

Особенности пространственного распределения тонких корней *Pinus sylvestris* L. (на примере среднетаежного сосняка брусничного)

А. Ю. КАРПЕЧКО, Е. В. МОШКИНА, М. В. МЕДВЕДЕВА, А. В. ТУЮНЕН

Институт леса – обособленное подразделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр Российской академии наук”
185910, Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11
E-mail: anna.karpechko@gmail.com

Статья поступила 20.04.2021

После доработки 17.08.2021

Принята к печати 29.09.2021

АННОТАЦИЯ

Проведено исследование свойств подзола иллювиально-железистого, песчаного на флювиогляциальных отложениях и насыщенности слоя 0–20 см тонкими корнями *Pinus sylvestris* L. (диаметром ≤ 3 мм) в среднетаежном сосняке брусничном. Исходя из структуры фитогенного поля дерева, изучение проводили в зонах “ствол”, “крона”, “окно”. Получено, что корненасыщенность в лесной подстилке и минеральном слое почвы изменяется в изучаемых зонах разнонаправленно. В лесной подстилке в зоне “ствол” насыщенность корнями больше по сравнению с зоной “окно”, для минерального слоя почвы характерна обратная тенденция. Установлено, что более высокая масса корней соответствует участкам с наибольшим содержанием элементов минерального питания и органического вещества почвы (НРКС). Показана изменчивость целлюлозолитической активности и экофизиологических показателей почвенной микробиоты в исследуемых горизонтах. Наиболее высокие показатели целлюлозолитической активности органогенного горизонта почвы отмечены в приствольной части дерева, в минеральной толще пространственное варьирование этого показателя носит менее выраженный характер. Установлена связь между величиной вклада корневого дыхания в общую эмиссию CO_2 с поверхности почвы и массой корней диаметром ≤ 3 мм в слое 0–20 см. Изучалось влияние термического режима почвы на корненасыщенность в различных зонах фитогенного поля. Различия в температуре, связанные с перераспределением солнечной энергии пологом древостоя, обуславливают увеличение корненасыщенности более прогреваемых участков по сравнению с менее прогреваемыми. Зоной с лучшей прогреваемостью почвы является межкрупное пространство. Влияние температуры на насыщенность корнями почвы наиболее ярко проявляется в минеральном слое. Результаты исследования могут быть использованы при мониторинге природной среды, а также оценке влияния климатических изменений на бореальные лесные экосистемы при прогнозировании их динамики.

Ключевые слова: подзол иллювиально-железистый, масса корней, температура почвы, углерод, запас НРК, зоны фитогенного поля, целлюлозолитическая активность почв.

Тонкие корни деревьев снабжают растения водой и элементами минерального питания, обеспечивают прирост подземной биомассы, участвуют в синтезе органического вещества и в цикле углерода, играют ключевую роль в регулировании биохимических циклов [Sun et al., 2015]. В бореальных лесах все лесообразующие породы имеют эктомикоризы,

для которых характерны отсутствие корневых волосков и изоляция сосущих окончаний корней от почвы грибным чехлом [Шубин, 1973; Taylor et al., 2000]. Это означает, что большая часть элементов минерального питания, поступающая в растение из почвы, проходит через интерфейс “гриб – корень” [Ostonen et al., 2011]. Исследование экологии тонких корней важно для понимания процессов, происходящих в экосистемах в ответ на изменение климата [Yuan, Chen, 2010]. В настоящее время корни, в особенности тонкие, активно изучаются во многих аспектах [Vanninen, Mäkelä, 1999; Helmisaari et al., 2007; Карпечко, 2009; Lehtonen et al., 2016; Усольцев, 2018; и др.]: выявляется связь биомассы корней с различными показателями, характеризующими надземную часть древостоя, оценивается воздействие экологических факторов на рост и функциональность корневых систем. Однако из-за значительной сложности и высокой трудоемкости измерений корней, знания их экологии до сих пор сильно ограничены по сравнению с надземными частями деревьев [Yuan, Chen, 2010; Усольцев, 2018].

Масса корней древостоя – динамичный показатель, который зависит от условий среды. Среди важнейших экологических факторов, влияющих на подземную биомассу, можно выделить как присущие самому древостою (возраст, породный состав и другие характеристики), так и внешние (радиационный баланс, средняя годовая температура, количество осадков, почвенные условия и т.д.) [Eissenstat, Yanai, 1997; Yuan, Chen, 2010].

Многими исследователями показано влияние элементов минерального питания, кислотности почв на массу тонких корней [Hokkanen et al., 1995; Helmisaari et al., 2007; Yuan, Chen, 2010]. Более плодородные почвы содержат меньшую массу корней по сравнению с менее плодородными [Vanninen, Mäkelä, 1999; Helmisaari et al., 2007, 2009]. С увеличением pH почв масса корней возрастает [Leuschner et al., 2003; Helmisaari et al., 2009; Lawrence et al., 2012]. Уменьшение массы корней в кислых почвах связано со снижением микробиологической активности, в то время как почвы с более высоким pH могут стимулировать рост именно тонких корней [Haynes, 1982; Francis, 1986]. Элементы минерального питания оказывают значитель-

ное влияние на рост корневых систем растений. Необходимые растениям элементы могут находиться в почве в труднодоступной для них форме. Микотрофность усиливает способность растений извлекать элементы питания из минеральных и органических соединений. В то же время гриб-симбионт удовлетворяет свои потребности в углеводах и биологически активных веществах за счет растения [Шубин, 1973]. Установлено, что при повышении содержания общего азота и фосфора в почве содержание корней снижается [Yuan, Chen, 2010]. Следует отметить, что приведенные выше исследования посвящены влиянию свойств почв на массу корней на уровне отдельных фитоценозов, которые сравниваются между собой; вместе с тем показано, что, например, кислотнo-щелочные свойства почв могут изменяться даже на расстоянии 2 м в пределах одного лесного сообщества [Hokkanen et al., 1995]. Это указывает на необходимость изучения закономерностей варьирования массы корней “внутри” фитоценоза.

Деревья как эдификатор лесных экосистем воздействуют на различные компоненты биогеоценоза, в том числе определяют свойства почвы [Gersper, Holowaychuk, 1970; Boettcher, Kalisz, 1990; Liski, 1995]. Кроны влияют на распределение осадков и растворенных в них элементов минерального питания по площади, что сказывается на эдафических свойствах почв [Карпачевский и др., 1998; Арчегова, Кузнецова, 2011; Карпечко и др., 2015, 2018]. Растительный опад влияет на кислотность почв, толщину гумусового слоя [Hokkanen et al., 1995; Lawrence et al., 2012]. Локальные изменения свойств почвы, связанные с влиянием деревьев, могут отражаться на распределении корней по почвенной толще.

Почва создает условия для развития корневых систем растений, в свою очередь корни влияют на свойства почвы. Причем влияние живых и мертвых корней проявляется по-разному. Живые корни воздействуют на почву, поддерживая ризосферную биоту за счет отшелушивающихся клеток и экзогенных выделений, а также поглощая из нее элементы минерального питания и воду [Fisher, Gosz, 1986; Vancura, 1988; Whipps, 1990]. Мертвые корни являются субстратом для сапротрофных грибов и бактерий [Ehrenfeld et al., 1997].

Ранее изучалось изменение корненаасыщенности внутри фитоценоза на примере ельника кисличного [Сеннов и др., 1994]. Установлено, что корненаасыщенность верхних горизонтов связана с насыщенностью почвы основаниями. Имеются данные о пространственной вариабельности содержания углерода в лесной подстилке и в верхнем минеральном слое почв [Подвезенная, Рыжова, 2010]. Показано, что растительность нижних ярусов влияет на вариабельность мощности и запасов лесной подстилки, а также содержание углерода только в верхнем 5-сантиметровом слое почвы. Изменение строения и свойств лесной подстилки как важного компонента биогеоценоза изучалось в системе “ствол – крона – окно” [Лукина, Орлова, 2008; Семенюк и др., 2020]. Авторами установлены тренды пространственного изменения основных физико-химических свойств почв в различных зонах фитогенного поля старовозрастных лесов.

Почвенная микробиота обеспечивает растения витаминами, органическими кислотами [Kaviya et al., 2019], работу ферментных систем [Yang et al., 2008], участвует в разложении органического вещества, синтезе гумуса [Fedotov, Lysak, 2014]. Работа микробиологического комплекса целлюлолитиков зависит от типа почв, мощности почвенного профиля [Пуртова и др., 2020], корневых выделений растений [Курачев, Батурина, 2005].

Недостаточная изученность пространственной неоднородности корненаасыщенности почв древостоя и ее зависимость от эдафических условий определяют актуальность проводимых работ. Мы проверяли гипотезы: масса тонких корней отличается в разных зонах фитогенного поля дерева; существует связь распределения тонких корней внутри фитоценоза по зонам фитогенного поля дерева с факторами почвенного плодородия (содержанием элементов минерального питания, температурой). Были поставлены следующие основные задачи: для различных зон фитогенного поля дерева установить изменение температуры верхних горизонтов почв; оценить содержание основных элементов минерального питания растений; выявить особенности микробиологической активности почв; определить корненаасыщенность.

Полученные данные могут быть использованы при мониторинге природной среды, в ка-

честве диагностических показателей качества почв ненарушенных лесных экосистем Восточной Фенноскандии.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследование выполнено в среднетаежной подзоне Республики Карелия на территории заповедника “Кивач”, который был основан в 1931 г. Климат изучаемой территории – континентальный с чертами морского [Научно-прикладной справочник..., 1988]. Среднегодовая температура воздуха по многолетним наблюдениям составляет +2,0 ... +2,5 °С, средняя температура января – 9 ... – 10 °С, июля +16 ... +17 °С. Сумма осадков по многолетним исследованиям варьируется в пределах 550–750 мм в год [Романов, 1961].

Работы проводили в сосняке брусничном, древесный ярус представлен исключительно *Pinus sylvestris* L., возраст которой составляет 190–210 лет. Фитоценоз характеризуется равномерным размещением деревьев по площади. Изучаемый участок располагается на высоте около 60 м над ур. м. на плоской поверхности террасы флювиогляциальной системы, сложенной крупно- и среднезернистыми песками с включениями гравия и гальки [Демидов и др., 2006]. Почва исследуемого участка – подзол иллювиально-железистый, песчаный, сформировавшийся на флювиогляциальных песчаных отложениях [Классификация..., 2004]. Морфологическое строение профиля почв следующее: О (лесная подстилка) – Е (подзолистый горизонт) – ВF (иллювиальный горизонт) – ВС1 – ВС2 – С. Под среднеразложившейся подстилкой О формируется подзолистый горизонт Е с мощностью до 5 см серовато-белого цвета, в верхней части горизонт более светлого серого цвета, в отдельных локусах пропитан гумусом. Иллювиально-железистый горизонт ВF (мощностью до 7 см) имеет серо-коричневую окраску, в отдельных местах окраска становится насыщеннее. В средней части профиля почв (до 42 см) происходит постепенное снижение охристой окраски, переход в почвообразующую песчаную породу. Содержание песчаной фракции в профиле почв составляет 70–90 %, количество ила варьируется от 0,5 до 4,1 %. Высокое содержание крупнопесчаных гранулометрических элементов препятствует фор-

Т а б л и ц а 1
Химические свойства исследуемых почв

Зона фитогенного поля	Горизонт почв	Мощность, см	pH _{KCl}	Hг, мг-экв/100	V, %
Ствол	O	4,6 ± 0,5	3,2 ± 0,1	90 ± 10	4 ± 1
	E	2,2 ± 0,4	3,3 ± 0,1	6 ± 1	4,7 ± 0,7
	BF	18,3 ± 0,7	4,34 ± 0,08	4,4 ± 0,6	4,9 ± 0,5
Крона	O	5,1 ± 0,6	3,2 ± 0,1	100 ± 10	7 ± 1
	E	2,0 ± 0,3	3,5 ± 0,2	5,1 ± 0,7	5,2 ± 0,7
	BF	17,9 ± 0,7	4,4 ± 0,1	3,9 ± 0,4	8 ± 3
Окно	O	4,1 ± 0,4	3,28 ± 0,08	99 ± 5	6 ± 1
	E	2,2 ± 0,4	3,4 ± 0,1	5 ± 2	6 ± 1
	BF	18 ± 1	4,4 ± 0,1	3,2 ± 0,2	10 ± 3

П р и м е н е н и е. Приведены средние значения ± стандартная ошибка, n = 12.

мированию структуры почв и определяет их низкую водоудерживающую способность. Почвы сильнокислые (табл. 1). Наиболее кислыми являются горизонты лесной подстилки и подзолистый (pH_{KCl} 3,2–3,5). В иллювиальном горизонте pH_{KCl} возрастает до 4,3–4,4. Гидролитическая кислотность почв (Hг) высокая, особенно в лесной подстилке (до 100 мг-экв/100 г почвы). Hг с глубиной снижается и возрастает степень насыщенности почв основаниями (V). В целом, значения V исследуемых почв низкие – от 4 % в лесной подстилке до 10 % в иллювиальном горизонте (см. табл. 1).

Пространственное варьирование показателей свойств почвы и насыщенности ее корнями внутри фитоценоза изучали относительно положения к дереву. Для определения зон отбора почвенных образцов использовалась концепция горизонтальной радиально-поисковой структуры фитогенного поля дерева [Уранов, 1965], которая состоит из концентрических зон [Черняева, Виктор, 2016]. Было выделено три зоны: “ствол” – зона приствольного повышения, “крона” – проекция кроны на поверхность земли, “окно” – межкрупное пространство (т. е. участок, свободный от проекций крон).

В каждой зоне фитогенного поля дерева отбирали образцы почв для химического анализа отдельно из каждого генетического горизонта (O, E, BF) на глубину 25 см в 12-кратной повторности. Мощность горизонтов составляла: 3–6 см – лесная подстилка, 2–6 см – элювиальный горизонт, до 16 см –

иллювиальный. Определение содержания C, N, P, K в почве проводили по традиционным в почвоведении методикам: содержание органического углерода – по методу Тюрина, общего азота – методом Кьельдаля, определение подвижных соединений фосфора и калия в почве – по методу Кирсанова [Воробьева, 1998]. Запас органического углерода и NPK для слоя 0–25 см почв рассчитывали на основании данных о содержании органического углерода, общего азота, подвижных форм фосфора и калия, а также объемного веса почв.

Температуру трех верхних горизонтов почв на глубине 2, 5, 10 см измеряли термометром Hanna Instruments Checktemp-1 с мая по октябрь (2–3 раза в месяц).

Для определения массы корней отбирали монолиты почв размером 10 × 10 × 20 см. Ограничение глубины образца в 20 см объясняется сосредоточением наибольшей массы корней (по разным оценкам до 90 %) именно в этом слое почвы [Бобкова, 1987; Vanninen, Mäkelä, 1999; Yuan, Chen, 2010; и др.]. Всего отобрано 63 образца (по 21 шт. в каждой зоне фитогенного поля). Тонкие корни извлекали отдельно из подстилки и нижележащего минерального слоя почвы вручную, без промывки всего объема почвы. При необходимости корни замачивали и промывали от приставшей почвы. Самые тонкие корни извлекали с помощью пинцета. В настоящей работе выделяли фракции корней ≤ 3 мм и ≤ 1 мм в диаметре, которые включали микоризные окончания. Корни высушивали до абсолютно сухого состояния при температуре 105 °C

и взвешивали с использованием аналитических весов OHAUS PX224.

Базальное дыхание (БД) определяли по скорости выделения CO_2 почвой (без корней) за 24 часа ее инкубации при 22 °С и 60 % полной полевой влагоемкости. Содержание углерода микробной биомассы ($\text{C}_{\text{мик}}$) определяли методом субстрат-индуцированного дыхания (СИД) по скорости начального максимального дыхания микроорганизмов после обогащения почвы глюкозой [Anderson, Domsch, 1978]. $\text{C}_{\text{мик}}$ рассчитывали по формуле: $\text{C}_{\text{мик}}$ (мкг С г⁻¹ почвы) = СИД (мкг С г⁻¹ почвы ч⁻¹) · 40,04 + 0,37.

Актуальную целлюлозолитическую активность почв устанавливали аппликационным методом в опытах *in situ*, об интенсивности процесса разрушения целлюлозы судили по убыли массы льняного полотна; срок экспозиции полотна в почве 4 месяца [Методы..., 1991].

Определение интенсивности дыхания в полевых условиях проводили камерным методом в сезонной динамике (2 раза в месяц) с мая по ноябрь. Использовали серию измерительных камер, представляющих собой врезанные в почву на глубину 25 см (без удаления подстилки) ПВХ трубы диаметром 10 см. В качестве регистрирующего прибора использован портативный CO_2 -газоанализатор на основе NDIR-сенсора фирмы SenseAir (Швеция). Проведена оценка вклада дыхания корней в общую эмиссию диоксида углерода с поверхности почв методом удаления корней [Кузяков, Ларионова, 2006]. Измерения проводили с мая 2017 г. по ноябрь 2020 г.

Статистическая обработка полученных данных проводилась с использованием Microsoft

Office Excel 2007. В таблицах, содержащих значения определяемых параметров, приведены средние значения и их стандартные ошибки. Для определения статистической значимости различий средних использовали их попарные сравнения по критерию Стьюдента и однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA). Предварительно проверяли гипотезы о нормальности распределений и равенстве дисперсий.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Масса корней в различных зонах фитогенного поля дерева отличалась. В лесной подстилке выявлено большее содержание корней ≤ 1 мм и ≤ 3 мм в зоне “ствол” по сравнению с зоной “окно”. Для минерального горизонта почв характерна противоположная тенденция: увеличение массы корней диаметром ≤ 3 мм наблюдается с удалением от ствола: в зоне “ствол” корней на 31 % меньше по сравнению с зоной “окно” (табл. 2) ($p < 0,05$). Для корней диаметром ≤ 1 мм в минеральном слое почвы тенденция сохраняется.

Наибольшая активность микробного сообщества почв приурочена к зоне “крона”, о чем свидетельствуют значения содержания углерода микробной биомассы ($\text{C}_{\text{мик}}$, табл. 3) и активности CO_2 -продукционной способности почв (R микробное, табл. 4). Однако наибольший вклад корневого дыхания в общую эмиссию CO_2 с поверхности почвы характерен для зоны “окно” (R корневое, см. табл. 4), где масса корней диаметром ≤ 3 мм в слое 0–20 см (в лесной подстилке и минеральном слое) была максимальной (см. табл. 2).

Т а б л и ц а 2
Масса корней в различных зонах фитогенного поля дерева, Мг/га

Горизонт	Масса корней диаметром ≤ 1 мм	Масса корней диаметром ≤ 3 мм
Зона “ствол”		
Лесная подстилка	0,18 ± 0,06	0,55 ± 0,08
Минеральный слой	0,21 ± 0,03	0,80 ± 0,06
Зона “крона”		
Лесная подстилка	0,14 ± 0,03	0,44 ± 0,06
Минеральный слой	0,21 ± 0,03	1,0 ± 0,1
Зона “окно”		
Лесная подстилка	0,13 ± 0,02	0,37 ± 0,05
Минеральный слой	0,28 ± 0,04	1,2 ± 0,1

П р и м е ч а н и е. Приведены средние значения ± стандартная ошибка, $n = 21$.

Т а б л и ц а 3

Базальное дыхание и содержание углерода микробной биомассы

Горизонт	БД, мкгС/г·ч	С _{мик} , мкгС/г почвы
Зона “ствол”		
О	31 ± 2 а	4300 ± 500 а
Е	0,77 ± 0,08 b’	140 ± 20 b’
Зона “крона”		
О	35 ± 3 а	5100 ± 700 b
Е	0,66 ± 0,06 а’	120 ± 20 а’
Зона “окно”		
О	32 ± 1 а	4700 ± 500 а
Е	0,68 ± 0,06 а’	130 ± 20 ab’

П р и м е ч а н и е. Приведены средние значения ± стандартная ошибка, $n = 16$; буквами а, б показаны статистически значимые различия показателей для органогенного горизонта О; а’, b’ ab’ – для минерального горизонта Е ($p < 0,05$).

Т а б л и ц а 4

Вклад корневого дыхания в общую эмиссию CO₂ с поверхности почв

Зона фитогенного поля дерева	Р микробное, мг С-CO ₂ /м ² ·ч	Р корневое, мг С-CO ₂ /м ² ·ч	Вклад дыхания корней, %
Ствол	82 ± 5 а	28 ± 4 а	24 ± 3 а
Крона	100 ± 10 а	60 ± 10 б	32 ± 4 б
Окно	60 ± 10 б	51 ± 7 б	45 ± 5 б

П р и м е ч а н и е. Приведены средние значения ± стандартная ошибка, $n = 336$; буквами а, б показаны статистически значимые различия показателей корневого и микробного дыхания ($p < 0,05$).

Продуцирование CO₂ в почве является важным интегральным показателем биологической активности почв и включает в себя гетеротрофную или микробную, а также корневую автотрофную составляющую. По данным разных исследователей, корневое дыхание составляет 7–56 % общей эмиссии CO₂ с поверхности почв, в зависимости от типа почв и произрастающих на них растений [Ларионова и др., 2003; Евдокимов и др., 2010]. Варьирование количества гетеротрофного и автотрофного продуцирования CO₂ связано с различной чувствительностью биотической компоненты почв к температуре, влажности и составу органического вещества [Hanson et al., 2000; Евдокимов и др., 2010].

Проведенное исследование позволило расположить почвы различных зон фитогенного поля дерева в ряду по убыванию вклада дыхания корней в общую эмиссию CO₂ с поверхности почв следующим образом: “окно” – “крона” – “ствол” (см. табл. 4), при этом абсолютные значения корневого дыхания почв исследуемых участков значимо различа-

лись ($p < 0,05$). Наибольшие абсолютные величины эмиссии CO₂ как гетеротрофного, так и автотрофного происхождения приурочены к участкам под кроной.

Установлена связь между величиной вклада корневого дыхания в общую эмиссию CO₂ с поверхности почв и массой корней диаметром ≤ 3 мм в слое почвы 0–20 см (рис. 1). Наибольшие значения доли автотрофного дыхания почв 45 ± 5 % приурочены к зоне “окно”, запасы тонких корней в зоне “окно” также были оценены как наиболее высокие.

Гидротермический режим почв является основным показателем, который определяет сроки и интенсивность роста корней. Установлено, что заметный рост корней древесных пород начинается при температуре +5 °С [Калинин, 1975; Бобкова, 1987]. Наиболее интенсивный рост корней в условиях средней тайги отмечался в июне–начале июля [Бобкова, 1987].

Измерение температуры почв показало, что вегетационный период характеризуется схожей динамикой температуры почвенных горизонтов во всех изучаемых зонах

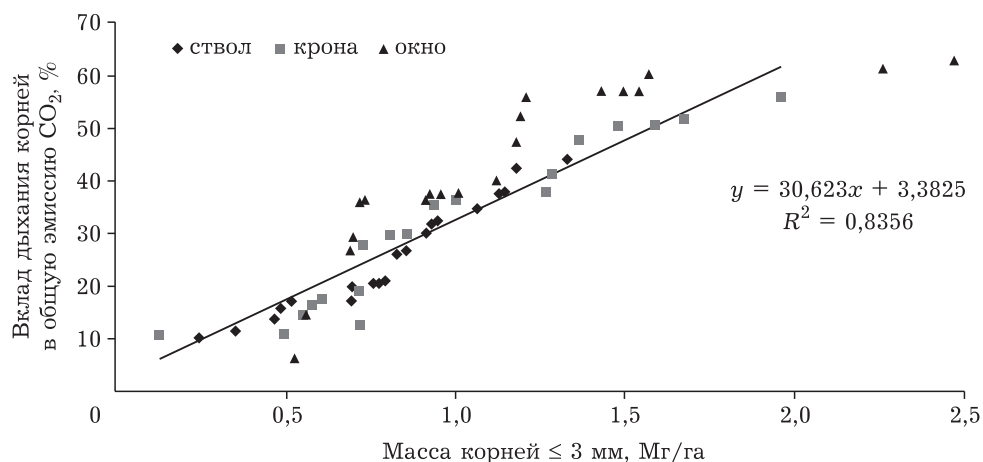


Рис. 1. Зависимость величины вклада корневого дыхания (в общую эмиссию CO₂ с поверхности почв) от массы корней ≤ 3 мм в слое почвы 0–20 см

(рис. 2). Период с мая по июль характеризуется значительной разницей температуры почвенных горизонтов BF и E по изучаемым зонам (рис. 2, б, в), для горизонта О этот период короче и ограничен маем–июнем (рис. 2, а). В мае в большей степени прогрета зона “крона”. В лесной подстилке разница в температуре между зонами “ствол” и “крона” более выражена по сравнению с нижележащими минеральными горизонтами. В июне почва зоны “окно” имеет температуру выше по сравнению с зоной “ствол” и в горизонте О (статистически достоверное различие), и в горизонте BF (различие обнаружено на уровне тенденции). В июле в лесной подстилке разницы температур между зонами практически не наблюдается; в это же время в минеральных горизонтах почвы температура в зоне “окно” остается выше, чем в зоне “ствол” (различие обнаружено на уровне тенденции) (см. рис. 2, б, в). С августа по октябрь температура выравнивается как между зонами, где разница становится все менее заметной, так и по почвенному профилю.

В исследуемых зонах фитогенного поля сосны снижение запасов NPKC в лесной подстилке происходило в ряду “ствол” – “крона” – “окно”. Для запасов NKC различия обнаружены на уровне статистической тенденции. В минеральной толще почвы наблюдалась противоположная картина: прослеживается тенденция увеличения запасов NPKC в зоне “окно” (табл. 5).

Динамика целлюлозолитической активности почв в исследуемых горизонтах почв име-

ет вариабельность в течение вегетационного периода в различных зонах фитогенного поля дерева (рис. 3).

Наиболее высокие показатели отмечены в летний период, когда формируются благоприятные условия для подстилочных де-структоров. Изменение целлюлозолитической способности органогенного горизонта почв в зависимости от расположения в зонах фитогенного поля дерева можно расположить в порядке убывания: “ствол” – “крона” – “окно”. В минеральном горизонте порядок изменения несколько иной (“крона” – “ствол” – “окно”), однако в целом соответствует общей тенденции влияния кроны (увеличение показателей) на данный процесс.

ОБСУЖДЕНИЕ

Пространственное влияние дерева на почвенные характеристики – одна из главных причин гетерогенности почв в лесу. Деревья влияют на почву через опад, отмирание корней, затенение почвы кронами, изменяя химический состав и распределение осадков [Hokkanen et al., 1995; Ипатов и др., 2009]. Согласно работе А. М. Горелова [2013б], под пологом древесных насаждений освещенность может составлять 1 % от освещенности на открытом месте.

Температура почвы в зоне кронового пространства и за пределами крон может отличаться, что влияет на интенсивность разложения органического вещества, рост корней и их всасывающую способность [Воронков и др., 1979].

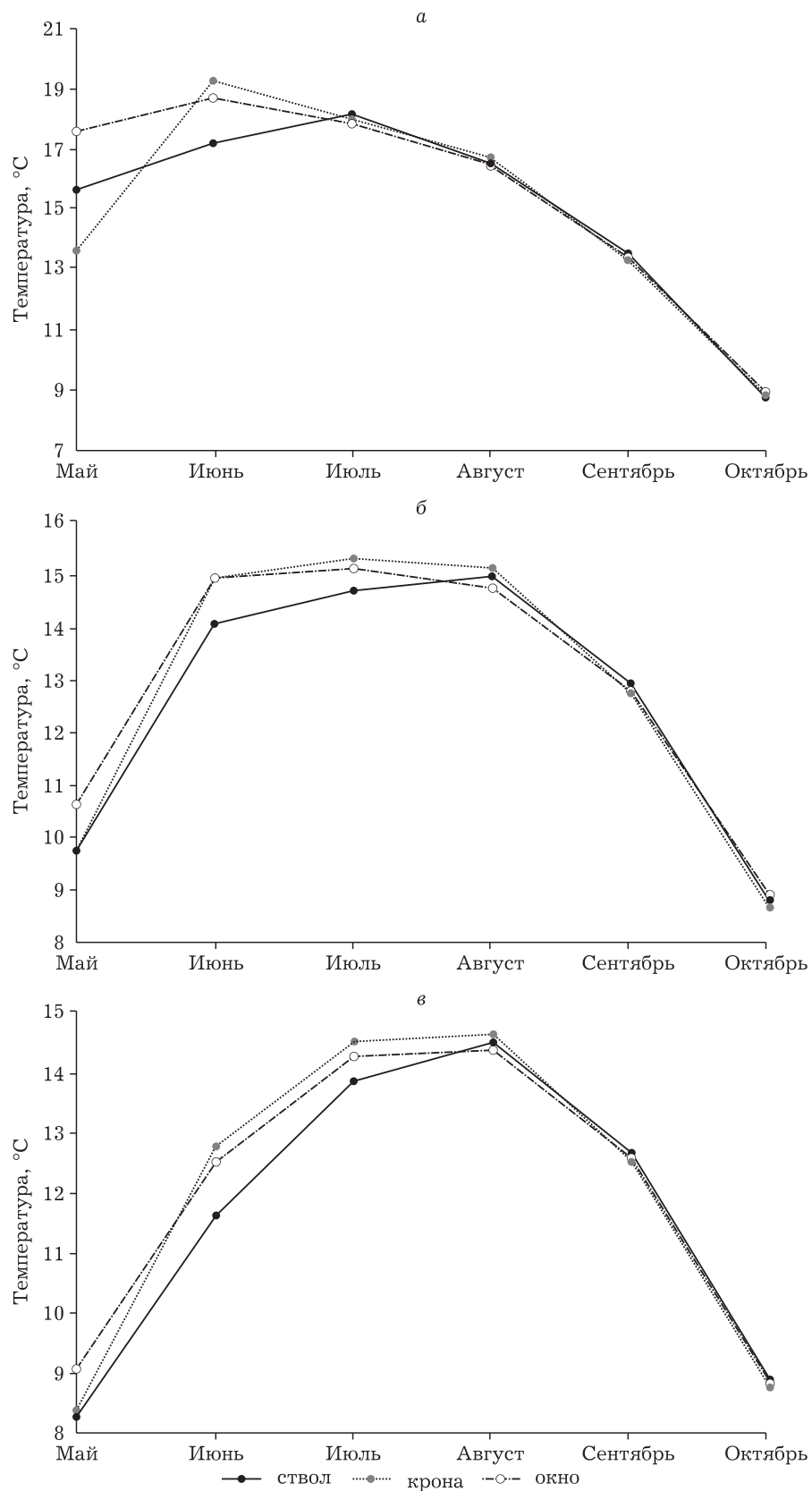


Рис. 2. Сезонное изменение температуры различных горизонтов почвы (а – гор. О; б – гор. Е; в – гор. ВГ) в изучаемых зонах фитогенного поля дерева

Запасы органического углерода и NPK в 25-сантиметровом слое почвы

Горизонт	C, т/га	N, т/га	K, т/га	P, т/га
Зона "ствол"				
O	16 ± 2	0,34 ± 0,05	0,04 ± 0,01	0,004 ± 0,001
E	2,0 ± 0,4	0,07 ± 0,01	0,02 ± 0,01	0,0008 ± 0,0002
BF	13 ± 1	0,60 ± 0,09	0,06 ± 0,02	0,13 ± 0,02
Зона "крона"				
O	15 ± 1	0,30 ± 0,03	0,031 ± 0,004	0,004 ± 0,001
E	1,9 ± 0,4	0,05 ± 0,01	0,013 ± 0,006	0,0017 ± 0,0006
BF	13,2 ± 0,9	0,61 ± 0,08	0,09 ± 0,03	0,16 ± 0,02
Зона "окно"				
O	11,7 ± 0,9	0,23 ± 0,02	0,024 ± 0,002	0,0025 ± 0,0004
E	2,0 ± 0,4	0,10 ± 0,03	0,03 ± 0,01	0,0010 ± 0,0002
BF	13,6 ± 0,8	0,63 ± 0,09	0,11 ± 0,03	0,17 ± 0,02

П р и м е ч а н и е. Приведены средние значения ± стандартная ошибка, $n = 12$.

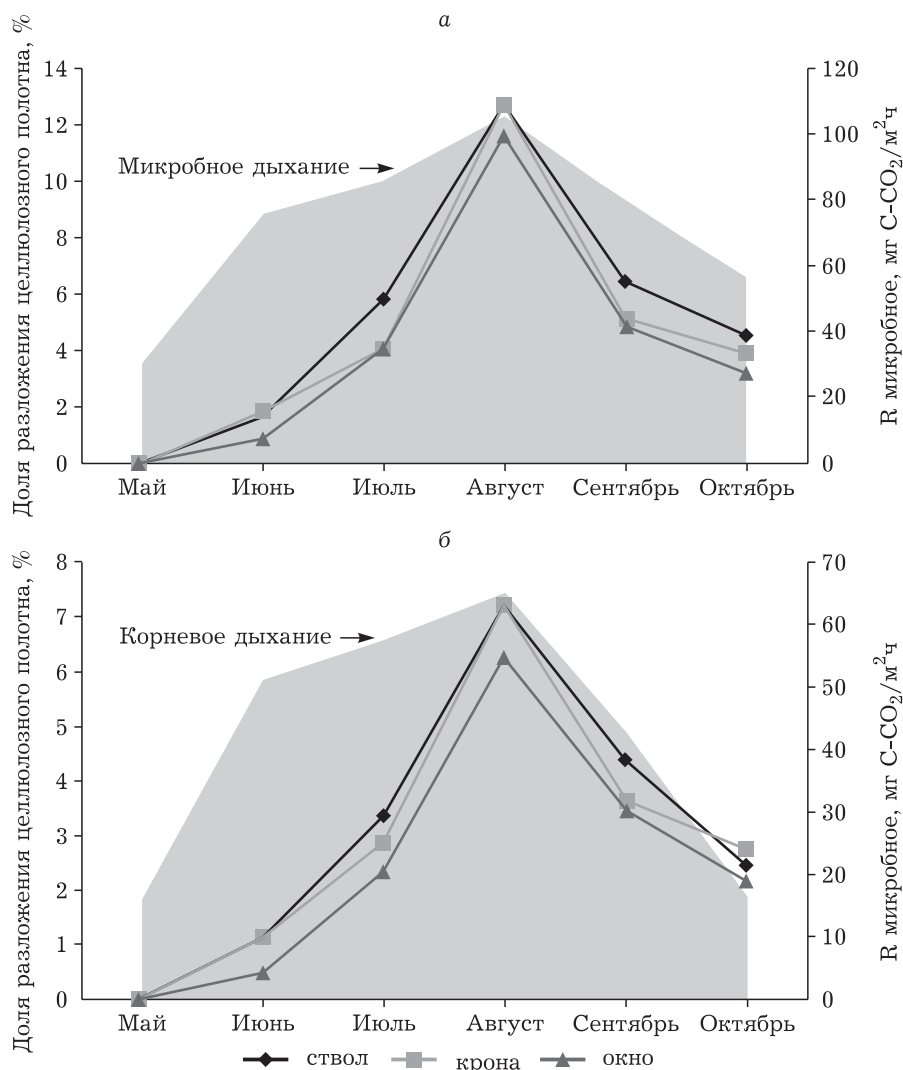


Рис. 3. Сезонная динамика целлюлозолитической активности лесной подстилки (а) и минерального слоя почв (б) различных функциональных зон дерева на фоне интенсивности микробного (а) и корневого (б) дыхания почв

В мае почва зоны “окно” имеет наименьшую температуру (см. рис. 2). По мере увеличения длины светового дня и большего поступления солнечной энергии в экосистему почва быстро прогревается и в июне картина изменяется: температура в зоне “окно” наиболее высокая, в особенности по сравнению с зоной “ствол”. В период с мая по июнь на рост корней влияет в большей степени температура, а с середины июля – запас продуктивной влаги [Лыхмус и др., 1986]. Такое чередование факторов объясняется особенностями таежной зоны, где в начале лета всегда наблюдается оптимальное количество или избыток влаги в почвогрунтах [Карпечко, 1986], поэтому фактором, лимитирующим рост растений, является тепло. Низкие температуры почвы в зоне “ствол” объясняются меньшим поступлением солнечной энергии [Горелов, 2013а]. В июле лесная подстилка практически одинаково прогрета во всех зонах фитогенного поля дерева (см. рис. 2, а), при этом температура в минеральных слоях почвы в зоне “окно” остается выше, чем в зоне “ствол” (см. рис. 2, б, в). Лесная подстилка наиболее отзывчива на изменение количества поступающей солнечной радиации. Этот слой обладает наименьшим показателем тепловой инерции, поэтому его ответная реакция на изменения погоды более быстрая. С августа по октябрь температура почвы практически одинакова во всех зонах и горизонтах. По-видимому, из-за снижения температур воздуха большее поступление солнечной энергии в зону “окно” уже не может компенсировать ускоренное остывание почвы в ней по сравнению с почвой в зоне “ствол”, где кроны деревьев препятствуют этому процессу.

Распределение химических элементов по площади в пределах фитоценоза может зависеть от многих факторов, в том числе от атмосферных осадков [Карпачевский и др., 1998; Арчегова, Кузнецова, 2011; Карпечко и др., 2018]. Это связано со смыванием дождевыми водами химических веществ, которые задерживаются из атмосферного воздуха поверхностью ветвей и хвои, а также взаимодействием частей растения с водными растворами химических элементов [Карпечко и др., 2015]. Проходя через полог древостоя, осадки в большинстве случаев обогащаются набором неорганических и органических соединений

[Шильцова, 2006; Бахмет и др., 2011; Карпечко, 2015, 2018; и др.]. Установлено, что в изучаемом фитоценозе запасы органического углерода и основных элементов минерального питания растений (NPK) изменяются по мере удаления от ствола (см. табл. 5). Для лесной подстилки и минерального слоя почвы характерны различные тенденции этих изменений. Для верхнего почвенного горизонта (О) отмечено несколько большее содержание углерода и NPK у ствола, что связано с минерализацией осадков после их прохождения через кроны [Карпечко и др., 2015]. Напротив, в минеральном слое почвы в зоне “окно” запасы NPK больше по сравнению с зоной “ствол”. Это может объясняться вымыванием данных элементов из верхних горизонтов в нижележащие, так как кроны деревьев не задерживают осадки.

Известно, что для корней характерен хемотропизм, т. е. их рост ориентируется к зонам с большим количеством элементов минерального питания [Калинин, 1983; Бобкова, 1987]. Полученные данные (см. табл. 2) подтверждают эту закономерность: наибольшая насыщенность тонкими корнями отмечена именно в зоне с наиболее высоким содержанием элементов минерального питания растений, т. е. в лесной подстилке – в зоне “ствол”, а в минеральном слое почвы – в зоне “окно”.

При изучении распределения корней по площади внутри сообщества также следует учитывать, что в одной “точке” пространства могут концентрироваться корни от разных деревьев [Сеннов, 1980; Карпечко, 2009]. По разным данным протяженность корней сосны составляет 3–4 [Бобкова, 1987], 4–5 [Сеннов, 1980] радиусов кроны. Корни распределяются по площади неравномерно и заполняют доступные и наиболее благоприятные по содержанию элементов минерального питания пространства. Таким образом, изучая корневые системы, рассматриваются не отдельные деревья, а подземная часть древостоя в целом.

Была проанализирована сезонная динамика целлюлозолитической способности почв: наибольшая активность наблюдалась в летний период (с максимумом в августе), что не противоречит исследованиям других авторов [Пуртова и др., 2020]. В ходе исследования отмечены различия интенсивности разложения целлюлозного полотна в верхних

органогенном и минеральном горизонтах почв по зонам фитогенного поля дерева, которые можно расположить в ряду “ствол” – “крона” – “окно” по снижению скорости деструкции полотна. Снижение активности микроорганизмов целлюлозолитического комплекса в зоне “окно” может происходить в результате ингибирующего воздействия корневых выделений сосны [Нетрусов, Котова, 2009], содержание корней которой в межкроновом пространстве наиболее высокое (по слою 0–20 см).

Известно, что 75 % почвенной эмиссии CO₂ продуцирует верхний 0–20 см слой почвы [Jassal et al., 2005]. Автотрофная составляющая почвенного дыхания связана с корневой насыщенностью почв. Мелким корням свойственна высокая физиологическая активность, которая объясняется повышенным содержанием в них дыхательных ферментов, а также более активными процессами деления и растяжения клеток. Интенсивное дыхание мелких корней связано также с тем, что в них присутствуют только живые ткани [Цельникер, 2005]. Таким образом, наименьшая интенсивность корневого дыхания в зоне “ствол” объясняется меньшей массой корней в этой зоне.

Температура почвы оказывает влияние на корни и их распределение по почвенной толще [Björk et al., 2007]. В настоящей работе показано, что наиболее прогреваемыми являются межкроновые пространства (зона “окно”). В то же время в верхнем горизонте почвы (О) наблюдается незначительное снижение массы корней в ряду “ствол” – “крона” – “окно”. Однако это не противоречит утверждению о положительном влиянии температур на корни. В лесной подстилке уже в июле разницы в температуре между изучаемыми зонами не наблюдается (см. рис. 2), а в минеральном слое почвы разница температур между зонами выражена более длительный период (включая июль). Здесь отмечено увеличение массы корней к зоне “окно”.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выполнена оценка пространственной неоднородности содержания тонких корней по зонам “ствол” – “крона” – “окно” внутри фитоценоза. Распределение корней по площади – сложный процесс, на который оказывают комплексное влияние многие факторы

среды. Выдвинутая гипотеза о неравномерном распределении тонких корней по зонам фитогенного поля дерева подтвердилась. Масса корней больше в тех зонах, где наблюдается тенденция роста содержания элементов минерального питания: в лесной подстилке – в зоне “ствол”, а в минеральном слое почвы – в зоне “окно”. Перераспределение светового потока и освещенности поверхности почвы под пологом древостоя обуславливает, в целом, более благоприятный температурный режим в зоне “окно”. Температурный фактор также влияет на распределение корней внутри фитоценоза и лучше проявляется в минеральном слое почвы. Ведущим экологическим фактором, оказывающим влияние на интенсивность автотрофного (корневого) дыхания почв, также является температура. Наибольшая активность комплекса целлюлолитиков и микробной трансформации органического вещества наблюдается в органогенном горизонте почв пристволенной зоны.

Работа выполнена из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (Институт леса КарНЦ РАН)

ЛИТЕРАТУРА

- Арчгова И. Б., Кузнецова Е. Г. Влияние древесных растений на химический состав атмосферных осадков в процессе восстановления среднетажных лесов // Лесоведение. 2011. № 3. С. 34–43.
- Бахмет О. Н., Федорец Н. Г., Ласточкина В. Г. Химический состав атмосферных осадков и почвенных вод Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2011. 34 с.
- Бобкова К. С. Биологическая продуктивность хвойных лесов Европейского Северо-Востока. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1987. 158 с.
- Воробьева Л. А. Химический анализ почв. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1998. 272 с.
- Воронков Н. А., Кожевников С. А., Шомполова В. А. Температурный режим почв под лесом и залежью в условиях Подмосковья // Почвоведение. 1979. № 6. С. 90–99.
- Горелов А. М. Особенности освещения во внутрикroновом пространстве древесных растений // Изв. Самарского науч. центра РАН. 2013а. Т. 15, № 3. С. 135–140.
- Горелов А. М. Фитогенное поле и его структура // Вестн. МГУ (электронный журнал). 2013б. № 1.
- Демидов И. Н., Лукашов А. Д., Ильин В. А. Рельеф заповедника “Кивач” и история геологического развития Северо-Западного Прионежья в четвертичном периоде // Тр. Карел. НЦ РАН. 2006. № 10. С. 22–33.
- Евдокимов И. В., Ларионова А. А., Шмитт М., Лопес де Гереню В. О., Бан М. Экспериментальная оценка вклада дыхания корней растений в эмиссию углекислого газа из почвы // Почвоведение. 2010. № 12.

- C. 1479–1488. [Yevdokimov I. V., Larionova A. A., Schmitt M., Lopes de Gerenyu V. O., Bahn M. Experimental assessment of the contribution of plant root respiration to the emission of carbon dioxide from the soil // *Eur. Soil Sci.* 2010. Vol. 43, N 12. P. 1373–1381].
- Ипатов В. С., Журавлева Е. Н., Лебедева В. Х., Тиходеева М. Ю. Фитогенное поле *Picea abies*, *P. obovata* (Pinaceae) // *Ботан. журн.* 2009. Т. 94, № 4. С. 558–568.
- Калинин М. И. Корневые системы деревьев и повышение продуктивности леса. Львов: Вища школа, 1975. 175 с.
- Калинин М. И. Формирование корневой системы деревьев. М.: Лесн. пром-сть, 1983. 152 с.
- Карпачевский Л. О., Зубкова Т. А., Проислер Т., Кеннел М., Гитл Г., Горчарук Н. Ю., Минаева Т. Ю. Воздействие полога ельника сложного на химический состав осадков // *Лесоведение.* 1998. № 1. С. 50–59.
- Карпечко Ю. В. Исследование водного баланса малых водосборов Корзинской низины // *Почвенно-мелиоративные исследования в Карелии.* Петрозаводск: КФАН СССР, 1986. С. 23–43.
- Карпечко А. Ю. Влияние разреживания на коренасыщенность почвы еловых древостоев Южной Карелии // *Изв. вузов. Лесной журнал.* 2009. № 3. С. 19–25.
- Карпечко Ю. В., Лозовик П. А., Потапова И. Ю. Трансформация химического состава атмосферных осадков лесной растительностью // *Фундаментальные проблемы воды и водных ресурсов:* тр. IV Всерос. науч. конф. М.: ИВП РАН, 2015. С. 155–158.
- Карпечко Ю. В., Лозовик П. А., Федорец Н. Г. Баланс химических элементов в сосняке и ельнике Карелии // *Лесоведение.* 2018. № 2. С. 107–118. [Karpechko Yu. V., Lozovik P. A., Fedorets N. G. Balance of Chemicals in Pine and Spruce Forests of Karelia // *Contemporary Problems of Ecology.* 2018. Vol. 11, N 7. P. 762–770].
- Классификация и диагностика почв России / авт. и сост.: Л. Л. Шишов, В. Д. Тонконогов, И. И. Лебедева, М. И. Герасимова. Смоленск: Ойкумена, 2004. 342 с.
- Кузяков Я. В., Ларионова А. А. Вклад ризомикробного и корневого дыхания в эмиссию CO₂ из почвы (обзор) // *Почвоведение.* 2006. № 7. С. 842–854. [Kuzakov Ya. V., Larionova A. A. Contribution of rhizomicrobial and root respiration to the CO₂ emission from soil (a review) // *Eur. Soil Sci.* 2006. Vol. 39, N 7. P. 753–764].
- Курачев В. М., Батурина В. Б. Темпы разложения растительных остатков в почвах техногенных ландшафтов // *Сиб. экол. журн.* 2005. № 5. С. 789–793.
- Ларионова А. А., Евдокимов И. В., Курганова И. Н., Сапронов Д. В., Кузнецова Л. Г., Лопес де Гереню В. О. Дыхание корней и его вклад в эмиссию CO₂ из почвы // *Почвоведение.* 2003. № 2. С. 183–194. [Larionova A. A., Yevdokimov I. V., Kurganova I. N., Sapronov D. V., Kuznetsova L. G., Lopes de Gerenyu V. O. Root respiration and its contribution to the CO₂ emission from soil // *Eur. Soil Sci.* 2003. Vol. 36, N 2. P. 173–184].
- Лукина Н. В., Орлова М. А. Питательный режим почв старовозрастных лесов Кольского полуострова // *Лесоведение.* 2008. № 1. С. 11–22.
- Лыхмус К. Н., Ласн Р. Р., Оя Т. А. Рост корней ели европейской в зависимости от почвенных условий // *Почвоведение.* 1986. № 6. С. 89–97.
- Методы почвенной микробиологии и биохимии. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1991. 304 с.
- Научно-прикладной справочник по климату СССР. Л., 1988. 3 (1–6). 693 с.
- Нетрусов А. И., Котова И. Б. Микробиология: учебник для студентов высшего профессионального образования. М.: Академия, 2009. 352 с.
- Подвезенная М. А., Рыжова И. М. Зависимость вариабельности запасов углерода в почве от пространственной структуры растительного покрова лесных биогеоценозов // *Вестн. МГУ. Сер. 17. Почвоведение.* 2010. № 4. С. 3–9. [Podvezennaya M. A., Ryzhova I. M. The relationships between the variability of soil carbon reserves and the spatial structure of the plant cover in forest biogeocenoses // *Moscow Univ. Soil Sci. Bull.* 2010. Vol. 65, N 4. P. 139–144].
- Пуртова Л. Н., Орехова Т. П., Киселева И. В. Физико-химические показатели и каталазная активность почв в пределах фитогенных полей плюсовых деревьев (*Pinus koraiensis* ZIE. ET Succ.) на верхнеуссурийском лесном стационаре // *Вопр. лесной науки.* 2020. Т. 3, № 2. С. 1–15.
- Романов А. А. О климате Карелии. Петрозаводск: Госиздат Карел. АССР, 1961. 139 с.
- Семенюк О. В., Телеснина В. М., Богатырев Л. Г., Бенедиктова А. И., Кузнецова Я. Д. Оценка внутрибиогеоценозной изменчивости лесных подстилок и травяно-кустарничковой растительности в еловых насаждениях // *Почвоведение.* 2020. № 1. С. 31–43. [Semenyuk O. V., Telesnina V. M., Bogatyrev L. G., Benediktova A. I., Kuznetsova Y. D. Assessment of intra-biogeocenotic variability of forest litters and dwarf shrub-herbaceous vegetation in spruce stands // *Eur. Soil Sci.* 2020. Vol. 53, N 1. P. 27–38].
- Сеннов С. Н. Рубки ухода за лесом и внутривидовая конкуренция // *Восстановление и мелиорация лесов северо-запада РСФСР.* Л.: Изд-во “ЛенНИИЛХ”, 1980. С. 17–27.
- Сеннов С. Н., Банева Н. А., Смирнов А. П. Коренасыщенность и парцеллярная структура в высокопроизводительном ельнике // *Лесоведение.* 1994. № 2. С. 78–80.
- Усольцев В. А. В подвалах биосферы: что мы знаем о первичной продукции корней деревьев // *Эко-потенциал.* 2018. № 4 (24). С. 25–79.
- Уранов А. А. Фитогенное поле // *Проблемы современной ботаники.* М., Л.: Наука, 1965. С. 251–254.
- Цельникер Ю. Л. Дыхание корней и его роль в углеродном балансе древостоя // *Лесоведение.* 2005. № 6. С. 11–18.
- Черняева Е. В., Викторов В. П. История и современное состояние изучения фитогенных полей // *Социально-экологические технологии.* 2016. № 1. С. 89–106.
- Шильцова Г. В. Роль основных биогеоценозов заповедника Кивач в формировании кислотности и состава природных вод // *Тр. КарНЦ РАН.* 2006. № 10. С. 173–179.
- Шубин В. И. Микотрофность древесных пород, ее значение при разведении леса в таежной зоне. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1973. 264 с.
- Anderson J. P. E., Domsch K. H. A physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soils // *Soil Biol. Biochem.* 1978. Vol. 10, N 3. P. 215–221.
- Björk R. G., Mädi H., Klemetsson L., Lewis-Jonsson L., Molau U. Long-term warming effects on root morphology, root mass distribution, and microbial activity in two dry tundra plant communities in northern Sweden // *New Phytologist.* 2007. Vol. 176, N 4. P. 862–873.

- Boettcher S. E., Kalisz P. J. Single-tree influence on soil properties in the mountains of eastern Kentucky // *Ecology*. 1990. Vol. 71, N 4. P. 1365–1372.
- Ehrenfeld J. G., Parsons W. F. J., Han X., Parmelee R. W., Zhu W. Live and dead roots in forest soil horizons: contrasting effects on nitrogen dynamics // *Ecology*. 1997. Vol. 78, N 2. P. 348–362.
- Eissenstat D. M., Yanai R. D. The ecology of root lifespan // *Adv. Ecol. Res.* 1997. Vol. 27. P. 1–60.
- Fedotov G. N., Lysak L. V. The possible role of microorganisms in humus formation in soils // *Doklady Biol. Sci.* 2014. Vol. 455 (1). P. 87–90.
- Fisher F. M., Gosz J. R. Effects of plants on net mineralization of nitrogen in forest soil microcosms // *Biol. and Fertility of Soils*. 1986. N 2. P. 43–50.
- Francis A. G. The ecological effects of acid deposition. II. Acid-rain effects on soil and aquatic microbial processes // *Experientia*. 1986. Vol. 42. P. 455–465.
- Gersper P. L., Holowaychuk N. Some effects of stem flow from forest canopy trees on chemical properties of soils // *Ecology*. 1970. Vol. 52 (4). P. 691–702.
- Hanson P. J., Edwards N. T., Garten C. T., Andrews J. A. Separating root and soil microbial to soil respiration: A review of methods and observations // *Biogeochemistry*. 2000. N 48. P. 115–146.
- Haynes R. J. Effects of liming on phosphate availability in acid soils – a critical review // *Plant Soil*. 1982. Vol. 68. P. 289–308.
- 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. P. 1493–1504.
- Helmisaari H. S., Saarsalmi A., Kukkola M. Effects of wood ash and nitrogen fertilization on fine root biomass and soil and foliage nutrients in a Norway spruce stand in Finland // *Plant Soil*. 2009. Vol. 314. P. 121–132.
- Hokkanen T. J., Järvinen E., Kuuluvainen T. Properties of top soil and the relationship between soil and trees in a boreal Scots pine stands // *Silva Fennica*. 1995. Vol. 29, N 3. P. 189–203.
- Jassal R., Black A., Novak M., Morgenstern K., Nesic Z., Gaumont-Guay D. Relationship between soil CO₂ concentrations and forest-floor CO₂ effluxes // *Agricult. and Forest Meteorol.* 2005. Vol. 130, N 3–4. P. 176–192.
- Kaviya N., Upadhyay V. K., Singh J., Khan A., Panwar M., Singh A. V. Role of Microorganisms in Soil Genesis and Functions // *Mycorrhizosphere and Pedogenesis* / Eds. A. Varma, D. Choudhary. Singapore: Springer, 2019. P. 25–52.
- 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 // *Can. J. For. Res.* 2012. Vol. 42. P. 1566–1576.
- Lehtonen A., Palviainen M., Ojanen P., Kallioikoski T., Nöjd P., Kukkola M., Penttilä T., Mäkipää R., Leppälamm-Kujansuu J., Helmisaari H.-S. Modelling fine root biomass of boreal tree stands using site and stand variables // *Forest Ecol. and Management*. 2016. Vol. 359. P. 361–369.
- Leuschner C., Hertel D. Fine root biomass of temperate forests in relation to soil acidity and fertility, climate, age and species. // *Progress in Botany*. Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag, 2003. P. 405–438.
- Liski J. Variation in soil organic carbon and thickness of soil horizons within a boreal forest stand – effect of trees and implications for sampling // *Silva Fennica*. 1995. Vol. 29, N 4. P. 255–266.
- Ostonen I., Helmisaari H.-S., Borken W., Tedersoo L., Kukumägi M., Bahram M., Lindroos A.-J., Nöjd P., Uri V., Merilä P., Asi E., Lohmus K. Fine root foraging strategies in Norway spruce forests across a European climate gradient // *Global Change Biol.* 2011. Vol. 17 (12). P. 3620–3632.
- Sun T., Dong L. L., Mao Z. J., Li Y. Y. Fine root dynamics of trees and understory vegetation in a chronosequence of *Betula platyphylla* stands // *Forest Ecol. and Management*. 2015. Vol. 346. P. 1–9.
- Taylor A. F., Martin F., Read D. J. Fungal Diversity in Ectomycorrhizal Communities of Norway Spruce (*Picea abies* (L.) Karst) and Beech (*Fagus sylvatica* L.) along north-south transects in Europe // *Ecol. Stud.* 2000. Vol. 142. P. 343–365.
- Vancura V., Kunc F. Plant metabolites in soil // *Soil microbial associations: control of structures and functions*. New York: Elsevier, 1988. P. 57–144.
- Vanninen P., Mäkelä A. Fine root biomass of Scots pine stands differing in age and soil fertility in southern Finland // *Tree Physiol.* 1999. Vol. 19. P. 823–830.
- Whipps J. M. Carbon economy // *The rhizosphere* / ed. J. M. Lynch. N. Y.: John Wiley and Sons, 1990. P. 59–97.
- Yang L., Li T., Li F., Lemcoff J. H., Cohen S. Fertilization regulates soil activity and fertility dynamics cucumber field // *Sci. Horticulturae*. 2008. Vol. 116, N 1. P. 21–26.
- Yuan Z. Y., Chen Y. H. Fine root biomass, production, turnover rates, and nutrient contents in boreal forest ecosystems in relation to species, climate, fertility, and stand age: literature review and meta-analyses // *Critical Rev. in Plant Sci.* 2010. Vol. 29. P. 204–221.

Patterns in the spatial distribution of fine roots in *Pinus sylvestris* L. (the case of a mid-taiga cowberry-type pine forest)

A. Yu. KARPECHKO, E. V. MOSHKINA, M. V. MEDVEDEVA, A. V. TUYUNEN

*Forest Research Institute of the Karelian Research Centre
of the Russian Academy of Sciences
185910, Petrozavodsk, Pushkinskaya str., 11
E-mail: anna.karpechko@gmail.com*

The properties of a sandy Ferric Podzol over fluvioglacial deposits and the root mass of its 0–20 cm layer with *Pinus sylvestris* L. fine roots (≤ 3 mm in diameter) were studied in a mid-taiga cowberry-type pine stand. Keeping in mind the structure of the phytogenic field of a tree, the study was subdivided into the “trunk”, “crown”, and “gap” zones. The root mass of the forest floor and the mineral horizons was found to change in different directions in the said zones. In the forest floor, the “trunk” zone was more saturated with roots than the “gap” zone, while the trend in the soil mineral layer was the opposite. The highest root biomass was associated with sites that were the richest in soil nutrients and organic matter (NPKC). The cellulolytic activity and eco-physiological parameters of the microbiota varied in the studied horizons. Cellulolytic activity in the forest floor was the highest near tree trunks, while the spatial variation of this parameter in the mineral body of the soil was less pronounced. A correlation was detected between the contribution of root respiration to total CO₂ emissions from the soil surface and the biomass of fine roots (≤ 3 mm) in the 0–20-cm soil layer. The effect of the soil thermal regime on root mass in different zones of the phytogenic field was studied. Soil temperature variation due to the redistribution of solar energy by the canopy results in a higher root mass in areas receiving more heat. The zone with better heated soils is the canopy gaps. The effect of the temperature of the soil’s root mass is more explicit in the mineral layer. The results of this study can be used in environmental monitoring and in predictive assessments of the effects of climate change on boreal forest ecosystems.

Key words: Podzols, root mass, soil temperature, carbon, NPK stock, zones of the phytogenic field, cellulolytic activity of soil.