. Эти результаты подтверждают две известные закономерности. Во-первых, при наличии обогащенных ресурсами участ-

ков почвы виды с тонкими корнями преимущественно вырастают корнями, в то время как виды с толстыми корнями пролиферируют гифами своих симбиотических микоризных грибов [Cheng et al., 2016]. Действительно, обильный грибной мицелий мы также обнаруживали при разборе проб из лесных сообществ. Во-вторых, относительно низкие температуры почвы под пологом леса в горах выступают важнейшим фактором, лимитирующим рост корней деревьев по сравнению с травянистыми растениями и формирующим климатически верхнюю границу леса [Körner, 2012].

Определяющая роль влажности почвы. Влажность почвы – самый важный фактор, определяющий продукцию корней как во всех изученных местообитаниях, так и в отдельных группах (нелесные сообщества, травяные сообщества); его влияние значительно превышает роль температуры (или высоты над уровнем моря). Положительное влияние влажности говорит о том, что даже в условиях хорошего влагообеспечения в гумидном климате локальная влажность почвы может существенно влиять на продукционные процессы в подземной сфере. Это подтверждает мнение Фукузавы с соавторами [Fukuzawa et al., 2012], что влажность более важна для продукции корней, чем температура, что также было показано на лугах в аридном климате [Tang et al., 2017]. Экспериментальное потепление на почвах в Арктике не усиливает и не продлевает рост корней осенью [Schwieger et al., 2018]. С другой стороны, в тундровых экосистемах нет связи между продукцией корней с влажностью почвы, так как рост растений не лимитирован доступностью влаги, где влажность почвы была высокой и слабо изменялась по трем изученным сообществам (23–34 %) [Blume-Werry et al., 2016]. В целом полученные нами закономерности являются новыми, особенно для горных экосистем. Между влажностью почвы и общей длиной корней в почве может наблюдаться отрицательная связь, обусловленная активным поглощением влаги корнями [Gross et al., 2008], что мы, однако, не наблюдали в нашем случае. Мы измеряли процент гравиметрической влаги (объем воды $\times$ 100 / объем почвы) в полевых условиях, который зависит от содержания мелких частиц в почве. Таким обра-

зом, содержание воды может быть не прямым фактором для продукции корней, но оценкой богатства почвы, которое также связано с гранулометрическим составом в очень каменистых горных почвах.

Снижение продукции корней при увеличении абсолютной высоты (которая опосредованно может характеризовать температурный режим почвы) выявлено нами лишь как тенденция ($p = 0,074$) при исключении из анализа сообществ с древесными доминантами (БР, СВ, МС, РОД). Таким образом, в изученном нами диапазоне высот высотное положение не оказывает определяющего влияния на продукцию корней, его влияние значительно меньше, чем влияние влажности почвы. Эта закономерность может быть объяснена противоположным действием двух факторов: скорости роста и аллокации в тонкие корни, которые различным образом связаны с температурами на разной высоте. Скорость роста снижается при более низких температурах на больших высотах [Graefe et al., 2010; Blume-Werry et al., 2016; Nagelmuller et al., 2016], хотя и может наблюдаться при температуре около 0 °C [Onipchenko et al., 2014]. С другой стороны, с повышением абсолютной высоты у травянистых растений растет доля тонких корней в общей биомассе, и этот показатель вдвое выше у альпийских растений, чем у низкогорных [Körner, Renhardt, 1987; Körner, 2003]. Таким образом, большая биомасса тонких корней может компенсировать их низкий прирост, что в итоге приводит к слабой зависимости продукции корней от температуры (абсолютной высоты). Низкая продукция в лесах в нашем исследовании не может быть объяснена недостаточной длиной эксперимента по сравнению с вегетационным периодом, так как подземный рост сдвинут на более теплую вторую половину лета [Blume-Werry et al., 2016].

Положительная связь между содержанием органического вещества в почве и приростом корней может отражать положительную корреляцию между ним и влажностью почвы. В нашем случае эти факторы были положительно скоррелированы (Spearman $R = 0,659$; $p = 0,007$). Связи между продукцией корней, разложением и накоплением органического вещества в почве нуждаются в дальнейшем исследовании.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В целом можно заключить, что модификация метода вращающихся корней, предложенная в нашей работе, позволяет получить сравнительные оценки продукции тонких корней в наземных экосистемах. В изученных нами сообществах в широком высотном диапазоне (от верхнелесного до субнивального поясов) наибольшая продукция корней наблюдалась на альпийских коврах, наименьшая – в лесах и в субнивальных сообществах. В сообществах с древесными доминантами продукция корней была меньше, чем в травяных сообществах, что подтверждает гипотезу лимитированного роста корней деревьев близ верхней границы леса. Продукция корней возрастала с увеличением влажности почвы, которая была самым важным фактором. В травяных сообществах наряду с основным фактором увлажнения продукция корней имела тенденцию уменьшаться с абсолютной высотой. Отмечена также положительная связь содержания органического вещества в почве с продукцией корней в травяных сообществах. Связи продукции корней с pH верхнего горизонта почвы не выявлено.

Работа поддержана РНФ (грант № 19-14-00038). Мы благодарим Г. В. Матышака за помощь с анализом почвы.

ЛИТЕРАТУРА

- Вертелина О. С., Онихченко В. Г., Макаров М. И. Первичные минералы и процессы выветривания в высокогорных почвах Тебердинского заповедника // Вестн. МГУ. Сер. 17, Почвоведение. 1996. № 1. С. 3–11.
- Волков А. В. Зависимость свойств высокогорных почв от растительности и положения в рельефе // Тр. / Тебердинский гос. заповедник. 1999. Вып. 15. С. 14–40.
- Онихченко В. Г. Фитомасса альпийских сообществ северо-западного Кавказа // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1990. Т. 95, № 6. С. 52–62.
- Онихченко В. Г., Зернов А. С., Воробьева Ф. М. Сосудистые растения Тебердинского заповедника (Флора и фауна заповедников, вып. 99А). М.: МаксПресс, 2011. 144 с.
- Abramoff R. Z., Finzi A. C. Are above- and belowground phenology in sync? // *New Phytol.* 2015. Vol. 205, N 3. P. 1054–1061.
- Alvarez-Uria P., Körner C. Low temperature limits of root growth in deciduous and evergreen temperate tree species // *Funct. Ecol.* 2007. Vol. 21, N 2. P. 211–218.
- Arthur M. A., Fahey T. J. Biomass and nutrients in an Englemann spruce-subalpine fir forest in the north central Colorado: pools, annual production, and internal cycling // *Canadian J. Forest Res.* 1992. Vol. 22, N 3. P. 315–325.
- Balogianni V. G., Blume-Werry G., Wilson S. D. Root production in contrasting ecosystems: the impact of rhizotron sampling frequency // *Plant Ecol.* 2016. Vol. 217, N 11. P. 1359–1367.
- Bartoň K. MuMin: Multi-Model Inference. R package version 1.40.0. 2017. <https://CRAN.R-project.org/package=MuMin>
- Blume-Werry G., Wilson S. D., Kreyling J., Milbau A. The hidden season: growing season is 50 % longer below than above ground along an arctic elevation gradient // *New Phytol.* 2016. Vol. 209, N 3. P. 978–986.
- Böhm W. Methods of studying root systems. Berlin: Springer, 1979.
- Cheng L., Chen W., Adams T., Wei X., Li L., McCormack M. L., Deforest J. L., Koide R. T., Eissenstat D. M. Mycorrhizal fungi and roots are complementary in foraging within nutrient patches // *Ecology.* 2016. Vol. 97, N 10. P. 2815–2823.
- de Kroon H., Mommer L., Nishiwaki A. Root competition: towards a mechanistic understanding // *Root ecology* (Ecological Studies, vol. 168) / Eds. H. de Kroon, E. J. W. Visser. Berlin-Heidelberg: Springer, 2003. P. 215–234.
- Fox J., Weisberg S. An {R} Companion to Applied Regression, Second Edition. Thousand Oaks CA: Sage. 2011. URL: <http://socserv.socsci.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion>
- Fukuzawa K., Dannoura M., Shibata H. Fine root dynamics and root respiration // *Measuring roots: an updated approach* / Ed. S. Marcuso. Heidelberg e. a.: Springer, 2012. P. 291–302.
- Ghabbour E. A., Davies G., Cuoizzo N. P., Miller R. O. Optimized conditions for determination of total soil organic matter in diverse samples by mass loss on ignition // *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 2014. Vol. 177, N 6. P. 914–919.
- Gill R. A., Jackson R. B. Global pattern of root turnover for terrestrial ecosystems // *New Phytol.* 2000. Vol. 147, N 1. P. 13–31.
- Graefe S., Hertel D., Leuschner C. N. P and K limitation of fine root growth along an elevation transect in tropical mountain forests // *Acta Oecologica.* 2010. Vol. 36, N 6. P. 537–542.
- Gross N., Robson T. M., Lavorel S., Albert C., Le Bagousse-Pinguet Y., Guillemin R. Plant response traits mediate the effects of subalpine grasslands on soil moisture // *New Phytol.* 2008. Vol. 180, N 3. P. 652–662.
- Hertel D., Leuschner C. A comparison of four different fine root production estimates with ecosystem carbon balance data in a Fagus-Quercus mixed forest // *Plant Soil.* 2002. Vol. 239, N 2. P. 237–251.
- Hui D., Jackson R. B. Geographical and interannual variability in biomass partitioning in grassland ecosystems: a synthesis of field data // *New Phytol.* 2006. Vol. 169, N 1. P. 85–93.
- Iversen C. M., Sloan V. L., Sullivan P. F., Euskirchen E. S., McGuire A. D., Norby R. J., Walker A. P., Warren J. M., Wullschlegel S. D. The unseen iceberg: plant roots in arctic tundra // *New Phytol.* 2015. Vol. 205, N 1. P. 34–58.
- Körner C. Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems. 2nd ed. Berlin: Springer, 2003.
- Körner C. Alpine Treelines: Functional ecology of the global high elevation tree limits. Basel: Springer, 2012.
- Körner C., Renhardt U. Dry matter partitioning and root/leaf area ratios in herbaceous perennial plants with

- diverse altitudinal distribution // *Oecologia*. 1987. Vol. 74, N 3. P. 411–418.
- Lauenroth W. K., Gill R. Turnover of root systems // *Root ecology* (Ecological Studies, v. 168) / Eds. H. de Kroon, E. J. W. Visser. Berlin-Heidelberg: Springer, 2003. P. 61–89.
- McCormack M. L., Dickie I. A., Eissenstat D. M., Fahey T. J., Fernandez C. W., Guo D., Helmisaari H.-S., Hobbie E. A., Iversen C. M., Jackson R. B., Leppälammil-Kujansuu J., Norby R. J., Phillips R. P., Pregitzer K. S., Pritchard S. G., Rewald B., Zadworny M. Redefining fine roots improves understanding of below-ground contributions to terrestrial biosphere processes // *New Phytol.* 2015. Vol. 207, N 3. P. 505–518.
- Milchunas D. G. Estimating root production: comparison of 11 methods in shortgrass steppe and review of biases // *Ecosystems*. 2009. Vol. 12, N 8. P. 1381–1402.
- Milchunas D. G. Biases and errors associated with different root production methods and their effects on field estimates of belowground net primary production // *Measuring roots: an updated approach* (Ed. S. Marcuso). Heidelberg e. a.: Springer, 2012. P. 303–339.
- Moar S. E. L., Wilson S. D. Root responses to nutrient patches in grassland and forest // *Plant Ecol.* 2006. Vol. 184, N 1. P. 157–162.
- Mommer L., Weemstra M. The role of roots in the resource economics spectrum // *New Phytol.* 2012. Vol. 195, N 4. P. 725–727.
- Montagnoli A., Terzaghi M., Scippa G. S., Chiatante D. Heterorhizy can lead to underestimation of fine-root production when using mesh-based techniques // *Acta Oecologica*. 2014. Vol. 59, N 1. P. 84–90.
- Nagelmüller S., Hiltbrunner E., Körner C. Critically low soil temperatures for root growth and root morphology in three alpine plant species // *Alpine Bot.* 2016. Vol. 126, N 1. P. 11–21.
- Nakagawa S., Schielzeth H. A general and simple method for obtaining R^2 from generalized linear mixed-effects models // *Methods Ecol. Evol.* 2013. Vol. 4, N 2. P. 133–142.
- Ni J. Estimation net primary productivity of grasslands from field biomass measurements in temperate northern China // *Plant Ecol.* 2004. Vol. 174, N 2. P. 217–234.
- Okada K., Aiba S., Kitayama K. Influence of temperature and soil nitrogen and phosphorus availabilities on fine-root productivity in tropical rainforests on Mount Kinabalu, Borneo // *Ecol. Res.* 2017. Vol. 32, N 2. P. 145–156.
- Onipchenko V. G. Alpine vegetation of the Teberda Reserve, the Northwest Caucasus. Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, H. 130. Zurich: Stiftung Rubel, 2002.
- Onipchenko V. G. (ed.) *Alpine ecosystems in the Northwest Caucasus*. Dordrecht e. a.: Kluwer Academic Publishers, 2004.
- Onipchenko V. G., Kipkeev A. M., Makarov M. I., Kozhevnikova A. D., Ivanov V. B., Soudzilovskaia N. A., Tekeev D. K., Salpagarova F. S., Werger M. J. A., Cornelissen J. H. C. Digging deep to open the white black box of snow root phenology // *Ecol. Res.* 2014. Vol. 29, N 4. P. 529–534.
- Osawa A., Aizawa R. A new approach to estimate fine root production, mortality, and decomposition using litter bag experiments and soil core techniques // *Plant Soil*. 2012. Vol. 355, N 1–2. P. 167–181.
- Pinheiro J., Bates D., DebRoy S., Sarkar D., R Core Team. nlme: Linear and nonlinear mixed effects models. R package version 3.1–121. 2015. URL: <http://CRAN.R-project.org/package=nlme>.
- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2015. URL: <https://www.R-project.org/>.
- Santantonio D., Hermann R. K. Standing crop, production, and turnover of fine roots on dry, moderate, and wet sites of mature douglas-fir in western Oregon // *Annals Forest Sci.* 1985. Vol. 42, N 2. P. 113–142.
- Schwieger S., Kreyling J., Milbau A., Blume-Werry G. Autumnal warming does not change root phenology in two contrasting vegetation types of subarctic tundra // *Plant Soil*. 2018. Vol. 424, N 1–2. P. 145–156.
- Sloan V. L., Fletcher B. J., Phoenix G. K. Contrasting synchrony in root and leaf phenology across multiple sub-Arctic plant communities // *J. Ecol.* 2016. Vol. 104, N 1. P. 239–248.
- Steinaker D. F., Wilson S. D. Phenology of fine roots and leaves in forest and grassland // *J. Ecol.* 2008. Vol. 96, N 6. P. 1222–1229.
- Stevens G. N., Jones R. H. Patterns in soil fertility and root herbivory interact to influence fine-root dynamics // *Ecology*. 2006. Vol. 87, N 3. P. 616–624.
- Stewart A. M., Frank D. A. Short sampling intervals reveal very rapid root turnover in a temperate grassland // *Oecologia*. 2008. Vol. 157, N 3. P. 453–458.
- Sullivan P. F., Sommerkorn M., Rueth H. M., Nadelhoffer K. J., Shaver G. R., Welker J. M. Climate and species affect fine root production with long-term fertilization in acidic tussock tundra near Toolik Lake, Alaska // *Oecologia*. 2007. Vol. 153, N 3. P. 643–652.
- Tang Z., Dend L., An H., Shangguan Z. Bayesian method predicts belowground biomass of natural grasslands // *Écoscience*. 2017. Vol. 24, N 3–4. P. 127–136.
- Vamerali T., Bandiera M., Mosca G. Minirhizotrons in modern root studies // *Measuring roots: an updated approach* / Ed. S. Marcuso. Heidelberg e. a.: Springer, 2012. P. 341–361.
- van der Krift T. A. J., Berendse F. Root life spans of four grass species from habitats differing in nutrient availability // *Functional Ecol.* 2002. Vol. 16, N 2. P. 198–203.
- Wu Y., Deng Y., Zhang J., Wu J., Tang Y., Cao G., Zhang F., Cui X. Root size and soil environments determine root lifespan: evidence from an alpine meadow on the Tibetan Plateau // *Ecol. Res.* 2013. Vol. 28, N 3. P. 493–501.
- Wu Y., Wu J., Deng Y., Tan H., Du Y., Gu S., Tang Y., Cui X. Comprehensive assessments of root biomass and production in a *Kobresia humilis* meadow on the Qinghai-Tibetan Plateau // *Plant Soil*. 2011. Vol. 338, N 1–2. P. 497–510.

Analysis of fine root production features in high mountain communities by ingrowth method using filter balls

V. G. ONIPCHENKO¹, D. M. GULOV², A. R. ISHBIRDIN², M. I. MAKAROV³, A. A. AKHMETZHANOVA¹,
O. A. LOGVINENKO⁴, O. P. KHUBIEVA⁵, D. K. TEKEEV⁶, T. G. ELUMEEVA¹

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

²*Bashkirian State University
450076, Ufa, Validi str., 32*

³*Department of General Soil Sciences, Lomonosov Moscow State University
119234, Moscow, Leninskie Gory, 1/12*

⁴*Karachai-Cherkessian Aliev State University
369200, Karachaevsk, Lenin str., 29*

⁵*North Caucasian State Academy
369000, Cherkessk, Kosmonavtov str., 100*

⁶*Teberda State Reserve
369210, Teberda, Baduyskii, 1*

The investigation of belowground plant production and its determining factors is critical for better understanding carbon turnover in the biosphere. The measurement of fine root production is a methodical and difficult task. To reveal factors determining fine root production in mountain ecosystems, we introduced a new modification of ingrowth method with the use of filter balls (tea strainers). We studied root production in 16 communities from upper forest to subnival belts in the range of 2184–3069 m a. s. l. in the Teberda Reserve, Northwestern Caucasus, Russia. The filter balls were filled with sifted soil (without roots or stones) and buried in the soil 7–8 cm deep. The mass of root ingrowth was measured after two months of incubation under natural conditions. Mixed-effect models were applied to test the relationships between root mass, elevation, soil moisture, organic matter content, and pH. The highest root production was observed in an alpine snowbed (247 mg per filter ball in 60 days), the lowest was in forest and subnival communities (3–20 mg per filter ball in 60 days). The communities with woody dominants had lower production than herb communities. It increased with soil moisture, which was the most important factor. In herb communities the production of roots tended to decrease with the elevation. Soil organic matter as a separate factor had a positive relationship with root production in herb communities. There were no links between root ingrowth and soil pH. The method introduced presently both allows for the comparison of plant communities by their root production and reveals factors determining it.

Key words: fine roots, productivity, alpine communities, soil moisture, altitude gradient.