

Научная статья

УДК 630*221.09:630*164.8:630*228.3

DOI: 10.37482/0536-1036-2023-3-99-112

Влияние реконструктивной рубки в лиственново-еловом древостое на корневую конкуренцию пород

А.Ю. Карпечко[✉], канд. с.-х. наук; *ResearcherID*: [AAL-8675-2020](https://orcid.org/0000-0002-1693-2510),

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1693-2510>

С.М. Синькевич, канд. с.-х. наук, доц.; *ResearcherID*: [B-6119-2018](https://orcid.org/0000-0002-4523-8392),

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4523-8392>

Институт леса Карельского научного центра РАН, ул. Пушкинская, д. 11, г. Петрозаводск, Россия, 185910; anna.karpechko@gmail.com[✉], sergei.sinkevich@krc.karelia.ru

Поступила в редакцию 09.04.21 / Одобрена после рецензирования 15.07.21 / Принята к печати 20.07.21

Аннотация. Преобладание смешанных древостоев в продуктивном лесном фонде среднетаежной подзоны Северо-Запада России делает актуальным изучение особенностей их роста и развития. Важным аспектом экологических исследований являются конкурентные взаимоотношения древесных пород. В производных насаждениях, сформировавшихся в результате интенсивной эксплуатации коренных ельников, ель, как правило, находится в подчиненном положении. Восстановление ее господства – актуальная хозяйственная и экологическая проблема. При единстве подходов к ведению хозяйства в лиственново-еловых древостоях данные исследований структуры корневых систем существенно различаются в зависимости от возраста и географического положения насаждения. Представлены результаты изучения корневой конкуренции между елью и лиственными породами в 70-летнем насаждении черничного типа леса, пройденном 35 лет назад интенсивной реконструктивной рубкой. В смешанных древостоях с различной долей участия ели методом почвенных монолитов исследована масса тонких корней и ее локализация в верхних почвенных горизонтах. Характеристики древостоев рассчитаны по материалам периодических сплошных переучетов на пробных площадках и по результатам измерения диаметров деревьев на круговых площадках вокруг мест взятия монолитов. Приведены данные о динамике мощности лесной подстилки и живого напочвенного покрова. Рассмотрена связь между подземной и надземной частями древостоя. Показано, что корни ели могут занимать одну экологическую нишу с корнями лиственных пород. Корреляционный анализ выявил статистически значимую связь массы тонких корней ели с конкурентным влиянием лиственных пород, долей ели в составе древостоя и ее текущим приростом по запасу. Обнаружены существенные различия массы корней ели при ее совместном произрастании с березой и осиной. Сделан вывод о комплексном характере зависимости массы корней ели от близости материнских деревьев и пространственной неоднородности органогенных горизонтов почвы. Полученные данные важны для обоснования регулирования состава и структуры лиственново-еловых древостоев в интересах выращивания устойчивых хозяйственно-ценных насаждений.

Ключевые слова: ель, береза, осина, смешанный древостой, структура древостоя, почва, тонкие корни, конкуренция, корневая конкуренция, реконструктивная рубка

Благодарности: Исследование проведено за счет средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (Институт леса КарНЦ РАН).

Для цитирования: Карпечко А.Ю., Синькевич С.М. Влияние реконструктивной рубки в листовенно-еловом древостое на корневую конкуренцию пород // Изв. вузов. Лесн. журн. 2023. № 3. С. 99–112. <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2023-3-99-112>

Original article

Influence of Reconstructive Cutting in Deciduous-Spruce Stands on Root Competition of Species

Anna Yu. Karpechko[✉], Candidate of Agriculture; ResearcherID: [AAL-8675-2020](https://orcid.org/0000-0002-1693-2510),

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1693-2510>

Sergey M. Sinkevich, Candidate of Agriculture, Assoc. Prof.; ResearcherID: [B-6119-2018](https://orcid.org/0000-0002-4523-8392),

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4523-8392>

Forest Research Institute of the Karelian Research Centre of RAS, ul. Pushkinskaya, 11, Petrozavodsk, 185910, Russian Federation; anna.karpechko@gmail.com[✉], sergei.sinkevich@krc.karelia.ru

Received on April 09, 2021 / Approved after reviewing on July 15, 2021 / Accepted on July 20, 2021

Abstract. The predominance of mixed forest stands in a productive forest fund, which is located in the middle taiga subzone of Northwest Russia, determines the relevance of an investigation of the growth and development characteristics of the trees. In secondary stands, created by an extensive human consumption of primary spruce stands, spruce trees are generally presented in a minor quantity. The recovery of their dominance is an urgent economic and ecological issue. Despite the unity of approaches concerning the maintenance of deciduous-spruce forests, the research characteristics on the structure of the root systems differ considerably along with age and geographical position. This article investigates a root system competition between spruce and deciduous species in a 70-year-old blueberry-type forest that was 100 thinning by a reconstructive cutting 35 years ago. The mass of fine roots and their distribution in the upper solid layers were examined by the method of soil monoliths in the mixed stands with different proportions of spruce. The numerical characteristics of the stands were determined by the results of a regular complete enumeration on the trail plots. Besides, the tree diameters were measured around the circular plots, which were made for the collection of the monoliths. The records were made on the dynamics of changes in forest floor thickness and vegetation. The relationship between the underground and elevated parts of the stands was explored. It was shown that the roots of spruce can occupy the same ecological niche as the roots of deciduous species. A correlation analysis revealed a statistically significant relationship between the mass of fine spruce roots and the competitive influence of deciduous species, the proportion of spruce in the stand, and its current volume increment. There was a significant difference in spruce root mass under joint growth with birch and aspen. Therefore, it was concluded that this phenomenon has a complex nature. Namely, the mass of the spruce roots has a direct dependency on their closeness to the maternal trees in combination with the spatial heterogeneity of the organic soil layers. The gained findings are important for the regulation of the composition and structure of the mixed deciduous-spruce stands for growing sustainable stands with a high economic value.

Keywords: spruce, birch, aspen, mixed stand, stand structure, soil, fine roots, competition, root competition, reconstructive cutting

Acknowledgements: The study was financed by the federal budget for the state assignment of the KRC RAS (Forest Research Institute of the KRC RAS).



For citation: Karpechko A.Yu., Sinkevich S.M. Influence of Reconstructive Cutting in Deciduous-Spruce Stands on Root Competition of Species. *Lesnoy Zhurnal = Russian Forestry Journal*, 2023, no. 3, pp. 99–112. (In Russ.). <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2023-3-99-112>

Введение

В начале XX в. В.Н. Сукачев обратил внимание на возрастающий под влиянием трудов Г.Ф. Морозова интерес лесоводов к конкуренции в растительных сообществах [11]. Позже В.Н. Сукачев пришел к выводу о превалировании роли корневых систем по сравнению с ролью надземных частей во взаимоотношениях растений [12]. С.Н. Сеннов [9], анализируя труды В.Н. Сукачева, В.Г. Карпова, А.Я. Орлова и других исследователей, заключил, что в конкуренции деревьев «доминирует конкуренция между тонкими физиологически активными корнями» и «основная арена конкуренции – маломощный корнеобитаемый слой почвы» [9, с. 35]. В ходе выполнения Международной биологической программы (1964–1974) были существенно уточнены представления о формировании и функционировании корневых систем лесных фитоценозов. При этом однозначного ответа на вопрос о значении корневой конкуренции для формирования производительности лесных насаждений до сих пор нет в связи с разнообразием объектов, применявшихся методик и трудоемкостью исследований.

Тонкие корни, представляющие интерес для исследований в области физиологии древесных растений, лесного почвоведения и лесной экологии [5, 14, 23, 25 и др.], играют важную роль в жизни дерева. Они активно вовлечены в круговорот углерода в связи с их значительной долей в фитомассе и более высокой по сравнению с надземными частями деревьев скоростью разложения [37].

При изучении корней их принято делить на фракции по толщине, исходя из выполняемых ими функций. А.Я. Орлов [5] отдельно выделял корни диаметром менее 0,6 мм и относил их к физиологически активным. Финские исследователи [23, 25, 30], изучавшие биомассу тонких корней, включали фракцию диаметром до 2 мм в тонкие, а 2–5 мм – в мелкие корни [25]. Аналогичной позиции придерживаются китайские исследователи [35], относящие к тонким корни до 2 мм. В то же время в категорию тонких корней часто включают фракцию диаметром менее 1 мм [15]. Таким образом, единства в подходах к разделению корней на фракции и общепризнанного понимания терминов «тонкие» и «сосущие корни» в научной литературе нет, что также отмечает В.А. Усольцев [14]. Это может усложнять обобщение и анализ данных.

Многие исследования посвящены выявлению статистических зависимостей между надземными и подземными частями древостоев [8, 20, 22, 26, 30, 40]. В работах, где отмечена связь массы корней с диаметром ствола отдельных деревьев [26], показано, помимо существенной корреляции, наличие определенного баланса в распределении фитомассы между ее надземной и подземной частями. При этом есть результаты [22], констатирующие слабую тесноту связи, особенно при сравнении разных пород и условий произрастания. Исследование связи между массой корней и абсолютной полнотой древостоев выявило, что последняя может обуславливать до 35 % дисперсии массы тонких корней [30] на суходолах и осушенных торфяниках, однако указывается, что в ряде случаев происходит уменьшение отношения подземной массы древостоя к надземной с увеличением возраста деревьев. Отрицательный результат был получен при

попытке выявления связи между суммой площадей сечений и массой корней в еловых древостоях [4].

При оценке результатов изучения массы тонких корней следует учитывать ее значительную вариабельность в зависимости от времени года, связанную в первую очередь с ежегодным частичным отмиранием. Согласно данным немецких исследователей, в высокопроизводительных средневозрастных ельниках масса отмерших мелких корней может превышать массу живых в среднем в 1,5 раза [24], а в еловых насаждениях средней производительности в возрасте от 35 до 105 лет – в 1,5–3 раза [33]. Канадские исследователи на основании изучения баланса биомассы в спелых еловом и осиновом насаждениях указывают на короткую продолжительность жизни и быстрое разложение тонких корней [28]. Ежегодная возобновляемость длины тонких корней фракций 0,2–2 мм составляет в 85-летнем осиннике 35 %, а в 20–40-летнем – 22 % [36]. Эти процессы связаны с регулярным обновлением (частичным или полным) листового аппарата, а значит – с приростом древостоя. Ежегодные колебания прироста древесины стволов поддаются довольно точной оценке, но столь же частые определения корневой массы чрезвычайно трудоемки. Поэтому представляется целесообразным поиск связи массы тонких корней с текущим приростом.

Ель и береза в производных насаждениях, как правило, произрастают вместе, особенно на ранних стадиях развития сообщества, при этом в смешанных древостоях корневая система одной из пород в большинстве случаев развита сильнее. Если количество березы в составе насаждения превышает 30 %, то совместное существование двух этих пород отрицательно сказывается на росте и жизнедеятельности ели, в том числе ее корневой системы [6]. На участках со схожими лесорастительными условиями береза формирует корневую систему, характеризующуюся большей массой по сравнению с хвойными породами [2]. Г.А. Чибисов [17], изучавший корневые системы 8–50-летних березово-еловых насаждений, пришел к выводу об угнетении корней ели березой, которое по мере естественного изреживания березы и разложения ее корней ослабевает в связи с разделением экологических ниш.

Положение ели в осинниках, по мнению литовских лесоводов [3], сходно с ее положением в березняках. По данным канадских исследователей, в 85–90-летних осинниках с примесью 23–37 % ели белой и ели черной (*Picea glauca*, *P. mariana*) масса тонких корней ели в подстилке и минеральном слое на 10–30 % меньше массы корней осины [21]. Исследование [31], проведенное в высокопродуктивных 100-летних осиново-еловых древостоях разного состава, выявило, что масса корней ели черной вдвое меньше в подстилке и в 4 раза – в минеральном слое, чем корней осины. Однако если в первом случае доля корней и ели, и осины, находящихся в минеральном слое почвы, составляла около 45 %, то в более бедных условиях в подстилке было сосредоточено около 80 % тонких корней обеих пород. Сравнение этих древостоев с чистыми (>70 % запаса одной породы) показало, что в последних насыщенность минерального слоя почвы тонкими корнями выше в 1,5–2 раза по сравнению со смешанными. В 25-летних культурах ели белой с примесью от 10 до 50 % порослевой осины средняя протяженность тонких корней ели на единицу площади не имела существенных различий в разных вариантах породного состава, а в минеральном слое (до 15 см) оказалась на 35 % меньше, чем в подстилке [29]. Сходные

результаты получены на Среднем Урале для 30-летних еловых культур, находящихся под пологом последующего возобновления лиственных. При общем 16-кратном преобладании корней лиственных пород 70 % корней ели сосредоточены в слое 0–10 см, в то время как доля корней березы и осины в этом горизонте составляет всего 37 % [13].

Приведенные выше черты сходства и различия структуры корневой массы смешанных насаждений зависят от путей их формирования [18, 19], а также от типов эволюционной и экологической стратегии древесных пород [16].

В условиях среднетаежной подзоны Северо-Запада России выяснение закономерностей размещения и взаимодействия активных корней в смешанных производных насаждениях, составляющих преобладающую часть продуктивного лесного фонда, важно для понимания формирования производительности древостоев и обоснования методов ведения хозяйства в них. Цель – изучить корневую конкуренцию между лиственными породами и елью, рассмотреть связь между подземной и надземной частями древостоя.

Объекты и методы исследования

Исследование выполнено в производных 70-летних насаждениях III класса бонитета черничного типа леса на пробных площадях (ПП), заложенных в 1982 г. при проведении реконструктивных рубок с уборкой верхнего полога в 2-ярусных лиственно-еловых древостоях [10]. В составе сформировавшегося за 35 лет после рубки ельника (ПП 4) присутствует примесь лиственных пород (до 10 %), неравномерно распределенных по площади; общий запас древостоя превышает 300 м³/га. На контроле (ПП 1) запас ели равен в среднем 53 м³/га, а запас осиново-березового яруса, под пологом которого находится ель, составляет более 380 м³/га. Численность ели пересчетного размера (более 4 см на высоте 1,3 м) в обоих вариантах около 1,2 тыс. шт./га. Размещение деревьев на ПП было закартировано, деревья пронумерованы, что позволило получить информацию о пространственной неоднородности характеристик биогеоценоза. На ПП периодически выполняли измерение диаметров и высот для оценки динамики прироста, а также определяли мощность органогенных горизонтов почвы.

Почва на момент закладки ПП характеризовалась как грубогумусная среднеподзолистая супесчаная на валунной супеси. В первые годы после удаления лиственного полога (ПП 4) местами сформировался дерновый горизонт, но по мере смыкания крон ели и элиминации злакового покрова подстилка снова стала грубогумусной. Ее мощность незначительно сократилась сразу после рубки, затем непрерывно увеличивалась по мере смыкания крон и роста запаса ели и в 2018 г. характеризовалась средней толщиной 5,8 см. Вследствие преобладания хвойного опада подстилка отличается высокой кислотностью (рН 2,6–4), широким отношением C/N – 32–38. В почвенном профиле под подстилкой выделяется переходный органо-минеральный горизонт, имеющий характерные признаки оподзоливания [1]. На контроле в связи с существенным увеличением низового опада лиственных мощность подстилки за время наблюдений выросла не так значительно – до 3,6 см [1]. Кислотность подстилки здесь заметно меньше (рН 4,8), отношение C/N существенно уже – 22,6. Таким образом, процессы минерализации органических веществ в сформировавшемся ельнике замедлены по сравнению с контролем.

Состав и обилие живого напочвенного покрова после рубки существенно менялись вслед за развитием древостоя. Под пологом сформировавшегося после рубки ельника общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса незначительно выше, чем на контроле (26 и 20 % соответственно), но черники в его составе вдвое больше (17 и 9 % соответственно). Под пологом ельника развился преобладающий по площади моховой покров – 42 % по сравнению с 1 % на контроле, – представленный в основном плеуроциумом Шребера и хилокомиумом блестящим.

Для определения массы корней на каждой ПП отбирали по 10 равномерно размещенных по территории почвенных монолитов размером 10×10×20 см, замеряя при этом мощность лесной подстилки, а также диаметры живых деревьев в радиусе 5 м от пробы и расстояние до них. Корни древесных пород диаметром до 3 мм извлекали отдельно из лесной подстилки и минерального слоя почвы. Разделяли еловые корни и корни лиственных пород и сортировали их по фракциям: диаметром менее 1 мм и 1–3 мм. Образцы высушивали при температуре 105 °С до абсолютно сухой массы и взвешивали на аналитических весах Ohaus PX224. При анализе полученных данных учитывали пространственную неоднородность состава и запаса древостоев (табл. 1).

Таблица 1

Характеристика древостоя по данным круговых площадок
Characteristics of stands according to the measurements from the circular plots

Древостой	Густота ели, тыс./га	Общий запас, м ³ /га	Вариативность запаса, %	Текущий прирост, м ³ /га	Состав древостоя, ед. запаса		
					Б	Ос	Е
<i>ПП 1</i>							
С преобладанием: березы	1,40	347	14	5,9	6,2	1,6	2,2
осины	1,15	475	19	12,9	1,0	6,9	2,1
<i>ПП 4</i>							
Чистый	1,44	297	18	9,1	0,1	0,5	9,4
Смешанный	1,59	417	30	13,2	0,4	3,4	6,2

Локальные значения плотности древостоя оценивали по данным измерения диаметров деревьев вокруг мест взятия почвенных монолитов. В качестве показателей оценки использовали сумму площадей сечений и сумму углов визирования на окружающие деревья из центра круга радиусом 5 м. Величина угла визирования (рад.) на каждое дерево определена через тангенс угла, равный отношению диаметра дерева к расстоянию до центра круга. Сумма центральных углов учитывает, кроме размеров окружающих деревьев, и расстояние до каждого из них; она неоднозначно связана с абсолютной полнотой и характеризует напряженность конкурентного давления окружающих деревьев [32]. Текущий среднепериодический прирост деревьев на круговых площадках найден как разница в объемах стволов, вычисленных на основании точных измерений диаметров в год обследования и за 5 лет до этого и путем построения графиков высот с применением местных таблиц. Сходная методика оценки корневой

конкуренции через отношение прироста к расстоянию до центра площадки реализована в исследованиях С.Н. Санникова с соавторами [7]. Статистическая обработка экспериментальных данных выполнена с использованием программ пакета Statistica 10.

Результаты исследования и их обсуждение

Общая масса корней древесных пород диаметром до 3 мм в лиственнично-еловом (ПП 1) и еловом (ПП 4) древостоях в среднем по объекту примерно одинакова и составляет около 3,7 т/га (табл. 2). Преобладание корней одной древесной породы в их общей массе в значительной мере определяется доминированием породы в составе древостоя. В целом в пределах обеих ПП соотношения массы тонких корней довольно близки к соотношениям запасов ели и лиственных пород. В ельнике, где участие осины и березы в общем запасе составляет в среднем 20 %, масса корней ели в 4,6 раза больше массы корней лиственных пород, а в 2-ярусном лиственнично-еловом насаждении при 7-кратном преобладании лиственных в составе древостоя масса их тонких корней выше, чем у ели, в 5 раз, это может быть связано с ее угнетенным положением. Такие данные позволяют говорить о более высокой активности лиственных пород в освоении почвенных ресурсов, что отмечалось ранее в работах, посвященных изучению межвидовой конкуренции корневых систем [31, 38].

Таблица 2

Масса корней диаметром до 3 мм в верхнем 20-сантиметровом слое почвы, т/га
Root mass under 3 mm in diameter in the upper 20 cm layer of soil, t/ha

ПП	Ель			Лиственные породы			Всего
	лесная подстилка	минеральный слой	итого	лесная подстилка	минеральный слой	итого	
1	0,17±0,05	0,45±0,12	0,62±0,15	0,85±0,17	2,30±0,38	3,15±0,35	3,77
4	1,29±0,20	1,76±0,36	3,05±0,50	0,31±0,08	0,35±0,09	0,66±0,12	3,71

Масса корней диаметром до 3 мм по глубине распределяется следующим образом. На контроле ее большая часть (73 %) сосредоточена в минеральном слое почвы (табл. 2), что относится к корням как ели, так и лиственных пород. В еловом насаждении в минеральном слое находится 58 % корней ели и 53 % корней лиственных пород. Это различие может быть объяснено качественно иным составом опада и более интенсивным разложением подстилки в лиственнично-еловом насаждении и поступлением в нижележащие горизонты продуктов разложения, за которыми должны проникать корни всех деревьев.

В ряде публикаций отмечалось, что для смешанных древостоев с участием различных древесных пород характерно такое разделение корней по почвенной толще, при котором большая часть корней ели занимает верхние слои почвы, а корни березы находятся в нижележащих минеральных горизонтах [27, 39]. Однако анализ полученных данных указывает на то, что в изучаемых лесорастительных условиях по причине общей ограниченности доступного для освоения корневыми системами слоя почвы и концентрации в нем питательных веществ, а также из-за особенностей водно-воздушного режима корни лиственных пород и ели занимают одну и ту же экологическую нишу, конкурируя внутри нее.

Основную роль в поглощении питательных веществ из почвы играют физиологически активные корни до 1 мм. В минеральном слое почвы лиственнично-елового древостоя их доля от общей массы (69 %) незначительно отличается от доли тонких корней отдельно по породам (74 % корней ели и 69 % корней лиственных). Более значительны отличия в древостое с преобладанием ели – причем варьирование между елью и лиственными в этом случае шире (62 и 47 % соответственно) что, по-видимому, объясняется доминирующим положением ели (табл. 3).

Таблица 3

Масса корней диаметром до 1 мм в верхнем 20-сантиметровом слое почвы, т/га
Root mass under 1 mm in diameter in the upper 20 cm layer of soil, t/ha

ПП	Ель			Лиственные породы			Всего
	лесная подстилка	минеральный слой	итого	лесная подстилка	минеральный слой	итого	
1	0,07±0,03	0,20±0,05	0,27±0,07	0,52±0,12	1,14±0,25	1,66±0,27	1,93
4	0,61±0,11	0,99±0,19	1,60±0,27	0,16±0,05	0,14±0,04	0,30±0,08	1,90

На основании полученных средних по насаждению данных о совместном использовании корнями ели и лиственных пород одного почвенного слоя с учетом общеизвестной теневыносливости ели можно было бы считать уход за ней неактуальным. Однако пространственная структура лиственнично-еловых насаждений в силу целого комплекса естественных и антропогенных факторов неоднородна, и в местах локального преобладания какой-либо породы по-разному должны проявляться взаимоотношения видов в растительном сообществе, что необходимо учитывать при планировании ухода за елью.

Анализ характеристики древостоя на круговых площадках, заложенных вокруг мест взятия почвенных монолитов, позволил выделить внутренне сходные по составу древостоя и запасу совокупности площадок (см. табл. 1). Между этими совокупностями обнаружены различия в содержании тонких корней ели (табл. 4), которые зависят в ельнике от наличия примеси лиственных, а в лиственнично-еловом древостое – от преобладающей в верхнем ярусе породы.

Для елового древостоя можно констатировать статистически достоверное 2–3-кратное снижение массы тонких корней ели в случае присутствия 20–40 % лиственных пород в его составе. В лиственнично-еловом насаждении на площадках с преобладанием осины средняя масса тонких корней ели для всех фракций оказалась заметно большей в основном за счет их присутствия в лесной подстилке.

Существуют данные о том, что влияние опада на почвенную микрофлору реализуется в том числе за счет предотвращения потери почвенной влаги и уравнивания температуры почвы [34]. В частности, опавшие листья осины при их достаточном количестве за зиму слипаются между собой и образуют плотный слой, который, видимо, создает благоприятный микроклимат для корней ели. Мощность подстилки существенно влияет на долю находящихся в ней тонких корней [39]. В среднем в пределах всех выделенных в эксперименте вариантов породного состава (см. табл. 1) теснота положительной связи этих показателей характеризуется коэффициентами корреляции $r = 0,65–0,75$ для обеих фракций (0–1 и 1–3 мм) и ели, и лиственных пород.

Таблица 4

Средняя масса тонких корней ели в почве под древостоями разного состава
Mean weight of fine spruce roots in the soil beneath stands of different composition

Древостой	Масса корней \pm ошибка, т/га						Всего
	лесная подстилка			минеральный слой			
	толщина корней, мм						
	0–1	1–3	0–3	0–1	1–3	0–3	
<i>III 1</i>							
С преобладанием:							
березы	0,04 \pm \pm 0,02	0,03 \pm \pm 0,02	0,07 \pm \pm 0,03	0,19 \pm \pm 0,09	0,21 \pm \pm 0,08	0,40 \pm \pm 0,18	0,47 \pm \pm 0,19
осины	0,10 \pm \pm 0,04	0,14 \pm \pm 0,04	0,24 \pm \pm 0,07	0,21 \pm \pm 0,05	0,27 \pm \pm 0,15	0,48 \pm \pm 0,17	0,72 \pm \pm 0,22
t-критерий различий	1,2	2,6	2,3	0,2	0,3	0,3	0,8
<i>III 4</i>							
Чистый	0,76 \pm \pm 0,15	0,83 \pm \pm 0,20	1,59 \pm \pm 0,25	1,33 \pm \pm 0,14	1,08 \pm \pm 0,26	2,42 \pm \pm 0,37	4,01 \pm \pm 0,48
Смешанный	0,39 \pm \pm 0,07	0,46 \pm \pm 0,18	0,85 \pm \pm 0,23	0,47 \pm \pm 0,25	0,31 \pm \pm 0,13	0,77 \pm \pm 0,31	1,62 \pm \pm 0,39
t-критерий различий	2,3	1,4	2,2	3,0	2,6	3,4	3,8

Распределение общей массы тонких корней по слоям почвы имеет особенности в местах локального преобладания разных пород. На контроле вне зависимости от состава древостоя около 27 % приходится на подстилку и 73 % – на минеральный слой. В чистом ельнике в подстилке сосредоточено 39 %, а в смешанном – 54 % корневой массы, причем минеральный слой осваивается преимущественно корнями ели, присутствие которых в нем в 2–8 раз выше, чем корней лиственных. Происходит это в основном за счет физиологически активных (до 1 мм) корней, которые во всех вариантах породного состава тяготеют к минеральному слою и лишь в елово-лиственных группах распределяются между подстилкой и минеральным слоем примерно одинаково.

Для выяснения структуры межвидовых конкурентных отношений была исследована связь массы тонких корней с рядом параметров древостоя и мощностью лесной подстилки (табл. 5). Основное внимание уделялось массе корней ели – целевой породы при лесовыращивании, поэтому в качестве определяющей характеристики древостоя принят текущий среднепериодический прирост ели ($\text{м}^3/\text{га}/\text{год}$), предположительно, учитывающий погодичные колебания массы физиологически активных органов. Суммы центральных углов визирования на деревья ели и лиственных пород выражают степень их конкурентного влияния в точках отбора почвенных монолитов. Общий запас насаждения является интегральным показателем реализации потенциального почвенного плодородия. Доля участия основных пород в составе древостоя включена в перечень факторов влияния по причине явных различий как на уровне древостоя, так и в пределах вариантов породного состава. Мощность подстилки учтена как диагностический показатель почвы, связь с которым выявлена ранее на уровне совокупностей площадок с преобладанием различных древесных пород. Некоторые из перечисленных параметров коррелируют между собой, однако значимые связи есть только для отдельных групп, но не для всего массива данных.

Таблица 5

Связь массы тонких корней ели с характеристиками насаждения
The relationship of spruce fine root mass to characteristics of stands

Фактор влияния	Коэффициенты корреляции с массой корней ели						Всего
	лесная подстилка			минеральный слой			
	толщина корней, мм						
	0–1	1–3	0–3	0–1	1–3	0–3	
Сумма углов:							
Е	0,31	0,32	0,35	0,35	0,11	0,25	0,31
Б+Ос	–0,80	–0,69	–0,81	–0,76	–0,57	–0,71	–0,81
Доля в составе древостоя:							
Б	<i>–0,54</i>	<i>–0,53</i>	–0,59	–0,45	–0,35	<u>–0,43</u>	<i>–0,53</i>
Е	0,80	0,66	0,79	0,75	<u>0,53</u>	0,69	0,78
Ос	–0,46	–0,31	–0,42	–0,48	–0,32	<u>–0,43</u>	<i>–0,45</i>
Общий запас	–0,31	–0,23	–0,29	–0,37	–0,35	–0,38	–0,37
Текущий прирост ели	0,78	0,65	0,78	0,66	<u>0,42</u>	0,58	0,71
Мощность подстилки	0,33	0,48	0,46	0,13	0,20	0,18	0,31

Примечание: полужирным шрифтом выделены показатели значимые на уровне $p < 0,01$; курсивным – $p < 0,05$; подчеркнутым – $p < 0,10$.

Результаты корреляционного анализа свидетельствуют, что масса тонких корней ели для всех фракций и всего 20-сантиметрового слоя почвы наиболее тесно и существенно связана с конкурентным влиянием лиственных пород, долей ели в составе древостоя и ее среднепериодическим текущим приростом. Отрицательное воздействие березы несколько более существенно по сравнению с осиной. Влияние мощности подстилки сказывается положительно в основном на массе корней диаметром более 1 мм, общего запаса – недостоверно и отрицательно в связи с тем, что лиственные породы эффективнее осваивают почвенные ресурсы и в результате угнетающее воздействие лиственного яруса превалирует.

Положительное влияние близости и размера деревьев (суммы углов визирования) ели согласуется с известными данными о концентрации основной массы корней ели на расстоянии 2–3 радиусов кроны [8], или 5,5–6 м [33], от ствола. Низкая статистическая значимость показателя связи в данном случае является, по-видимому, следствием скопления кислого хвойного опада и развития мохового покрова в местах более густого стояния деревьев ели [1]. То есть на распределении корней ели по площади существенно сказывается неоднородность лесорастительных свойств почвенного покрова, элиминирующая значимость расстояния до ближайших деревьев. Таким образом, из-за ограниченности горизонтального распространения активные корни должны занимать ближайшие доступные и наиболее благоприятные по содержанию питательных веществ ниши, что справедливо как для елового, и так лиственно-елового древостоя.

Заключение

Результаты сравнительного изучения пространственного распределения массы тонких корней в верхнем 20-сантиметровом слое почвы в лиственнично-еловом и еловом древостоях свидетельствуют о существенности корневой конкуренции между елью и лиственными породами. Она заключается во взаимовлиянии пород на фоне варьирующих лесорастительных свойств почвенного субстрата, зависящих, в свою очередь, от состава и сомкнутости крон древостоя.

Выполненное исследование взаимодействия ели и лиственных пород в корнеобитаемом слое почвы подтверждает необходимость своевременного проведения ухода за елью в лиственнично-еловых насаждениях, который на практике традиционно осуществляется в более поздние периоды формирования, как в ожидании увеличения численности ели, так и вследствие ее успешной выживаемости под пологом лиственных. Однако с наступлением возраста приспевания преобладающих по запасу лиственных пород (30 лет – осина, 50 – береза) исчезают формальные основания для проведения рубок ухода, после чего ближайшим возможным мероприятием становится рубка спелого древостоя. В то же время, этот период является последним, когда еще возможно, выполнив окупаемую рубку лиственных, улучшить условия для развития корневых систем ели и обеспечить тем самым формирование устойчивого ельника. Более позднее проведение рубки спелых, а чаще уже перестойных лиственнично-еловых насаждений с попыткой сохранения ели, как правило, сопровождается сильным отпадом.

Выявленные различия массы активных корней ели при ее совместном произрастании рядом с березой и осиной дают основания для оказания предпочтений в отборе деревьев в рубку при проведении ухода в лиственнично-еловых древостоях. При прочих равных условиях по соседству с елью целесообразнее оставлять осину, в присутствии которой корни ели менее угнетены. Существенные различия в массе корней ели в чистом и смешанном ельнике указывают на необходимость по возможности максимального освобождения ели от непосредственного влияния лиственных пород при проведении ухода за насаждением. Это позволит достичь оптимального размещения пород в лиственнично-еловых древостоях и обеспечить формирование насаждений, наилучшим образом сочетающих выполнение экосистемных функций с высокой продуктивностью.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Бахмет О.Н., Синькевич С.М. Ускоренное выращивание ели II яруса – перспективы и ограничения // Научные основы устойчивого управления лесами: материалы II Всерос. науч. конф. (с междунар. участием), Москва, 25–27 окт. 2016 г. М.: ЦЭПЛ РАН, 2016. С. 70–71.

Bakhmet O.N., Sinkevich S.M. Accelerated Growing of II Tier Spruce – Perspectives and Limitations. *Scientific Foundations of Sustainable Forest Management: Proceedings of the All-Russian Conference with International Participation, Moscow, October 25–27, 2016*. Moscow, CEPF RAN Publ., 2016, pp. 70–71. (In Russ.).

2. Бобкова К.С. Еловые леса // Биопродукционный процесс в лесных экосистемах Севера / отв. ред. К.С. Бобкова, Э.П. Галенко. СПб.: Наука, 2001. С. 52–67.

Bobkova K.S. Spruce Forest. *Bioproduction Process in the Forest Ecosystems of the North*. Ed. by K.S. Bobkova, E.P. Galenko. Sankt Petersburg, Nauka Publ., 2001. pp. 52–67. (In Russ.).

3. Кайрюкитис Л.А., Каразия С.П. Особенности восстановительной смены в лиственных с елью древостоях // Лесоведение. 1970. № 4. С. 3–12.

Kajrjkshtis L.A., Karazija S.P. Specifics of Regeneration Change in Deciduous Stands with Spruce. *Lesovedenie* = Russian Journal of Forest Science, 1970, no. 4, pp. 3–12. (In Russ.).

4. Карпечко А.Ю. Влияние разреживания на корненасыщенность почвы еловых древостоев южной Карелии // Изв. вузов. Лесн. журн. 2009. № 3. С. 19–25.

Karpechko A.Yu. Influence of Thinning on Root Saturation of Spruce Stands Soil in Southern Karelia. *Lesnoy Zhurnal* = Russian Forestry Journal, 2009, no. 3, pp. 19–25. (In Russ.). <http://lesnoizhurnal.ru/upload/iblock/9f4/9f4207f441288c959efe03be9636d950.pdf>

5. Орлов А.Я. Метод определения массы корней деревьев в лесу и возможность учета годовичного прироста органической массы в толще лесной почвы // Лесоведение. 1967. № 1. С. 64–70.

Orlov A.Ya. Method for Determining the Mass of Tree Roots in Forest Areas and the Possibility of Considering the Annual Increase in Organic Matter in Forest Soil Thickness. *Lesovedenie* = Russian Journal of Forest Science, 1967, no. 1, pp. 64–70. (In Russ.).

6. Рахтеенко И.Н. Корневое питание ели и березы при взаимодействии их корневых систем // Изв. АН БССР. Сер.: Биол. науки. 1981. № 3(5-8). С. 123.

Rakhteyenko I.N. Spruce and Birch Root Nutrition During Interaction of Their Root Systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus, Biological Series*. Belarus, 1981, no. 3(5-8), p. 123. (In Russ.).

7. Санников С.Н., Санникова Н.С. Лес как подземно-сомкнутая дендроценоэкосистема // Сиб. лесн. журн. 2014. № 1. С. 25–34.

Sannikov S.N., Sannikova N.S. Forest as Underground-Closed Dendrocenoecosystem. *Sibirskii lesnoy zhurnal* = Siberian Journal of Forest Science, 2014, no. 1, pp. 25–34. (In Russ.).

8. Сеннов С.Н. Рубки ухода за лесом и внутривидовая конкуренция // Восстановление и мелиорация лесов Северо-Запада РСФСР. Л.: ЛенНИИЛХ, 1980. С. 17–27.

Sennov S.N. Thinning and Intraspecific Competition. *Reforestation and Melioration of Forest in Northwest RSFSR*. Leningrad, LenNIIFLH Publ., 1980. pp. 17–27. (In Russ.).

9. Сеннов С.Н. Лесоведение и лесоводство. М.: Академия, 2005. 256 с.

Sennov S.N. *Silvics and Silviculture*. Moscow, Akademiya Publ., 2005. 256 p. (In Russ.).

10. Синькевич Т.А., Синькевич С.М. Комплексный уход в лиственно-еловых лесах Карелии. Петрозаводск: Карелия, 1991. 136 с.

Sinkevich T.A., Sinkevich S.M. *Complex Thinning in the Deciduous-Spruce Forests of Karelia*. Petrozavodsk, Kareliya Publ., 1991. 136 p. (In Russ.).

11. Сукачев В.Н. Опыт экспериментального изучения межбиотипной борьбы за существование у растений // Тр. Петергоф. биол. ин-та Ленингр. ун-та. 1935. № 15. С. 69–88.

Sukachev V.N. Experimental Study of Interbiotic Competition for Existence in Plants. *Proceedings of the Petergofskogo biologichogo instituta Leningradskogo universiteta*. 1935, no. 15, pp. 69–88. (In Russ.).

12. Сукачев В.Н. О внутривидовых и межвидовых взаимоотношениях среди растений // Ботан. журн. 1953. Т. 38, № 1. С. 57–96.

Sukachev V.N. On Intraspecific and Interspecific Interrelations Among Plants. *Botanicheskiy zhurnal*, 1953, vol. 38, no. 1, pp. 57–96. (In Russ.).

13. Терехов Г.Г., Усольцев В.А. Морфоструктура насаждений и корненасыщенность ризосферы культур ели сибирской и вторичного лиственного древостоя на Среднем Урале как характеристика их конкурентных отношений // Хвойные бореальной зоны. 2010. Т. 27, № 3-4. С. 330–335.

Terekhov G.G., Usoltsev V.A. Morphostructure and Root Saturation in Rhizosphere of Siberian Spruce and Secondary Deciduous Stands in the Middle Urals as a Property of Their Competitive Relationships. *Khvoynyye boreal'noy zony* = Conifers of the Boreal Area, 2010, vol. 27, no. 3-4, pp. 330–335. (In Russ.).

14. Усольцев В.А. В подвалах биосферы: что мы знаем о первичной продукции корней деревьев? // Эко-потенциал. 2018. № 4(24). С. 25–79.

Usoltsev V.A. In the Basements of Biosphere: What Do We Know About the Primary Output of Tree Roots? *Eko-potentsial* = Eco-potential, 2018, no. 4(24), pp. 25–79. (In Russ.).

15. Усольцев В.А., Залесов С.В. Методы определения биологической продуктивности насаждений. Екатеринбург: УГЛТУ, 2005. 147 с.

Usoltsev V.A., Zalesov S.V. *Methods for Determining Biological Productivity of Stands*. Yekaterinburg, USFEU Publ., 2005. 147 p. (In Russ.).

16. Чертов О.Г., Комаров А.С., Быховец С.С., Бхатти Дж.С. Различия экологических стратегий хвойных пород в европейских и канадских бореальных лесах: модельный анализ // Биосфера. 2015. Т. 7, № 3. С. 328–346.

Chertov O.G., Komarov A.S., Bykhovets S.S., Bhatti Dzh.S. Difference in the Ecological Strategies of Coniferous Tree Species in European and Canadian Boreal Forests: A Modeling Analysis. *Biosfera*, 2015, vol. 7, no. 3, pp. 328–346. (In Russ.). <https://doi.org/10.24855/biosfera.v7i3.89>

17. Чибисов Г.А. Рост корневых систем в березово-еловых насаждениях и влияние на них рубок ухода // Сб. работ по лесному хозяйству и лесохимии. Архангельск: Сев.-зап. кн. изд-во, 1971. С. 121–130.

Chibisov G.A. Growth of Root Systems in Birch and Spruce Forests and Influence of Harvesting on Those. *Proceedings on Forestry and Forest Chemistry*. Arkhangelsk, Severozapadnoye knizhnoye izdatel'stvo Publ., 1971, pp. 121–130. (In Russ.).

18. Чибисов Г.А., Нefeldова А.И. Рубки ухода и фитоклимат. Архангельск: СевНИИЛХ, 2007. 266 с.

Chibisov G.A., Nefedova A.I. *Thinning and Phytoclimate*. Arkhangelsk, SevNIIFLH Publ., 2007. 266 p. (In Russ.).

19. Bergeron Y., Chen Han Y.H., Kenkel C.N., Leduc A.L., Macdonald S.E. Boreal Mixedwood Stand Dynamics: Ecological Processes Underlying Multiple Pathways. *Forestry Chronicle*, 2014, vol. 90, no. 2, pp. 202–213. <https://doi.org/10.5558/tfc2014-039>

20. Bolte A., Rahmann T., Kuhr M., Pogoda P., Murach D., Gadow K. Relationships Between Tree Dimension and Coarse Root Biomass in Mixed Stands of European Beech (*Fagus sylvatica* L.) and Norway Spruce (*Picea abies* [L.] Karst.). *Plant and Soil*, 2004, vol. 264, pp. 1–11. <https://doi.org/10.1023/B:PLSO.0000047777.23344.a3>

21. Brassard B.W., Chen Han Y.H., Bergeron Y., Pare D. Differences in Fine Root Productivity Between Mixed- and Single-Species Stands: Fine Root Productivity in Boreal Forest. *Functional Ecology*, 2011, vol. 25, no. 1, pp. 238–246. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01769.x>

22. Drexhage M., Colin F. Estimating Root System Biomass from Breast-Height Diameters. *Forestry*, 2001, vol. 74, no. 5, pp. 491–497. <https://doi.org/10.1093/forestry/74.5.491>

23. Finer L., Ohashi M., Noguchi K., Hirano Y. Fine Root Production and Turnover in Forest Ecosystems in Relation to Stand and Environmental Characteristics. *Forest Ecology and Management*, 2011, vol. 262, no. 11, pp. 2008–2023. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.08.042>

24. Godbold D.L., Fritz H-W., Jentschke G., Meesenburg H., Rademacher P. Root Turnover and Root Necromass Accumulation of Norway Spruce (*Picea abies*) are Affected by Soil Acidity. *Tree Physiology*, 2003, vol. 23, no. 13, pp. 915–921. <https://doi.org/10.1093/treephys/23.13.915>

25. Helmisaari H.-S., Derome J., Nöjd P., Kukkola M. Fine Root Biomass in Relation to Site and Stand Characteristics in Norway Spruce and Scots Pine Stands. *Tree Physiology*, 2007, vol. 27, no. 10, pp. 1493–1504. <https://doi.org/10.1093/treephys/27.10.1493>

26. Hofmann C.W., Usoltsev V.A. Modelling Root Biomass Distribution in *Pinus sylvestris* Forests of the Turgai Depression of Kazakhstan. *Forest Ecology and Management*, 2001, vol. 149, no. 1-3, pp. 103–114. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00548-X](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00548-X)

27. Kalliokoski T. *Root System Traits of Norway Spruce, Scots Pine, and Silver Birch in Mixed Boreal Forests: An Analysis of Root Architecture, Morphology, and Anatomy. Dissertationes Forestales*. Finland, Finnish Society of Forest Science Publ., 2011. 67 p. <https://doi.org/10.14214/df.121>
28. Kalyan A.L., Van Rees K.C.J. Contribution of Fine Roots to Ecosystem Biomass and Net Primary Production in Black Spruce, Aspen, and Jack Pine Forests in Saskatchewan. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2006, vol. 140, no. 1-4, pp. 236–243. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2005.08.019>
29. Lawrence D.J., Luckai N., Meyer W.L., Shahi C., Fazekas A.J., Kesanakurti P., Newmaster S. Distribution of White Spruce Lateral Fine Roots as Affected by the Presence of Trembling Aspen: Root Mapping Using Simple Sequence Repeat DNA Profiling. *Canadian Journal of Forest Research*, 2012, vol. 42, no. 8, pp. 1566–1576. <https://doi.org/10.1139/x2012-082>
30. Lehtonen A., Palviainen M., Ojanen P., Kalliokoski T., Nöjd P., Kukkola M., Penttilä T., Mäkipää R., Leppälampi-Kujansuu J., Helmisaari H.S. Modelling Fine Root Biomass of Boreal Tree Stands Using Site and Stand Variables. *Forest Ecology and Management*, 2016, vol. 359, pp. 361–369. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.06.023>
31. Mekontchou C.G., Houle D., Bergeron Y., Drobyshev I. Contrasting Root System Structure and Belowground Interactions Between Black Spruce (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P) and Trembling Aspen (*Populus tremuloides* Michx) in Boreal Mixedwoods of Eastern Canada. *Forests*, 2020, vol. 11, no. 2, p. 127. <https://doi.org/10.3390/f11020127>
32. Miina J., Pukkala T. Using Numerical Optimization for Specifying Individual-Tree Competition Models. *Forest Science*, 2000, vol. 46, no. 2, pp. 277–283.
33. Müller K.H., Wagner S. Fine Root Dynamics in Gaps of Norway Spruce Stands in the German Ore Mountains. *Forestry*, 2003, vol. 76, no. 2, pp. 149–158. <https://doi.org/10.1093/forestry/76.2.149>
34. Nilsson M.-C., Wardle D.A., Dahlberg A. Effects of Plant Litter Species Composition and Diversity on the Boreal Forest Plant-Soil System. *Oikos*, 1999, vol. 86, no. 1, pp. 16–26. <https://doi.org/10.2307/3546566>
35. Pei Y., Pifeng L., Wenhua X., Shuai O., Yiye X. Effect of Stand Age on Fine Root Biomass, Production and Morphology in Chinese Fir Plantations in Subtropical China. *Sustainability*, 2018, vol. 10, no. 7, art. no. 2280. <https://doi.org/10.3390/su10072280>
36. Pinno B.D., Wilson S.D., Steinaker D.F., Van Rees K.C.J., McDonald S.A. Fine Root Dynamics of Trembling Aspen in Boreal Forest and Aspen Parkland in Central Canada. *Annals of Forest Science*, 2010, vol. 67, no. 710, pp. 1–7. <https://doi.org/10.1051/forest/2010035>
37. Ruess R., Hendrick R., Burton A., Pregitzer K., Sveinbjornsson B., Allen M., Maurer G. Coupling Fine Root Dynamics with Ecosystem Carbon Cycling in Black Spruce Forests of Interior Alaska. *Ecological Monographs*, 2003, vol. 73, no. 4, pp. 643–662. <https://doi.org/10.1890/02-4032>
38. Schmid I. The Influence of Soil Type and Interspecific Competition on the Fine Root System of Norway Spruce and European Beech. *Basic and Applied Ecology*, 2002, vol. 3, no. 4, pp. 339–346. <https://doi.org/10.1078/1439-1791-00116>
39. Shanin V.N., Rocheva L.K., Shashkov M.P., Ivanova N.V., Moskalenko S.V., Burnasheva E.R. Spatial Distribution Features of the Root Biomass of Some Tree Species (*Picea abies*, *Pinus sylvestris*, *Betula* sp.). *Biology Bulletin*, 2015, vol. 42, no. 3, pp. 260–268. <https://doi.org/10.1134/S1062359015030115>
40. Spinnler D., Egli P., Korner C. Provenance Effects and Allometry in Beech and Spruce Under Elevated CO₂ and Nitrogen on Two Different Forest Soils. *Basic and Applied Ecology*, 2003, vol. 4, no. 5, pp. 467–478. <https://doi.org/10.1078/1439-1791-00175>

Конфликт интересов: Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов
Conflict of interest: The authors declare that there is no conflict of interest

Вклад авторов: Все авторы в равной доле участвовали в написании статьи
Authors' Contribution: All authors contributed equally to the writing of the article