

*М. И. Калинин*

---

# КОРНЕВЕДЕНИЕ

Допущено Государственным комитетом СССР по народному образованию в качестве учебника для студентов высших учебных заведений, обучающихся по специальности "Лесное и садово-парковое хозяйство"



Москва  
·ЭКОЛОГИЯ·  
1991

ББК 28.5

К17

УДК 630.164.3 (075.8)

Редактор А. М. Лаврова

Рецензенты: Набатов Н. М. — д-р с.-х. наук, Котов М. М. — д-р с.-х. наук

**Калинин М.И.**

К17 Корневедение. — М.: Экология, 1991. — 173 с.: ил. — (Учебники и учеб. пособия для студентов высш. учеб. заведений).

ISBN 5-10-002293-0

Изложены теория формирования, функционирования и развития корневой системы древесных растений, морфология корневых систем основных лесообразующих пород. Проведены методы таксации корневой древесины.

Для студентов лесотехнических вузов по специальности "Лесное и садово-парковое хозяйство".

К 3901020000 - 163 297-91 пл. Агрпромиздат  
037 (01) - 91

ББК 28.5

ISBN 5-10-002293-0

© Калинин М.И., 1991

## ВВЕДЕНИЕ

Для эффективности лесохозяйственного производства большое значение приобретает знание особенностей строения, морфологии и экологии подземной части деревьев и древостоев в целом. Длительное время подземная часть леса — корневые системы деревьев — оставалась недостаточно изученной по сравнению с надземной частью. Вместе с тем отечественная и зарубежная наука вот уже более 150 лет уделяет этой проблеме самое пристальное внимание. Видные отечественные ученые-лесоводы, среди которых Г.Ф. Морозов, В.Г. Нестеров, М.Е. Ткаченко, П.С. Погребняк, Д.Л. Лавриненко, И.С. Мелехов, неоднократно в своих трудах обращали внимание на необходимость изучения не только физиологических аспектов корневых систем, но и их морфологии.

Изданием настоящего учебного пособия предполагается устранить недостатки, обусловленные разобщенностью материала, и обеспечить единую логическую последовательность анализа проблемы, рассмотреть соответствующие объективные взаимосвязи главных ее аспектов.

# Глава 1

## ФОРМИРОВАНИЕ И ФУНКЦИИ КОРНЕЙ

### 1.1. ФОРМИРОВАНИЕ КОРНЯ ИЗ ЗАРОДЫША СЕМЕНИ

Растение состоит из определенного количества органов, среди которых выделяются основные и неосновные. Орган представляет часть организма, которому присущи определенное строение и специфические функции. Различают **вегетативные** и **репродуктивные органы**. Основными вегетативными органами являются корень и побег растения, к неосновным относятся те образования, которые возникли в процессе эволюции из основных органов (листья, колючки, чешуйки, луковицы и т. д.).

Группу органов растения, формирующих его внешний вид, составляют **морфологические органы**. К ним относятся стебель, корни, ветви, листья (хвоя), покровные чешуйки, шипы (колючки) и т. д.

Из физических и физиологических функций, присущих корню, наиболее важными являются следующие:

поглощение из почвы или другого субстрата воды и растворенных в ней питательных элементов минерального и органического происхождения и транспортировка их к другим частям растения;

биологическое взаимодействие с представителями почвенной фауны; синтезирование определенной группы органических веществ (аминокислоты, гормоны, алкалоиды и пр.), используемых впоследствии другими частями растения;

накопление запасных веществ, необходимых для жизнедеятельности растения;

укрепление (фиксация) растения в почве, обеспечивающее возможность вертикального его роста и вынесения вверх других морфологических органов.

У отдельных видов растений корни могут выполнять, кроме указанных, некоторые другие специализированные функции.

Как морфологический орган корни растений сформировались в процессе их эволюции в период выхода на сушу. Первые представители наземной флоры существовали уже более 400 млн лет назад — в силурийском и девонском геологических периодах. Они составляли группу риннофитов (от названия небольшого ископаемого травянистого растения — ринии). Риния во многом еще сохранила сходство с водорослеобразными предками, но имела верхушечное нарастание и цилиндрическое строение всех органов, часть из которых обладала вертикальной ориентацией и дихотомическим ветвлением, а часть простиралась непосред-

венно по влажной поверхности почвы, поглощая воду ризоидами — своеобразными волосковидными выростами. Осевой орган ринии, имевший цилиндрическую форму, получил название телом. Ни стеблей, ни листьев, ни корней у ринии еще не было. В ходе дальнейшей длительной эволюции, направленной на приспособление к наземной жизни, от риннофитов произошли растительные организмы с достаточно четко выраженной дифференциацией на стебель и корень. Вполне вероятно, что корни произошли от теломов, первоначально простиравшихся по поверхности почвы, а затем углубившихся в нее.

Приобретение растениями способности образовывать корни явилось одним из важнейших этапов в эволюционном развитии живой материи планеты, обеспечивших возможность ее выхода на поверхности материков, лишенных сплошного водного покрова, и их освоения.

Возникновение корня у каждого отдельного растения происходит в результате процесса корнеобразования, начало которого относится ко времени формирования и развития зародыша. Онтогенез высшего растения, возникшего половым путем, начинается с одной клетки, представляющей оплодотворенную яйцеклетку — зиготу. Зигота формируется в семени, образуясь из семязачек или семязачатков. В результате интенсивного деления зиготы образуется зародыш семени, полностью (или в преобладающей мере) состоящий из образовательной ткани — меристемы.

В зрелом семени древесных растений обособливается зародок, морфологически представляющий собой зародышевый побег и зародышевый корешок.

Зародышевый побег включает зародышевый стебелек и семядоли. На верхнем его конце сформирована точка роста (конус нарастания, апекс). Часть зародышевого побега занята основаниями семядолей (семядольный узел). Остальная часть представляет собой подсемядольное колено (гипокотиль), которое переходит в зародышевый корешок. Зародышевый корешок также имеет меристематический конус нарастания, который прикрыт корневым чехликом.

Уже в зародыше сформирована полярность растений, представляющая морфологическое и физиологическое различия между противоположными точками (полюсами) растения — апексом зародышевого корешка и верхушечной меристемой побега. У сформировавшихся растений полярность может проявляться также в различии между основанием и верхушкой каждого морфологического органа, а также между тканями, составляющими различные его участки.

В процессе прорастания семени первым за пределы его оболочки выходит зародышевый корешок, сразу же начинающий самостоятельно всасывать из окружающего пространства воду и питательные вещества. Проталкиванию корешка в почву в этот период способствует усиленный рост подсемядольного колена.

Рост зародышевого корешка является результатом физиологических функций его зародышевой системы, которая затем трансформируется в апикальную меристему. В процессе прорастания из зародышевого корешка формируется главный корень проростка. Его первоначальное анатомическое строение и физиологические функции полностью сохраняются в окончании корня на всем протяжении жизни каждого отдельного корня.

Меристема зародыша корня древесных пород состоит из группы живых клеток, которые при благоприятных условиях начинают интенсивно делиться. В отличие от апикальной меристемы побега, апикальная меристема корня откладывает клетки по отношению своего положения не только внутрь, но и наружу. Клетки, которые откладываются наружу, пополняют ткани корневого чехлика. Из клеток, откладывающихся внутрь, происходит в последующем формирование всех тканей, составляющих корень. В этом процессе на протяжении всего периода жизни корня сохраняются несколько живых делящихся клеток меристемы, которые называются инициальными.

Таким образом, первичную меристему можно рассматривать как совокупность группы инициальных клеток и образованных ими живых клеток, которые не способны самостоятельно делиться, но оформляются в определенные функциональные группы в процессе дифференциации. Эта группа клеток проходит затем ряд трансформаций, результатом которых и является рост корня.

Клетки, отложенные от инициальных клеток внутрь корня, обладают способностью интенсивного роста, проявляющегося в их растяжении и увеличении размеров.

## 1.2. МОРФОЛОГИЯ И ФУНКЦИИ КОРНЕВОГО ОКОНЧАНИЯ

В процессе роста и формирования корней древесных растений происходит изменение физиологического, анатомического и морфологического состояний всех его тканей, за исключением группы инициальных клеток, если не считать постоянного их обновления. Указанный процесс трансформации тканей имеет хорошо выраженный цикл, состоящий из отдельных фаз, и заканчивается прекращением анатомических и морфологических изменений клеток и тканей, стабилизацией физиологических функций, составляющих данную зону корня. Указанный цикл во времени и в пространстве приурочен к определенной зоне корня, следующей за корневым чехликом. Эту зону, включая корневой чехлик, принято называть **корневым окончанием**.

Анатомическое и морфологическое строение корневого окончания выражено достаточно четко и тесно коррелирует с соответствующими функциями отдельных его частей и тканей. Части корневого окончания, в которых достаточно четко проявляются отдельные физиологические

функции, принято называть его зонами. Все корневое окончание сопряжено с различными проявлениями роста, в связи с чем иногда указанные зоны называют зонами роста, хотя ясно выраженной границы между зонами роста не существует.

По общепринятой в ботанике схеме обычно различают 3 зоны роста корневого окончания: деления, растяжения, поглощения, или всасывания (ее еще называют зоной корневых волосков).

Корневой чехлик как бы прикрывает апикальную меристему по оси линейного роста корня. Он состоит из живых клеток, которые постепенно отслаиваются и заменяются новыми, образующимися в результате деления инициальных клеток. Долгое время корневому чехлику отводили в основном только защитную роль. В этом убеждали отслаивание внешних его клеток, обильное выделение слизи, как бы смазывающей частицы почвы и тем самым уменьшающей силу трения между ними и растущим корневым окончанием. В клетках чехлика, расположенных в его центральной (осевой) части, содержится много крахмальных зерен, которые способны перемещаться в клетке при изменении положения кончика корня в пространстве, на что соответствующим образом реагируют клетки и ткани меристемы, обеспечивая рост корня в прежнем направлении.

Механизм управления направлением линейного роста корня является чрезвычайно сложным и далеко не изученным до конца. Корень изменяет направление роста под влиянием силы тяжести (положительный, отрицательный, нейтральный геотропизм), температуры окружающей среды (термотропизм), концентрации в почве химических веществ (хемотропизм), влажности почвы (гидротропизм). Изменение направления роста возможно только в случае реакции инициальных клеток и клеток в зоне растяжения, поскольку в последующих зонах клетки являются неподвижными по отношению к окружающим частицам почвы. Наиболее тесные и действенные связи корня с окружающей средой осуществляются в зоне всасывания, однако клетки, расположенные в этой зоне, уже не могут влиять на направление роста корневого окончания, поскольку они прекратили свой рост. Клетки корневого чехлика являются авангардом по отношению к остальным клеткам и тканям, вследствие этого они первыми могут улавливать изменения на пути ростового движения корня. Явление регуляции направления роста корневого окончания представляет одну из важнейших, еще не разгаданных тайн высших растений.

Корневой чехлик прикрывает группу инициальных, активно делящихся клеток. Это зона деления, на растущем корешке она визуально выделяется желтоватым цветом, обусловленным отсутствием более или менее заметных вакуолей внутри клеток. В зоне деления уже наблюдается первичная дифференциация вновь образовавшихся клеток. Наружный слой клеток представляет покровную ткань и называется периб-

лемой, остальное скопление клеток — плеромой. Из клеток периллемы в дальнейшем формируется первичная кора, а из плеромы — стела. Протяженность зоны деления у разных древесных пород различна. Различна она также у сосущих и ростовых корней. Меристематическая зона ростовых корней у дуба черешчатого имеет значения 250—2000 м, сосущих корней — 45—65 м (Згуровская, 1958). Молодые клетки, образовавшиеся в результате деления инициальных клеток и отложенные ими внутрь корневого окончания, интенсивно растут, увеличивая свои линейные размеры, растягиваясь в продольном направлении.

Область корневого окончания, где сосредоточено это явление, представляет зону растяжения. Визуально по сравнению с зоной деления она выделяется более светлым тоном.

В зоне растяжения происходит не только физический рост клеток. Одновременно с ростом активно протекает процесс глубокого изменения их физиологического состояния и строения, в результате чего начинается дифференциация клеток плеромы и формирование тканей, которые они образуют.

Зона растяжения сменяется (трансформируется) зоной корневых волосков, т. е. зоной всасывания. Эта зона находится на соответствующем расстоянии от инициальных клеток, однако физиологически она является прямым (неизменным последующими превращениями) результатом их деятельности. В апексе корневого окончания самый наружный слой инициальных клеток, откладывая клетки корневого чехлика, одновременно производит клетки, которые по периферии в один слой покрывают все корневое окончание от апекса, включая зону корневых волосков. Такой покров состоит из слоя живых клеток и называется ризодермой. Ризодерма — это всасывающая ткань, клетки которой эластичны, хорошо проницаемы для воды, активно взаимодействуют с почвенным раствором. В результате этого по всей поверхности корневого окончания происходит активное всасывание воды и растворенных в ней элементов питания. Повышению интенсивности этого процесса способствует образование и функционирование корневых волосков.

Корневой волосок образуется как вырост из клеток ризодермы, представляя с ними единое целое. В процессе образования корневых волосков ядро клетки перемещается в образующийся вырост. Длина корневого волоска 0,15—2,0 мм, иногда до 3 мм, у отдельных древесных пород до 10 мм, диаметр около 10—15 мк. Потенциально каждая клетка ризодермы может образовать корневой волосок. Корневые волоски способны выделять слизь, обеспечивающую плотный контакт их с почвенными частицами. Благодаря корневым волоскам площадь всасывающей зоны может увеличиваться до 10 и более раз. Корневые волоски плотно скрепляются с почвой, поэтому их возникновение и существование становится возможным на тех участках корня, где прекращается его движение в почвенной среде. Интенсивность образования корневых во-



лосков зависит от биологических свойств древесной породы и экологических условий, среди которых особое значение имеет влажность среды. С увеличением влажности количество корневых волосков уменьшается. Корни, произрастающие в водной среде, корневых волосков вообще не образуют. В обычных условиях на 1 см<sup>2</sup> поверхности корня приходится в среднем от 100 до 300 (в зависимости от древесной породы) корневых волосков.

Например, в опытах, полученных в вегетационном домике, у саженцев акации белой насчитывалось на 1 см<sup>2</sup> поверхности корней 520, а на корнях сосны ладанной в тех же условиях 217 корневых волосков (Крамер, Козловский, 1963).

Зона размещения корневых волосков на корне обычно достигает 1—2 см. Редким явлением представляется наличие корневых волосков на окончаниях корней, которые направлены вертикально в глубь почвы и достигают горизонтов с относительно стабильной повышенной влажностью (сосна, дуб и др.). При наличии микоризы корневые волоски также отсутствуют.

Продолжительность жизни корневых волосков небольшая — обычно несколько дней, иногда до 10—20 дней, отмирают они вместе с отмиранием ризодермы.

Всасывающая функция присуща всему корневому окончанию, однако максимально она проявляется только в зоне корневых волосков. Эта зона имеет решающее значение в обеспечении всего растительного организма водой и питательными элементами. Ризодерма, являясь покровной тканью корневого окончания, в функциональном физиологическом аспекте является одной из важнейших тканей организма.

Продолжительность существования ризодермы невелика — всего несколько суток и зависит от особенностей растительного организма и конкретных экологических условий. Затем ризодерма отмирает и отслаивается вместе с первичной корой корня. На участке корня после отмирания ризодермы резко снижается всасывающая активность, деятельность его ограничивается функцией проведения, транспортировки воды и питательных веществ, поступающих из зоны всасывания. Иногда эти участки корневого окончания называют зоной проведения. Распределение корневого окончания на отдельные зоны является элементом субъективным, имеющим познавательный характер и только в определенной степени с морфологической стороны характеризующим глубинные процессы развития клеток, формирования и трансформации тканей, их физиологические функции и отправления, происходящие в корневом окончании в период его роста. Не менее важным для понимания функциональной роли корня древесных растений является анализ процесса и характера дифференциации тканей, происходящего в растущем корневом окончании.

Первичная дифференциация клеток происходит сразу же в процессе их образования в результате деления инициальных клеток. От инициальных клеток, расположенных в крайней точке апикальной меристемы, образуются клетки корня корневого чехлика и ризодермы. Клетки, откладывающиеся при делении инициальных клеток внутрь корня, в своей совокупности представляют плерому. Однако сразу же из плеромы образуется осевой центральный цилиндр — стела. В непосредственной близости к зоне деления формируется наружный слой стелы — перицикл. Важным в биологическом аспекте является то, что клетки перицикла долго сохраняют присущую инициальным клеткам способность к новообразованиям, которая в дальнейшем проявляется при соответствующих условиях.

Клетки, находящиеся под перициклом, составляют прокамбий и быстро превращаются в проводящие ткани типа флоэмы и ксилемы. Флоэма формируется и начинает функционировать раньше ксилемы, доставляя в апекс корня пластические вещества. Несколько позднее, уже в зоне растяжения, формируются элементы ксилемы. Элементы первичной флоэмы (протофлоэма) и первичной ксилемы (протоксилема) возникают вплотную к перициклу. Группы их клеток первоначально чередуются друг с другом.

В дальнейшем развитии ксилема обгоняет флоэму, как бы вытесняя ее элементы из центральной части корня. В связи с этим в корневом окончании на соответствующем удалении от апекса расположение тканей ксилемы имеет звездчатый характер, а между лучами звезды ксилемы располагаются группы пучков флоэмы. Такое строение сохраняется недолго, оно присуще первичному строению корня.

Корневому окончанию свойственна также первичная кора. Она формируется из клеток перилеммы и состоит в основном из живых паренхимных клеток с тонкими оболочками. Первичная кора покрыта слоем клеток ризодермы, снабжает их пластическими веществами и участвует в поглощении и проведении воды и питательных веществ.

Первичная кора неоднородна по структуре и функционированию ее тканей. Наружные слои ее, подстилающие ризодерму, образуют экзодерму. Экзодерма регулирует прохождение веществ от ризодермы, а после отмирания ризодермы трансформируется в защитную покровную ткань. Внутренние поверхности оболочек клеток экзодермы постепенно покрываются слоем суберина и, оставаясь живыми, теряют пропускную способность. Однако среди опробковевших (суберинизировавшихся) клеток остается часть не опробковевших, и через них в основном происходит избирательное прохождение веществ.

Внутренний слой первичной коры — эндодерма — окружает стелу. Клетки ее также постепенно покрываются суберином, однако она не становится совершенно непроницаемой благодаря наличию пропускных клеток, сохраняющих первичное строение. Схематически первичное

строение корня в зоне корневых волосков представляется следующим образом: эпиблема, первичная кора, центральный цилиндр (стела).

Эпиблема (кожица) — первичная покровная ткань корня, состоящая из одного ряда сомкнутых клеток, способных образовывать корневые волоски.

Первичная кора состоит из трех достаточно хорошо различимых слоев: непосредственно под эпиблемой находится экзодерма из одного или нескольких рядов клеток, затем мезодерма, представляющая среднюю и самую большую часть коры, за мезодермой идет самый последний слой коры — эндодерма, которая непосредственно окружает центральный цилиндр.

Центральный цилиндр имеет наружный слой — перицикл, примыкающий к эндодерме. Перицикл обычно представлен одним рядом клеток, однако у отдельных древесных пород он состоит из нескольких рядов. Например, в корнях ореха грецкого перицикл имеет 3—10 рядов клеток. Многослойный перицикл свойствен всем голосеменным. Центральный цилиндр включает радиальный пучок проводящей ткани, состоящей из первичных флоэмы и ксилемы, включающих элементы протофлоэмы, протоксилемы, метафлоэмы и метаксилемы.

Первичное строение корней у голосеменных и двудольных растений при развитии зародышевого корня сохраняется около 10 дней после прорастания семян и еще в фазе семядолей переходит во вторичное строение.

### 1.3. ФОРМИРОВАНИЕ ВТОРИЧНОГО СТРОЕНИЯ КОРНЯ

В корнях древесных растений в процессе роста и развития корневого окончания между его ксилемой и флоэмой из ткани перицикла формируется камбий. Сначала он представляет разобщенные между собой прослойки, затем в результате тангенциального деления клеток перицикла они соединяются между собой. Образуются вторичные (боковые) меристемы — камбий и феллоген. В начальные периоды своего образования положение камбия напоминает звездчатообразный характер, которое довольно быстро принимает цилиндрическую форму. В результате деления клеток камбия внутрь от него кольцеобразно откладываются ткани ксилемы, а в наружную сторону — клетки флоэмы.

Формирование камбия между участками флоэмы и ксилемы является первым признаком перехода корня от первичного строения ко вторичному. Вторым признаком вторичного строения является образование феллогена из всего кольца клеток перицикла в результате их тангенциального деления. Клетки феллогена делятся также тангенциально и отлагают наружу клетки пробки, а внутрь — несколько рядов живых клеток феллодермы.

Феллоген образуется еще в перицикле, т. е. под слоем первичной коры.

В результате его деятельности первичная кора постепенно изолируется от внутренних живых тканей корня, отмирает и отслаивается. Зона отслаивания первичной коры является зоной перехода корня от первичного строения к вторичному. Здесь корень, сбросив первичную кору, утончается. Характер анатомического строения его становится стабильным. Сбрасывание первичной коры — это третий характерный признак перехода от первичного строения корня к вторичному. Поверхность корня к этому периоду покрыта опробковевшим слоем клеток (коркой), в результате чего в этой зоне корневое окончание теряет функцию всасывания и в качестве основной приобретает функцию проведения растворов питательных веществ. Этот процесс смены функций происходит постепенно, поскольку в начальном его периоде среди опробковевших клеток покрова имеется более или менее значительное количество живых неопробковевших клеток, через которые почвенный раствор и вода продолжают поступать внутрь корня. Эту зону корня в отличие от сосущей зоны корневых окончаний и последующих более старых зон, полностью утративших функцию всасывания, называют полупроводящими корнями. Последующие более старые части корня называются проводящими корнями.

Таким образом, по функциональным признакам в корневой системе формируются всасывающие полупроводящие и проводящие зоны корня. Корни древесных пород обладают способностью к вторичному утолщению и в процессе роста увеличиваются в диаметре. Поэтому параллельно указанной классификации корней по функциональным признакам применяют классификацию по морфологическим признакам, выделяя корни тонкие, полускелетные и скелетные. Обычно к тонким корням относят корни и части диаметром менее 2 мм, к полускелетным — 2—3 мм, к скелетным — участки корней диаметром более 3 мм.

Рост корневого окончания и его развитие (в физиологическом аспекте) — это одновременный процесс. Собственно рост является интегральным результатом деления клеток первичной меристемы, приобретения ими тургора и процесса растягивания. Это явление происходит в небольшой по величине зоне, в вершине которой — группа инициальных клеток. Согласно законам гидравлики возникающее здесь давление распределяется равномерно во все стороны, т. е. наружу (по радиусу) и в оба конца по оси корня. Площадь, на которую распределяется радиальное давление, во много раз больше площади сечения оси корня, следовательно, на единицу боковой поверхности корня приходится значительно меньшее давление, чем на единицу площади его сечения. К тому же строение оболочек клеток обеспечивает скольжение составляющих их молекул по оси клеток, что обеспечивает эффект растяжения стенок клеток вдоль ее оси. Все это создает значительное давление, направленное вдоль оси корня от зоны растяжения, где с одной стороны находится неподвижная, скрепленная с почвой базальная часть корня,

а с другой — апикальная меристема, прикрытая корневым чехликом. Апикальная меристема и корневым чехлик вдавливаются между частицами почвы и раздвигают их, продвигаясь вперед. В результате создается своего рода движущаяся в пространстве биологическая система, перемещение частей которой по законам физики направлено в сторону меньшего сопротивления, т. е. в сторону инициальных клеток. Группа инициальных клеток под прикрытием корневого чехлика и под влиянием давления постоянно продвигается в новые зоны почвы в направлении от ранее сформировавшегося и укрепившегося в почве участка корня. Таким образом, происходящий линейный рост корня сопровождается выносом группы инициальных клеток, сопутствующей им апикальной меристемы и всего корневого окончания в новые слои и зоны почвы. Энергия роста корня и побегов настолько велика, что пробивает своими растущими окончаниями асфальтовые покрытия и обеспечивает проникновение живых корней в плотные слои почвы, трудно поддающиеся разрушению лопатой, ломом, кайлой.

Процесс одновременного роста корневого окончания и изменения его анатомического строения можно представить рядом последовательных, постепенно переходящих одна в другую фаз, между которыми невозможно установить четкую границу (рис. 1). В процессе роста корня его зоны как бы продвигаются в глубь почвы вслед за первичной меристемой и корневым чехликом. На самом деле, постоянно обновляясь, перемещаются только клетки апикальной меристемы и корневого чехлик. Перемещение остальных зон по отношению к почвенному пространству носит элемент иллюзии, это эффект процесса их появления и трансформации в последующую зону.

Наличие камбия у корней древесных растений обуславливает их вторичное утолщение. Деятельность камбия корней аналогично камбию надземной части дерева имеет периодический характер соответственно временам года. В зимний период деятельность камбия прекращается, что приводит к отложению годичных колец корней. Особенно хорошо видны годичные кольца у хвойных пород. У лиственных они также хорошо различимы при соответствующей обработке срезов корней.

#### **1.4. ИНТЕНСИВНОСТЬ РАЗВИТИЯ КОРНЕВЫХ ОКОНЧАНИЙ У ДРЕВЕСНЫХ И КУСТАРНИКОВЫХ ПОРОД**

Основное значение для поглощения воды и почвенного раствора имеет наличие всасывающих зон корневых окончаний, сосредоточенных в корневых мочках. Чем более интенсивно разветвлена корневая система, тем большее количество корневых окончаний она имеет, тем большую всасывающую поверхность она обеспечивает.

Древесные растения обладают способностью уже в первые годы

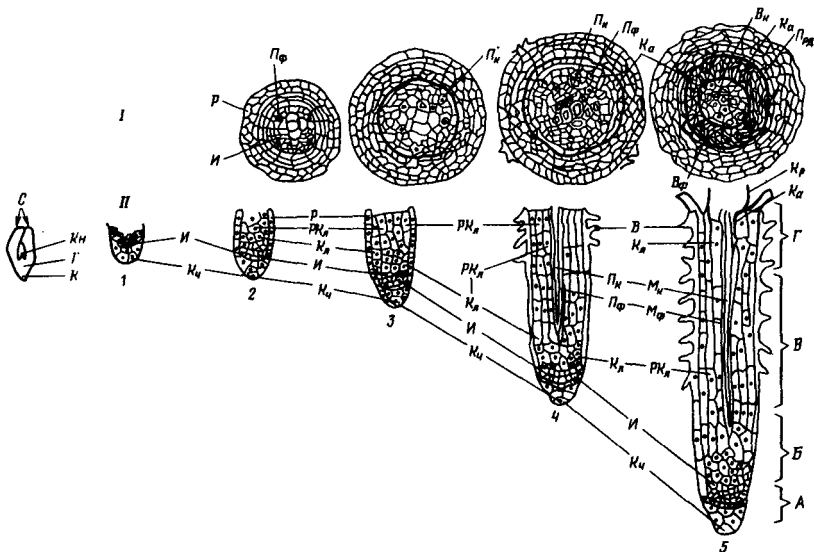


Рис. 1. Фазы роста и изменение анатомического строения корневого окончания в поперечном (I) и продольном (II) разрезе:

1 — фаза корневого корешка, 2 — фаза образования новых клеток в зоне деления, 3 — фаза формирования зоны растяжения, 4 — фаза формирования зоны корневых волосков (зоны дифференциации), 5 — общее строение корневого окончания; с — семядоли семени, к — конус нарастания, г — гипокотиль (подсемядольное колесо), к — зародышевый корень, и — инициальные клетки, к<sub>ч</sub> — корневой чехлик, р — ризодерма, рк<sub>л</sub> — растущие (растягивающиеся) молодые клетки, к<sub>л</sub> — вновь образованные молодые клетки, п<sub>к</sub> — протоксилема, п<sub>ф</sub> — протофлоэма, м<sub>к</sub> — метаксилема, м<sub>ф</sub> — метафлоэма, к<sub>а</sub> — камбий, в<sub>ф</sub> — вторичная флоэма, в<sub>к</sub> — вторичная ксилема, п<sub>рд</sub> — перидерма, к<sub>р</sub> — вторичная кора; А — зона деления, Б — зона растяжения, В — зона корневых волосков, Г — зона перехода во вторичное строение корня

своего роста образовывать огромную всасывающую поверхность корней, что возможно только при условии соответствующей их разветвленности.

**П р и м е р.** У однолетних сеянцев дуба общее количество корней при одном стержневом корне составляет 33 986. На этих корнях расположено 1 млн 505 тыс. 757 корневых волосков, общая длина которых достигает 45,3 м, общая поверхность 10,46 см<sup>2</sup> (при общей поверхности всех корней 428,06 см<sup>2</sup>). Отношение поверхности корней к поверхности листьев (обе стороны) составляет 1,167 (В.Ф. Рий, 1960).

При сравнении характеристик сеянцев дуба и ясеня видно, что корни ясеня морфологически более разветвлены (табл. 1).

Общее количество корневых волосков у сеянцев ясеня составляет

**1. Морфологические особенности строения корневых систем дуба и ясеня (по В.Ф. Рио и Н.В. Лобанову)**

Показатель	Главный корень	Боковые ответвления порядков			
		первого	второго	третьего	четвертого
<i>Дуб черешчатый</i>					
Число корней	1	209,0	4068,0	29 709,0	—
Общая длина корней, см	62,1	1156,4	2243,9	3485,0	—
Поверхность, см <sup>2</sup>	48,1	125,2	114,0	130,2	—
<i>Ясень обыкновенный</i>					
Число корней	1	10,0	78,0	819,0	7854,0
Общая длина корней, см	68,6	186,9	771,7	3947,3	13 623,3
Поверхность, см <sup>2</sup>	25,1	64,6	137,0	517,0	1375,9

26,171 млн, у дуба 1,505 млн. Общая длина корневых волосков на корнях сеянца ясеня 3697,5 м, у дуба 45,3 м, общая поверхность корневых волосков у ясеня 1161,2 см<sup>2</sup>, у дуба 10,5 см<sup>2</sup>. Отношение поверхности корней к поверхности листьев у ясеня 4,16, у дуба 1,16.

Как видим, при значительно меньшем количестве корней, их длине и поверхности у ясеня образуется морфологически более мощный аппарат поглощения, представленный корневыми волосками. Если у дуба поверхность корневых волосков к общей поверхности корней составила всего 2,2 %, то у ясеня 54,8 %.

О размере и количестве корневых волосков у кустарников дают представление показатели по бересклету бородавчатому (Рий, 1985): длина 167—177 мк, диаметр 8,6 мк, среднее количество на 1 см<sup>2</sup> поверхности корней последних (четвертого-пятого) порядков ветвления 464—586 волосков, а их поверхность на 1 см<sup>2</sup> корня составляет 2,22—2,64 см<sup>2</sup> в зависимости от лесорастительных условий.

Приведенные данные показывают, насколько сложным в морфологическом аспекте является поглощающий элемент корней древесных пород и кустарников. Каждой породе присущи свои особенности развития корня по мощности и уровню морфологической организации.

**1.5. СООТНОШЕНИЕ МАССЫ И ДЛИНЫ КОРНЕЙ РАЗЛИЧНЫХ ФРАКЦИЙ ТОЛЩИНЫ В КОРНЯХ ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД**

В начальном периоде роста корня вся его масса и длина сосредоточены в корневом окончании, т. е. представлены в тонкой фракции корня диаметром до 0,6—2,0 мм в зависимости от древесной породы. После перехода во вторичное строение происходит утолщение более старых час-

тей корня, масса и длина которых быстро становятся больше массы и длины растущих коневых окончаний. Последующее ветвление корней вновь способствует увеличению массы и длины тонких корней в общей массе и суммарной длине корня и корневого системы в целом.

В физиологическом аспекте решающее значение в жизнеобеспеченности древесного организма имеет всасывающая зона, расположенная на тонких корневых окончаниях. Уменьшение доли тонких корней в общей их массе и длине должно неизбежно вызвать снижение количества поступающих веществ из почвы на единицу массы древесного организма, что, в свою очередь, должно привести к уменьшению его биологической жизнестойкости и к неизбежной гибели от голода, т. е. от недостатка питательных веществ. Однако в природе этого не происходит, так как соотношение всасывающей части корней с остальными их частями с возрастом не изменяется. Процесс изменения относительного участия корней различных фракций толщины в общей массе, длине и поверхности корня происходит в период, когда диаметр корня у его основания достигает у ели и пихты 2—3 см, у дуба, сосны, ореха 2—6 см. Далее относительное участие корней соответствующих фракций толщины в общей массе корня стабилизируется. С возрастом образование определенного количества тонких корней сопровождается соответствующим увеличением массы толстых скелетных корней. Таким образом, корням древесных растений свойственно быстрое формирование стабильного соотношения массы корней различной толщины. Это означает, что после становления вторичного строения корня при определенном увеличении массы толстых корней в соответствующей пропорции увеличивается и масса тонких корней.

Существует связь между диаметром корня  $x$  и его массой  $y$ . Для корней диаметром более 10 мм она выражается (аппроксимируется) формулой

$y = a + bx + cx^2$  или логарифмическим уравнением

$$y = \frac{x^2}{a + bx + cx^2}.$$

Для более тонких корней используют уравнение

$$y = a^x + b.$$

Пропорция увеличения массы толстых и тонких корней представлена как 18:1 — 22:1, т. е. на каждые 18—22 единицы массы толстых корней приходится 1 единица массы тонких корней.

Казалось бы, что природа расточительно расходует органическое вещество, когда на образование жизненно важного органа или части его расходуется значительно меньшее количество вещества. Однако это кажущееся противоречие. Оно устраняется, если учесть, что интенсив-



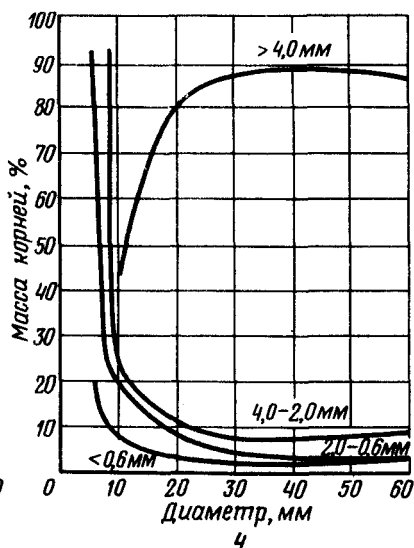
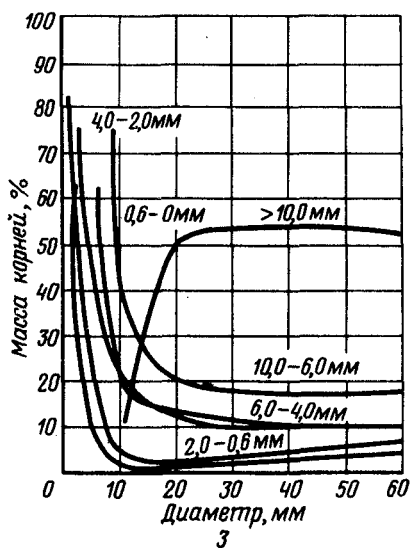
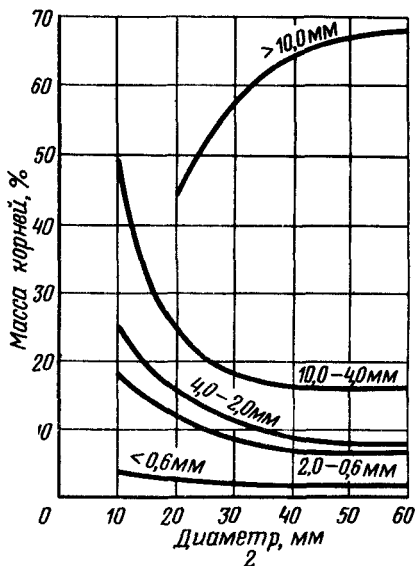
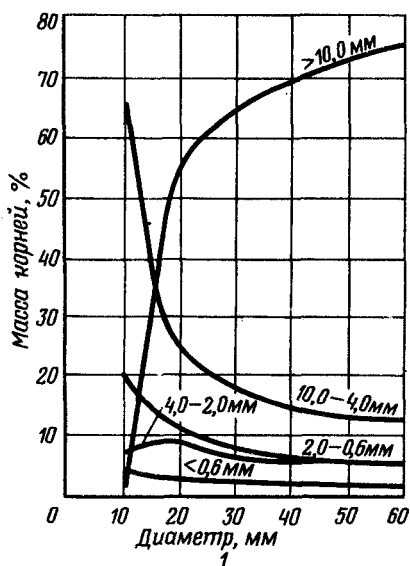


Рис. 2. Изменение относительного участия массы корней различных фракций толщины в общей массе корня с увеличением его диаметра:

1 — ель европейская, 2 — пихта белая, 3 — дуб черешчатый, 4 — орех грецкий

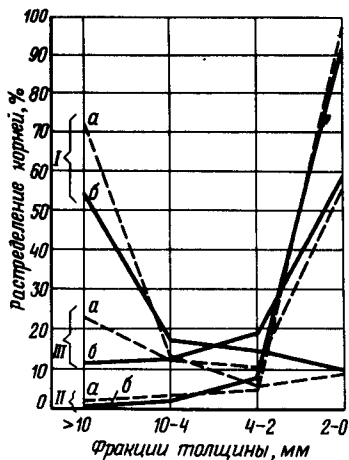


Рис. 3. Соотношение массы (I), длины (II), поверхности корней (III) у ели (а) и пихты (б) в возрасте 20 лет

ность функциональной деятельности корней определяется не их массой, а площадью всасывающей поверхности. Суммарная протяженность и всасывающая поверхность тонких корней в корневой системе дерева значительно превышает эти показатели у более толстых корней (рис. 3).

Величина продуцирования органической массы дерева увеличивается пропорционально возрастанию суммарной всасывающей поверхности его корней, о чем свидетельствует синхронность текущего прироста биомассы дерева ( в том числе ее подземной части) с возрастной динамикой роста корней. В период спелости дерева снижается текущий прирост его органической массы, стабилизируется величина всасывающей поверхности корней, продукция которой обеспечивает восстановление ассимиляционного аппарата, деятельность репродуктивных органов и поддержание жизнедеятельности сформировавшегося организма дерева.

### Контрольные вопросы

1. Основные физиологические и физические функции корня растений. 2. Строение апикальной меристемы корня, ее формирование и трансформация. 3. Физические принципы, обеспечивающие рост корня по его оси в длину. 4. Функциональные, морфологические и анатомические особенности зон корневого окончания. 5. Роль корневых волосков. 6. Строение первичной коры, формирование ее тканей и их функции. 7. Первичное строение стелы корня. 8. Функциональные особенности перицикла. 9. Процесс формирования камбиального слоя коры, значение камбия и феллогена. 10. Особенности вторичного строения корня. 11. Особенности всасывающей, полупроводящей и проводящей зон корня. 12. Соотношение массы, длины и поверхности тонких и более толстых корней корневой системы дерева.

## Глава 2 ОБРАЗОВАНИЕ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ ДЕРЕВА

### 2.1. КЛАССИФИКАЦИЯ КОРНЕЙ ДЕРЕВА

Корень древесного растения, возникший из зародышевого корешка, представляет основной (стержневой) корень. Корень семянца еще в

начальной стадии своего роста и развития достигает состояния вторичного строения. Это означает, что корневое окончание сохраняет первичное строение, а его продолжение (базальная часть) имеет вторичное строение. Последующие этапы развития корня заключаются в том, что от основного корня появляются ответвления, представляющие боковые корни. В своем развитии боковой корень повторяет цикл развития стержневого корня. Свой рост он начинает из корнеродного бугорка, состоящего из группы инициальных клеток первичной меристемы, прикрытой клетками корневого чехлика. Затем в них формируются зоны деления, растяжения, корневых волосков (которая переходит в корень вторичного строения). Боковые ответвления от стержневого корня образуют свои боковые ответвления, последние также ветвятся. В результате этого процесса формируется совокупность корней дерева, представленная стержневым (основным) корнем и соответствующими ответвлениями.

Ответвления, отходящие непосредственно от стержневого корня, называются корнями **первого порядка ветвления**; ответвления, отходящие от корней первого порядка, представляют корни **второго порядка ветвления**, затем **третьего порядка** и т. д.

Каждый корень предшествующего порядка ветвления по отношению к расположенным непосредственно на нем ответвлениям является **материнским корнем**.

В зависимости от толщины корня подразделяются на **тонкие** ( $d < 2$  мм), **полускелетные** ( $d \cong 2,1-4,0$  мм) и **скелетные** ( $d > 4,0$  мм).

Важным признаком, определяющим отдельные группы корней, является их пространственная ориентация. Как вегетативный орган корень обладает положительным геотропизмом, т. е. растет в направлении земного притяжения. Геотропизм корней различных порядков ветвления неодинаков. Принято считать, что главный корень выраженно геотропичен, корни второго порядка способны расти в горизонтальном направлении, т. е. они поперечно (трансверсально) геотропичны, а корни третьего и последующих порядков растут по всем направлениям, т. е. они геотропичностью не обладают. На скелетных корнях второго, третьего и последующих порядков у древесных пород образуется часть ответвлений, обладающих, как и главный корень, четко выраженным положительным геотропизмом. Эти корни третьего, четвертого и последующих порядков представляют вертикальные ответвления от корней горизонтальной ориентации (рис. 4).

Некоторые из этих ответвлений в определенных почвенно-гидрологических условиях по своей массе, протяженности и глубине проникновения могут значительно превышать основные корни. Наиболее развитые из них называются **якорными корнями**. Они имеют больший возраст и расположены ближе к стволу по сравнению с другими вертикальными ответвлениями.

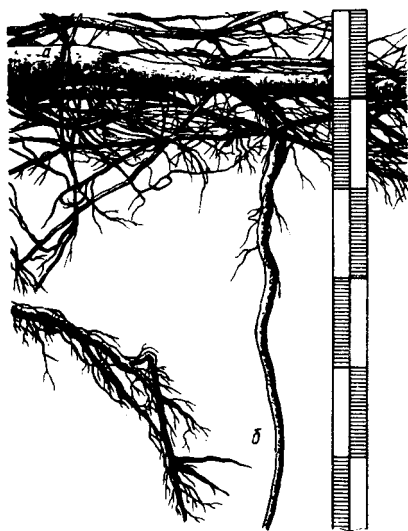


Рис. 4. Корни горизонтальной ориентации (а) и вертикальные ответвления от них (б)

Иногда корни имеют обратновентральное направление роста. Это ответвление от корней, расположенных на определенной глубине, идущее вертикально к поверхности почвы. Чаще всего у древесных пород европейской части СССР такие корни возникают при засыпании ствола дерева почвой (при нанесе мелкоземы пыльными бурями, при заливании и др.). Однако аналогичное явление отмечается и в обычных условиях у дуба черешчатого и ореха грецкого. Часто у

деревьев более старшего возраста можно обнаружить корни, уходящие в глубину почвы под определенным углом. Такие корни называются **косовертикальными**.

Кроме указанных групп, иногда выделяют группу **обрастающих** корней. Это тонкие корни, расположенные по длине более толстого скелетного корня. Обычно на них формируется масса более или менее интенсивно разветвленных корневых окончаний.

Функция всасывания воды и почвенного раствора присуща только корневым окончаниям и в основном только зоне, ограниченной зоной корневых волосков. Для обеспечения потребности дерева в минеральных питательных веществах, поступающих из почвы, необходима значительная площадь поверхности корней, через которую осуществляется всасывание почвенного раствора. Формирование такой площади происходит за счет разветвления корней и образования большого количества мелких ответвлений. Однако корень дерева должен обеспечивать не только возникновение и функционирование мелких ответвлений, осуществляющих всасывание из почвенной среды в ограниченном пространстве своего расположения, но и жизненное освоение более отдаленных зон почвенного пространства. Это осуществляется за счет того, что отдельные ответвления обладают способностью быстрого роста в длину по своей оси, продвигаясь во все новые зоны почвы, где они образуют множество тонких корней.

Тонкие короткие ответвления корней называются **сосущими**, длинные слабоветвящиеся, но быстрорастущие по оси — **ростовыми**. Скопления

сосущих корней появляются на определенных участках материнского корня, представляя его разветвление. Такое скопление называется **корневой мочкой**.

Сосущие корни отличаются от ростовых не только по своим размерам и скорости роста, но и по морфологии корневого окончания. Зоны деления и растяжения у сосущих корней значительно меньше, чем у ростовых. Корневые окончания сосущих корней представлены короткими (2—4 мм) образованиями темно-желтого или бурого цвета, в то время как у ростовых корней они имеют длину до нескольких сантиметров (у сосны обыкновенной до 15 см), сильно утолщены по сравнению с последующим участком, со вторичным строением, белого цвета (иногда прозрачные).

В обычных условиях естественного развития все корни дерева являются ответвлениями — производными главного корня, который возник из зародышевого корешка. Однако древесный организм обладает способностью образовывать корни не только из зародышевого корешка, но и из других зон. Одной из таких зон является область **корневой шейки**, где в нижней части стебля и на гипокотиле при определенных условиях могут образовываться корни. Кроме того, корни часто появляются при засыпании нижней части ствола землей из спящих почек, размещенных у комля; на нижней части черенков многих древесных растений, если эти черенки поместить в соответствующие условия. У некоторых видов растений корни могут возникать на листьях.

Все корни, которые образовались не от зародышевого корешка или апикальной меристемы главного корня, называют **придаточными (стеблеродными) корнями**. Иногда к придаточным корням относят также корни, возникшие на старых участках корней, что не во всех случаях обоснованно.

Корни дерева можно классифицировать по ряду физиологических и морфологических признаков (табл. 2).

Размещение корня по отношению к основному корню с учетом их пространственного ориентирования позволило объединить все корни дерева в три группы (категории):

стержневой (основной) корень;

корни горизонтальной ориентации (горизонтальные корни);

вертикальные ответвления от корней горизонтальной ориентации.

Косовертикальные корни представляют частный случай и формируются под влиянием особых почвенно-гидрологических условий. В связи с этим при указанном выделении групп корней они относятся или к группе корней горизонтальной ориентации (при величине угла прикрепления к главному корню более  $45^\circ$ ), или к группе стержневого корня (при величине угла прикрепления к стержневому корню менее  $45^\circ$ ).

## 2. Классификация корней дерева

Критерий классификации	Классификационная группа корней
Физиологические функции	Сосущие Полупроводящие Проводящие
Толщина корней	
Скорость роста и интенсивность ветвления	Тонкие Полускелетные Скелетные
Положения по отношению к основному (стержневому) корню	
Пространственная ориентация	Сосущие Ростовые
	Первый порядок ветвления Второй порядок ветвления Третий порядок ветвления и т. д. Вертикальные ответвления от корней горизонтальной ориентации
	Вертикальная Горизонтальная Косовертикальная

Современная классификация корней дерева представлена многочисленными звеньями, что объясняется высоким уровнем биологической организации (сложной по физиологической, анатомической и морфологической структурам), свойственной этому органу.

### 2.2. ВЕТВЛЕНИЕ И РАЗВЕТВЛЕННОСТЬ КОРНЕЙ ДЕРЕВА

В процессе роста дерева происходит разветвление его корней. Способностью давать боковые ответвления обладают корни различных порядков ветвления. Ветвление надземной части дерева имеет экзогенный характер, заключающийся в том, что боковые почки, формирующиеся в пазухах листьев, закладываются на наружных частях боковой меристемы и представляют собой укороченный побег, у которого конус нарастания, прикрытый защитным слоем клеток, расположен снаружи по отношению к другим тканям стебля. В процессе деления клеток апикальной меристемы происходит рост бокового побега с наружной стороны по отношению к материнской части растения.

Иное положение наблюдаем при образовании бокового ответвления корня. Боковые ответвления корня закладываются на боковой части верхушечной меристемы в перидерме корня, который расположен под слоем первичной коры (эндодермы, экзодермы, эпibleмы). Зародыш корня образуется внутри живых клеток и тканей, т. е. эндогенно. Клетки перидермы на участке, где формируется боковой корень, вначале делятся в двух направлениях: радиальном и тангентальном, образуя меристематический бугорок бокового корня. Одновременно с этим происходит деление в радиальном направлении клеток эндодермы,

расположенной снаружи по отношению к меристематическому бугорку бокового корня, в результате чего впоследствии здесь образуется корневой кармашек, внутри которого формируется боковой корень.

В процессе деления клеток меристематического бугорка формируются конус нарастания бокового корня и его корневой чехлик. Все это прикрыто тканями корневого чехлика, который в процессе роста зачатка бокового корня раздвигает клетки паренхимы корня, частично растворяя их на пути растущего корня и освобождая его выход наружу (рис. 5).

Инициальные клетки боковых ответвлений корней закладываются еще апикальной меристемой в конусе роста, но развитие их задерживается или подавляется полностью. Наиболее массово проявляется их активность в период начала отмирания первичной коры — в зоне корневых ответвлений.

Образующиеся зачатки боковых корней могут сразу же тронуться в рост, однако могут долгое время находиться в покое и выходить наружу корня уже в зоне его вторичного строения. В таком состоянии

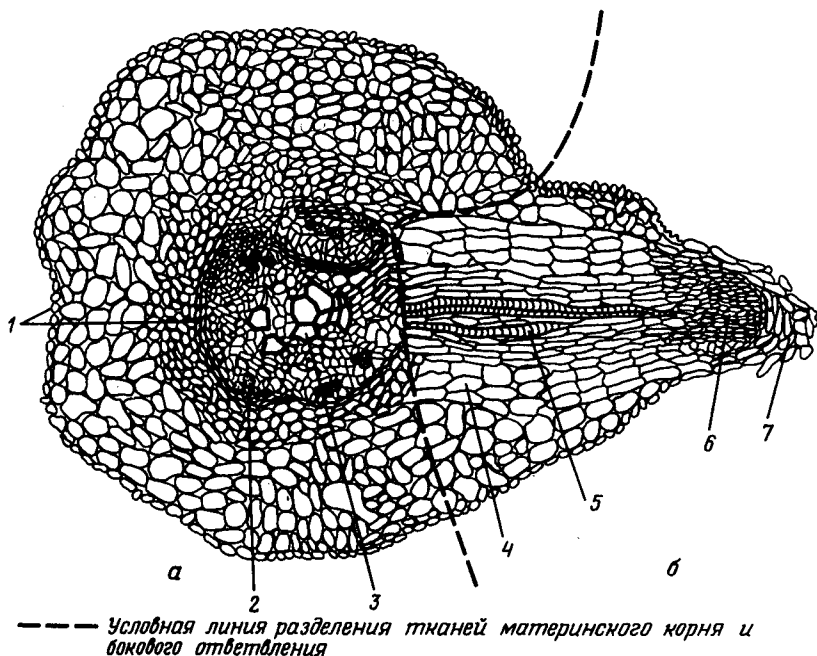


Рис. 5. Схема образования боковых ответвлений корней:  
 а — материнский корень: 1 — кора, 2 — флоэма, 3 — ксилема, б — боковое ответвление: 4 — кора, 5 — флоэма и ксилема, 6 — апикальная меристема, 7 — корневой чехлик

покоя зародыш бокового корня может пребывать на протяжении нескольких лет. В этом случае его конус нарастания ежегодно продвигается вперед на величину радиального прироста материнского корня и всегда находится в его наружных тканях. Указанная схема формирования боковых корней проявляется в зоне корневых волосков корня первичного строения. Однако древесные породы обладают способностью образовывать боковые ответвления на участках корней, имеющих уже вторичное строение и довольно значительный возраст.

Первичное строение корня у древесных пород может сохраняться до 10 дней. Переход к вторичному строению сопровождается появлением камбия между участками первичной ксилемы и первичной флоэмы.

В отличие от апикальной меристемы конуса нарастания, камбий является вторичным меристематическим образованием. Его физиологические функции заключаются в том, что в процессе тангентального деления клеток внутри корня откладываются клетки, из которых формируются элементы ксилемы, а в наружную сторону — элементы флоэмы. Камбий не способен образовывать первичную меристему, т. е. образовывать зачатки боковых ответвлений корней. Однако корню дерева присуще образование боковых корней на участках, имеющих возраст несколько лет, а иногда и несколько десятилетий. Это могут быть активизировавшие рост спящие зачатки боковых ответвлений, заложенных в апексе корня, все эти годы замедленно растущие внутри корня. В таком случае при анатомическом анализе на продольном срезе через ось корня или на поперечном срезе хорошо видно, что начало ответвления находится в сердцевине материнского корня. Часто бывает, что начало боковых ответвлений корней дерева расположено не в области сердцевины корня, а в тканях, имеющих в момент образования зачатка корня значительный возраст. Это объясняется тем, что клетки первичной меристемы, образовавшиеся в апексе материнского корня, не проявив своей активности в молодом корневом окончании, внедряются в клетки камбия, а затем через длительный период времени при появлении соответствующих условий экзогенного и эндогенного характеров начинают делиться и образуют основу апикальной меристемы нового бокового ответвления. Боковые ответвления, где бы они ни образовались, нельзя считать придаточными корнями.

Боковые ответвления, появляющиеся на участках корней более старшего возраста, могут иметь более низкий порядок ветвления по сравнению с уже имеющимися на этом корне ответвлениями, т. е. материнский корень, имеющий уже, например, ответвления четвертого и пятого порядков, может образовывать корни второго или третьего порядков ветвления.

Ветвление корней происходит на протяжении всего периода их роста. По своему морфологическому характеру эффект ветвления проявляется в двух существенно различных результатах: в образовании корней более



высоких порядков ветвления; в образовании корней более низких порядков ветвления по отношению к ранее сформировавшимся ответвлениям. В результате образования корней более высоких порядков ветвления происходит увеличение интенсивности разветвленности корней в морфологическом смысле.

Процесс формирования корневых систем включает в себя одновременное проявление указанных особенностей ветвления, т. е. на протяжении жизни корневой системы происходят увеличение порядков ветвления корней и увеличение количества корней более низких порядков ветвления. Данное положение возможно благодаря свойственному древесным растениям сложному биологическому механизму образования ответвлений, обеспечивающему сохранение способности к возникновению ответвлений не только в процессе роста молодых корней, но и на участках корней более старшего возраста. На рис. 6 представлены четыре способа образования ответвлений:

ответвление возникает в зоне корня первичного строения с одновременным выходом наружу (рис. 6, 1, а, б, в);

ответвление возникает из точки роста, которая образуется в зоне первичного строения корня, выход его происходит позднее (рис. 6, 2, а, б);

боковой корень образуется инициальными клетками первичной меристемы, вкрапленными в камбий материнского корня старшего

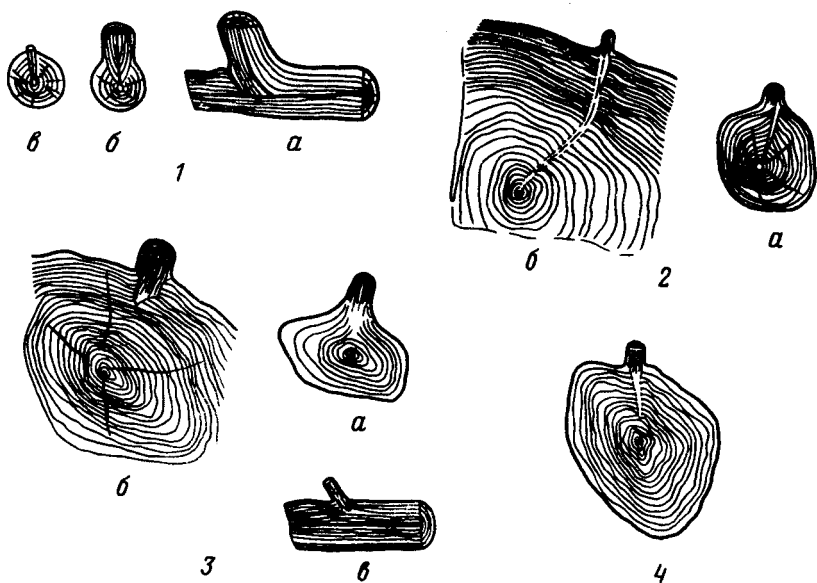


Рис. 6. Схемы возникновения боковых корней

возраста, с одновременным выходом его наружу (рис. 6, 3, а, б, в); точка роста бокового корня формируется инициальными клетками первичной меристемы, вкрапленными в камбий материнского корня с более или менее длительной задержкой последующего его развития и выхода наружу (рис. 6, 4).

Кроме того, боковые ответвления образует и каллус в местах повреждения материнского корня.

Указанные схемы образования боковых ответвлений имеют место на протяжении всего периода роста дерева, но интенсивность проявления каждого из них находится в зависимости от суммарной эффективности комплекса конкретных факторов окружающей среды. При этом отдельные участки корня в зависимости от возраста обладают разной интенсивностью корнеобразования.

Корневые ответвления в большинстве случаев образуются на относительно более старых участках корня, и наблюдается тенденция увеличения интенсивности корнеобразования с возрастом. Так, у горизонтального корня сосны из 63 ответвлений, возникших на 12-летнем корне, 14 возникло в 8-летнем возрасте, 11 — в 10-летнем и 33 — в 11-летнем. На количество ответвлений, возникающих в отдельные смежные годы, влияют климатические условия года (в основном увлажнение почвы).

Наиболее активными в корнеобразовании являются участки корня 7 — 11-летнего возраста. На участках более старшего возраста количество возникающих ответвлений снижается, однако зафиксированы случаи появления отдельных ответвлений у сосны на участках корня 47-летнего возраста.

Интенсивное разветвление корней имеет место уже в первые годы жизни древесного растения. Это происходит за счет образования большого количества тонких корней более высоких порядков ветвления. Скелетные корни и их скелетные ответвления в корневой системе взрослого дерева представлены сравнительно небольшим количеством, так как далеко не все возникающие ответвления приобретают с возрастом статус скелетных корней. Процесс ветвления корней проявляется на протяжении всей жизни дерева. Однако параллельно ему имеет место процесс естественного отмирания части корней (корнепад). Этот процесс еще называется обновлением корней. У древесных растений тонкие ответвления, возникающие на скелетных корнях, в большинстве недолговечны. Почти все сосущие окончания корней ели отмирают в течение 1—5 лет после их появления. Сильное влияние на отмирание и появление тонких корней оказывают иссушение и последующее увлажнение почвы. У большинства древесных пород наблюдается массовый отпад ответвлений, образовавшихся в весенне-летний период.

Относительно устойчивая в морфологическом аспекте корневая система формируется к 3—5-летнему возрасту дерева. Но и в последую-

щих периодах количество скелетных корней продолжает увеличиваться. Например, на серых лесных почвах у дуба черешчатого с увеличением возраста с 10 до 24 лет общее количество скелетных корней увеличилось в 3—7 раз (в зависимости от группы роста дерева), количество ответвлений второго порядка в 1,2—1,3, третьего порядка в 1,8—2,3 раза.

Высший порядок ответвлений у большинства древесных пород не превышает шестого, но некоторые породы могут образовывать ответвления седьмого-восьмого (ель, береза) порядков. Интенсивность разветвленности может увеличиваться не только за счет образования корней более высоких порядков, но также и в результате возникновения на хорошо развитых корнях ответвлений относительно низкого порядка. Количество ответвлений в корневой системе дерева может достигать значительных величин.

**П р и м е р.** При полной отмывке учтено в корневой системе 24-летнего дуба черешчатого 2351 скелетное ответвление, у 27-летней сосны обыкновенной 3184, у березы повислой 27-летнего возраста 22 255. Интенсивность разветвленности меняется с возрастом. Так, у дуба черешчатого в 10-летнем возрасте было только 925 ответвлений, что составляет около 40 % их количества в 27-летнем возрасте. Увеличение ответвлений в этом возрастном периоде в большей степени проявилось за счет корней более высоких порядков ветвления. Так, количество корней с первого по четвертый порядок ветвления за 17 лет увеличилось соответственно в 2,2; 3,5; 3,6; 4,8 раза.

Количество ответвлений соответствующих порядков не всегда точно и объективно характеризует долевое участие ответвлений в корневой системе. Здесь имеет значение также интенсивность последующего роста каждого появившегося ответвления. Так, на одних корнях может быть большее количество коротких ответвлений, а на других их меньше по количеству, но они более длинные. Для того чтобы учесть это обстоятельство при сравнительной оценке интенсивности разветвленности корней, вводится показатель, представляющий отношения суммарной протяженности данного материнского корня  $L$  с его дочерними ответвлениями всех порядков ветвления  $l_n$  к длине материнского корня. Этот показатель называется коэффициентом ветвистости (разветвленности) корня ( $K_B$ ), т. е.

$$K_B = \frac{L + \sum l_n}{L}. \quad (1)$$

При таком определении  $K_B$  корня, не имеющего ответвлений, равен 1,0.

Каждая корневая система дерева состоит из совокупности корней различной степени разветвленности, однако средние показатели  $K_B$  являются определенными для каждой древесной породы и могут применяться для сравнительной оценки этого признака. В корневых систе-

мах древесных пород наиболее высокое относительное участие в общей протяженности корней имеют корни первого, второго и третьего порядков. В этой связи наиболее важным является определение  $K_B$  корней на уровне третьего порядка ветвления.

Каждая порода характеризуется определенной стабильностью  $K_B$  корней, в связи с чем возможно использование этого показателя в качестве сравнительной характеристики корней той или иной породы (табл. 3).

Следует различать относительный и абсолютный коэффициенты ветвистости. **Относительный коэффициент** — это показатель ветвистости, рассчитанный по протяженности корней, включая корни третьего порядка ветвления. Он удобен тем, что дает возможность сравнения корней в широком возрастном диапазоне. **Абсолютный коэффициент** ветвистости рассчитывается по общей протяженности корней, включающей имеющиеся ответвления всех более высоких порядков ветвления.

Для корневых систем деревьев свойственно постоянное образование корней первого порядка ветвления. В связи с этим в каждой корневой системе имеется определенное количество корней с  $K_B$  равным 1,0. С увеличением возраста количество таких корней уменьшается. В то же время, для деревьев одного возраста, но разных пород, количество неразветвленных корней первого порядка различно (у пород, которым свойственна способность более интенсивного ветвления таких корней меньше).

В соответствии с данными табл. 3 разработана шкала древесных пород по интенсивности разветвленности их корневых систем:

Порода	Относительный $K_B$	Группа разветвленности корней
Береза повислая . . . . .	17,2	Очень сильная разветвленность ( $K_B > 10,0$ )
Бук лесной . . . . .	12,2	
Ель европейская . . . . .	5,6	
Сосна обыкновенная . . . . .	2,5	Средняя разветвленность ( $K_B = 2,01-5,0$ )
Орех грецкий . . . . .	2,3	
Каштан съедобный . . . . .	2,1	
Липа крупнолистная . . . . .	2,2	
Клен остролистный . . . . .	1,8	Слабая разветвленность ( $K_B < 2,0$ )
Клен явор . . . . .	1,8	
Дуб черешчатый . . . . .	1,5	

Показатели разветвленности корневых систем, представленные выше, не дают оснований для установления существенных различий в интенсивности ветвления корней хвойных и лиственных пород. Как в той, так и в другой группе имеются породы, способные к интенсивному ветвлению и породы с относительно незначительной степенью разветвленности корней. Наименьшая интенсивность разветвленности корней хвойных —

### 3. Распределение корней древесных пород по степени их разветвленности

Возраст дерева, лет	Количество корней, имеющих относительный К <sub>В</sub>	Средний К <sub>В</sub>														
		1,0-2,0	2,1-3,0	3,1-4,0	4,1-5,0	5,1-6,0	6,1-7,0	7,1-8,0	8,1-9,0	9,1-10,0	10,1-15,0	15,1-20,0	20,0			
12	97	19	35	14	11	9	2	4	1	1	1	1	1	1	1	2,35
23	41	4	16	13	4	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2,70
41	23	2	6	7	4	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2,98
12	166	31	61	31	19	12	3	3	1	1	1	1	1	1	1	1,40
14	81	58	11	15	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1,46
16	90	32	45	13	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1,41
18	74	54	12	13	3	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1,44
10	41	—	11	13	4	1	2	4	1	1	1	1	1	2	2	5,35
14	25	—	2	10	5	4	1	1	1	1	1	1	1	1	1	5,65
10	91	29	28	19	7	3	—	1	1	1	3	—	—	—	—	2,13
12	58	8	24	17	7	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2,07
12	33	8	13	10	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1,83
27	60	—	—	4	3	—	4	2	4	1	1	1	13	7	21	17,18

у сосны обыкновенной, наибольшая — у ели европейской. У лиственных пород в группу с наивысшей степенью разветвленности входят береза повислая и бук лесной, с наименее интенсивным ветвлением — клены и дуб черешчатый. У древесных пород с уменьшением степени разветвленности увеличивается развитие корней вертикальной ориентации (дуб черешчатый, клены — по лиственным породам, сосна обыкновенная — по хвойным). Однако можно отметить то, что большое количество лиственных пород имеет значительно меньший  $K_B$ , чем хвойные.

Интенсивность разветвленности корней деревьев имеет непосредственное отношение к характеру размещения корневых систем в почвенном пространстве и влияет на концентрацию в нем корневой древесины.

**П р и м е р.** Допустим, что деревья двух сравниваемых пород имеют одинаковую протяженность скелетных корней — по 200 м и одинаковое количество корней первого порядка — по 10. Тогда у дерева породы, которой свойственна большая разветвленность, например  $K_B = 4,0$ , средняя длина корней первого порядка  $L = 5$  м по формуле (1), у деревьев с  $K_B = 2,0$  средняя длина корней первого порядка 10 м, а у деревьев с  $K_B = 1,0$  — 20 м. Отсюда видно, что при одинаковой общей протяженности скелетных корней породы с меньшим  $K_B$  имеют более длинные корни первого порядка, т. е. корневые системы у них более "раскидистые".

### 2.3. ВЛИЯНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ НА РОСТ КОРНЕЙ

Под ростом корней понимается увеличение их длины, диаметра (площади сечения), массы. Процессы роста характеризуются увеличением линейных и объемных размеров корня, количества боковых ответвлений, числа клеток в тканях корня, их структурных элементов и объема, сухой массы корня.

В процессе роста любого отдельно взятого корня происходят увеличение общей площади его сосущей поверхности, перемещение сосущей поверхности в новые зоны почвенной среды, постоянное омолаживание сосущей части корня и постоянная трансформация ее в зону вторичного строения.

Ростовые изменения по длине связаны с деятельностью первичной (апикальной) меристемы и проявляются в процессе растяжения вновь образовавшихся клеток в зоне растяжения сосущего и ростового корней. Рост по диаметру обеспечивается за счет деятельности вторичной меристемы, представленной камбием. Рост по длине и диаметру сопровождается соответствующим увеличением массы корня и величины его поверхности.

Так же, как и рост надземной части (стебля), интенсивность роста корня может быть выражена определенными показателями:

**абсолютная скорость роста  $K$**  — прирост за какой-либо конкретный отрезок времени, поделенный на его величину:

$$K = \frac{\omega_2 - \omega_1}{t_2 - t_1},$$

где  $\omega_2$  — исследуемый показатель роста в конце периода;  $\omega_1$  — то же в начале периода;  $t_2$  — время (минута, час, сутки) в конце периода;  $t_1$  — то же в начале периода;

**относительный рост**, выраженный в процентах к исходной исследуемой величине корня В:

$$B = \frac{(\omega_2 - \omega_1) 100}{\omega_1},$$

**удельная скорость роста**  $r$  — прирост в единицу времени, вычисляемый по формуле Блекмана:

$$r = \frac{\ln \frac{\omega_2}{\omega_1} + 2,3026}{t}.$$

Интенсивность роста корней обусловлена генетической структурой древесной породы и синхронна интенсивности роста всего древесного организма, т. е. она зависит от состояния надземной части дерева. Вместе с тем на рост корней оказывают непосредственное влияние факторы окружающей среды. Из всего комплекса факторов, определяющих интенсивность роста корня, наиболее выраженное влияние оказывают тепло, вода, наличие кислорода, химизм почвы, физические свойства почвы.

**Температура.** Рост корней может происходить только при определенном температурном диапазоне, определяемом показателем минимальной и максимальной температур. Диапазон между максимальной и минимальной температурами относительно незначителен. Например, минимальная температура, при которой начинается рост корней клена остролистного, составляет  $7^{\circ}\text{C}$ , а максимальная температура, при которой приостанавливается рост, —  $26^{\circ}\text{C}$ . У отдельных видов растений максимальная скорость роста корней сдвигается в сторону минимума или максимума температуры. Этот признак может служить одним из показателей, характеризующих холодостойкость растений. Для разных древесных пород эти показатели различны. Температурный оптимум расположен посередине интервала, т. е. в пределах  $15\text{--}19^{\circ}\text{C}$ . Вместе с тем жизнеспособность корней и в целом рост растений сохраняются даже при значительных отрицательных температурах. Предел максимальной температуры расположен около  $50^{\circ}\text{C}$ , при которой большинство растений погибает.

При замерзании почвы полностью прекращается рост корней всех древесных пород. Прекращение и начало роста корней коррелируют с процессом промерзания и оттаивания почвы.

Весной по мере прогревания почвы раньше трогаются в рост корни, расположенные ближе к поверхности. Осенью корни в более глубоких

горизонтах почвы продолжают свой рост значительно дольше, чем корни, расположенные ближе к поверхности.

Наблюдаемые у корней весенний и осенний максимумы роста связаны с формированием в эти периоды оптимального температурного уровня при достаточной влагообеспеченности.

**Вода.** В почве находится в различных видах: химически связанная вода, входящая в состав определенных соединений, составляющих твердую фазу почвы, грунтовая, гравитационная, капиллярно подвешенная, капиллярно подпертая, парообразная. Кроме того, вода может быть компонентом почвы в виде пленочной влаги — рыхло- и прочносвязанной. Корнедоступной считается та вода, у которой силы молекулярного взаимодействия с твердыми частицами почвы меньше всасывающей силы корня. Прочносвязанная пленочная и химически связанная вода не является корнедоступной. Химически связанная вода при внутрипочвенном выветривании минералов переходит в ту или иную из перечисленных форм и может в конечном счете быть усвоенной растениями.

Абсолютное количество воды, присутствующей в почве, не может быть показателем, характеризующим жизнеобеспеченность растений.

Увеличение в почве глинистых и илистых частиц повышает количество связанной, труднодоступной и недоступной для растений влаги, а уменьшение содержания этих мельчайших частиц приводит к понижению влагоемкости почвы, т. е. вызывает быструю и непродуктивную потерю влаги почвой. Сосущая сила корней сосны, дуба, ясеня, клена остролистного составляет 4,2—10,9 атм, сосущая сила почвы при влажности завядания около 15 атм, а при влажности, соответствующей максимальной гигроскопичности, около 50 атм. Таким образом, возможности использования корнями почвенной влаги ограничены ее количеством, значительно превышающим наличие влаги при влажности завядания. Следовательно, места скопления в почве доступной для растений влаги могут являться фактором, определяющим направление роста корней и степень их развития.

Избыток воды снижает содержание воздуха в почве, что ухудшает условия роста корней, а при определенных нормах делает его невозможным. В любом типе почв граница зоны избыточной влажности является границей распространения корней.

**Кислород.** Вода и почвенный воздух в определенном смысле являются антагонистами: больше воды в почве — меньше воздуха, и наоборот. В составе почвенного воздуха присутствует значительное количество элементов соединений, оказывающих положительное или отрицательное влияние на состояние корней. Наиболее необходимым для нормальной жизнедеятельности корней является кислород. Зеленые растения являются аэробными организмами, т. е. организмами, для жизнедеятельности которых необходим молекулярный кислород. Для наземной части абсолютного большинства зеленых растений 21 % кислорода,



содержащегося в газовой среде атмосферы, является в некоторой степени избыточным. Оптимальная для роста большинства видов растений концентрация кислорода в воздухе  $< 21$  %. Потребность в кислороде у различных видов растений различная. Оригинальным в этой связи является рис, для молодых растений которого оптимальная концентрация кислорода составляет всего 3 %. Высокая активность ростовых процессов не коррелирует с усиленным потреблением данной тканью кислорода. Например, активно делящиеся клетки меристемы затрачивают на дыхание значительно меньше кислорода, чем соседние неделяющиеся клетки.

Уменьшение доступа кислорода к корневым окончаниям вызывает торможение и остановку их роста и отрицательно сказывается на образовании корневых волосков. При полном отсутствии кислорода корни не растут, а корневые волоски не образуются. Даже относительно кратковременное (30 мин) кислородное голодание приводит к необратимым изменениям в эпиглеме корня, в результате которых при последующем восстановлении содержания кислорода в почвенном воздухе корневые волоски не образуются.

Ухудшение воздушного режима резко снижает интенсивность образования и роста поглощающих корней, приводит к уменьшению их общей протяженности и поглощающей поверхности.

Атмосферный воздух содержит азота 78,10 %, кислорода 20,9, благородных газов 0,97 и углекислоты 0,03 %. Содержание кислорода в почвенном воздухе незначительно отличается от атмосферного, однако углекислоты в нем значительно больше. Это результат дыхания корней и жизнедеятельности микроорганизмов. Поверхность почвы летом ежедневно выделяет 3–10 л, или 6–20 г, углекислоты на 1 мг. Содержание ее в почвенном воздухе во многом зависит от характера растительного покрова, температурного режима, влажности. Так, в почвенном воздухе мощных черноземов под лесом углекислота составляет 0,5–1,7 %, под целинной степной растительностью 0,4–1,1, на паровых площадях 0,3–1,0 %. Таким образом, в обычных условиях содержание кислорода в почвенном воздухе на протяжении вегетационного периода не может быть причиной, ухудшающей рост корней. Только в условиях заболачивания, когда существенно изменяется состав почвенного воздуха (снижается его присутствие в почве), корни растений страдают от кислородного голодания.

Зависимость роста и жизнедеятельности корней от содержания кислорода в почвенном воздухе изучена недостаточно, однако установлено, что потребность в кислороде у корней значительно выше, чем у надземных частей растений. В атмосфере снижение парциального давления кислорода ниже оптимального уровня сдерживает рост корней в гораздо большей степени, чем рост стеблей. В почвенном воздухе в осенне-зимний и ранневесенний периоды содержание кислорода понижается. Недос-

таток кислорода в эти периоды может отрицательно сказываться на росте корней.

**ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И ТИП ПОЧВЫ.** Химический состав почвы можно классифицировать в двух аспектах: плодородие почвы, содержание элементов и соединений, ингибирующие действующих на рост корней.

Концентрация химических элементов, необходимых и доступных для питания растений, не может не оказывать влияния на рост и развитие корневых систем. Наличие сравнительно более плодородных слоев в глубине почвы (например, погребенные почвы) вызывает ярусность в размещении корней. На богатых почвах образуется более мочковатая корневая система, на бедных — более интенсивное ветвление наблюдается в местах скопления гумуса. Внесение минеральных удобрений вызывает соответствующую реакцию в росте корней, увеличивая их общую биомассу и биомассу тонких корней. Однако чрезмерное внесение в почву минеральных удобрений приводит к угнетению растений, особенно корней, а при очень большой концентрации наступает их отмирание.

Наличие в почве зон с более высоким содержанием питательных веществ и влаги также приводит (в соответствующих почвенных условиях) к ярусному расположению корней. Обычно участки и зоны почвы с повышенным содержанием питательных веществ в виде гумуса и органических остатков, находящихся в процессе минерализации, обладают несколько меньшей плотностью по сравнению с окружающими участками. Такие места более благоприятны для развития корней. При полойном их расположении образуется соответствующая ярусность в строении корневых систем.

Неблагоприятное сочетание химических элементов может угнетающе влиять на рост корневых систем, а иногда и препятствовать их росту. Наличие в почве легкорастворимых солей, таких как сульфаты натрия и магния, хлориды кальция, магния и натрия, нитраты кальция, магния и натрия, даже в небольшой их концентрации отрицательно воздействует на развитие корневых систем древесных растений. Наиболее вредны нормальная сода, сульфат магния и все хлориды.

**ФИЗИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА ПОЧВЫ.** Рыхлая, дисперсная структура почвы предопределяет наличие в ней свободных пространств, занимаемых корнем в процессе роста. Дисперсность и другие свойства почвы обуславливают также наличие в почве влаги в различных ее формах, воздуха, мельчайших минеральных и органических частиц, которые во взаимодействии с кислотами, углекислым газом и другими соединениями, превращаясь в водные растворы, усваиваются растениями. Важным фактором, оказывающим влияние на формирование корневых систем, является размер частиц — продуктов выветривания горной породы, составляющих твердую фазу почвы.

Преобладание в почве сравнительно крупных частиц делает ее практически более проницаемой для корня. Малое содержание мелких гли-

нистых и илистых частиц в легких почвах становится причиной менее интенсивного выделения в почвенный раствор химических элементов, что делает почвы более бедными. Преобладание мелких глинистых и илистых частиц размером менее 0,001 мм увеличивает трофность почвы. Однако мельчайшие частицы значительно плотнее соприкасаются друг с другом, что повышает плотность почвы, уменьшает ее порозность и увеличивает механическое сопротивление, оказываемое корню почвой. Глинистые и илистые частицы иногда скрепляются гидроокисью железа, а иногда, в более глубоких слоях почвы, вновь образуются сами из окислов кремния, алюминия, железа, магния, калия. В зонах, где это происходит, значительно возрастает плотность почвы, что может стать серьезным препятствием для роста корня. Это свойственно, например, оподзоленным почвам с наличием горизонта ортштейна.

Горизонты уплотненной почвы могут формироваться не только при подзолообразовательном процессе. У южных черноземов такой горизонт образуется в результате отложения карбонатов, обычно в виде "белоглазки". На почвах с высоким уровнем грунтовых вод могут образовываться уплотненные глееватые прослойки.

При плотности почвы 1,4–1,5 г/см<sup>3</sup> рост корней приостанавливается.

В условиях тяжелых почв большое влияние на формирование корневых систем оказывает неравномерное уплотнение почвы. Естественная монолитность почвы, формирующаяся под влиянием силы тяжести и ее физико-химических свойств, нарушается наличием ходов землеройных животных, червей, старых корней, различного рода трещин, вследствие чего образуются зоны менее плотной структуры. В процессе роста корни активно используют эти зоны — био-, ризо- и архитектонику почвы. В отличие от песчаных, тяжелые почвы образуют значительно более крупную и глубоко идущую сеть микроучастков пониженной плотности, что облегчает проникновение корней на большую глубину.

Сравнительная интенсивность роста корней в связи с типом почвы (условия Западной лесостепи) приведена в табл. 4. Это данные для деревьев лучшего роста насаждений одинаковых возрастных групп — 12–14 лет и 23–24 года. Как видно из таблицы, различие в плодородии почвы значительно влияет на интенсивность роста как горизонтальных, так и стержневых корней. Изменение интенсивности роста скелетных корней в связи с почвенными условиями вызывает соответствующие изменения в процессе и конечных результатах их формирования.

Под влиянием почвенных условий изменяется соотношение интенсивности роста стержневых и горизонтальных корней: для сосны в пределах 0,5–1,0, для дуба 0,5–2,6. Данные таблицы позволяют сделать вывод о наличии существенного различия в интенсивности роста стержневых и горизонтальных корней у сосны и дуба. На дерново-подзолистых почвах у дуба в 14-летнем возрасте рассматриваемое соотношение в 2,5–3 раза больше, чем у сосны. С ухудшением почвенных условий

#### 4. Интенсивность роста корней в зависимости от почвенных условий

Возраст, лет	Тип почвы	Среднегодовой прирост				Отношение скорости роста стержневого корня к скорости роста среднего горизонтального
		общей длины скелетных корней, м	среднего корня первого ряда, см	наиболее длинного корня первого порядка, см	стержневого корня, см	
<i>Сосна обыкновенная</i>						
12	Среднедерново-слабоподзолистая супесчаная	4,2	16,3	27,1	14,6	0,9
14	Сильнодерново-слабоподзолистая, супесчаная	11,6	35,3	54,7	35,1	1,0
23	Слабодерново-слабоподзолистая, супесчаная	6,0	17,1	36,1	11,4	0,7
24	Среднедерново-слабоподзолистая, супесчаная	8,8	32,5	41,8	16,9	0,5
<i>Дуб черешчатый</i>						
18	Чернозем обыкновенный малогумусный	11,9	15,9	26,1	28,6	1,8
9	Чернозем обыкновенный деградированный	7,2	32,2	47,6	18,5	0,6
16	То же	6,6	23,3	33,1	11,4	0,5
19	"	5,6	21,0	25,3	9,8	0,5
10	Серые лесные	6,3	39,7	47,8	48,2	1,2
14	Дерново-подзолистые	1,8	4,4	19,8	10,6	2,6
14	То же	2,0	5,4	10,5	13,9	2,5

соотношение интенсивности роста стержневых и горизонтальных корней увеличивается, интенсивность роста горизонтальных корней при этом снижается в большей степени, чем стержневых. В конечном результате под влиянием особенностей почвенной среды формируется соответствующая структура корневой системы.

#### 2.4. ОСОБЕННОСТИ РОСТА КОРНЕЙ ПО ДЛИНЕ И ДИАМЕТРУ

Наличие стержневого корня присуще всем древесным породам, однако интенсивность и продолжительность его развития, обусловленные генетическими особенностями, у отдельных пород могут существенно отличаться. Например, в благоприятных условиях на обыкновенных черноземах с относительно достаточным увлажнением глубина проникновения стержневого корня у дуба черешчатого к 40-летнему возрасту может достигать 6–8 м, в оптимальных условиях роста стерж-

новые корни сосны достигают 4,5—5,0 м. Стержневой корень ели хорошо выражен только до 2—3-летнего возраста, достигая глубины 30—80 см, затем его рост прекращается, он обрастает массой корневой древесины, продуцируемой горизонтальными корнями первого порядка ветвления.

Оптимальная глубина проникновения стержневых корней может значительно изменяться в меньшую или большую сторону под влиянием почвенно-гидрологических условий. При непромывном режиме почвы, в условиях глубокого залегания грунтовых вод, когда водоснабжение растений обеспечивается только за счет атмосферных осадков, глубина проникновения стержневого корня у всех древесных пород снижается.

При недостаточном количестве атмосферных осадков под влиянием капиллярно подпертой влаги, образующейся над уровнем грунтовых вод, стержневой корень может проникать на значительно большую глубину, чем в условиях оптимальной влагообеспеченности. При высоком залегании грунтовых вод глубина проникновения стержневых корней ограничивается глубиной их уровня. При этом может быть несколько вариантов влияния уровня грунтовых вод на стержневой корень. Если уровень грунтовых вод повысился в возрасте древостоя, когда стержневые корни деревьев уже сформировались, произойдет отмирание соответствующей части корней, что отрицательно отразится на состоянии отдельных деревьев и древостоев в целом. Степень такого отрицательного влияния будет тем больше, чем выше уровень поднятия грунтовых вод и чем больше возраст деревьев. В случае, когда высокий уровень грунтовых вод является стабильным, стержневой корень, достигнув соответствующей глубины, может изменить вертикальное направление роста на горизонтальное, образуя в слое почвы, вышележащем над зеркалом грунтовых вод, интенсивные разветвления, характеризуемые иногда как второй ярус корней.

Иногда уровень грунтовых вод может периодически подниматься и опускаться. При достаточно продолжительной амплитуде таких колебаний наблюдается явление, когда в период понижения грунтовых вод корни деревьев осваивают более глубокие горизонты почвы, а затем, в период поднятия уровня вод, эта часть корней отмирает.

У всех древесных пород интенсивность роста стержневого корня с возрастом меняется.

Например, у сосны обыкновенной в зависимости от группы роста средний прирост стержневого корня по длине составил в период 1—12-летнего возраста 8,3—14,6 см; 13—24-летнего — 10,4—17,5; 25—36-летнего возраста — 4,1—3,7 см.

Глубина проникновения корней в почву обеспечивается за счет постояннодействующего фактора, каким являются внутрибиологические генетически обусловленные особенности древесных пород, а также за счет комплексного влияния факторов, составляющих почвенно-гидрологические условия.

По генетически обусловленной глубине проникновения корневых систем древесные породы распределяются по группам:

Группа	Порода	Глубина проникновения корней в почву, см
Породы с очень глубоким проникновением корней в почву (более 500 см)	Дуб черешчатый	600
	Клен явор	510
Породы с глубоким проникновением корней в почву (301–500 см)	Сосна обыкновенная	400
	Ель сибирская	400
Породы среднеглубокого проникновения корней в почву (151–300 см)	Клен остролистый	300
	Каштан съедобный	300
	Орех грецкий	280
	Бук европейский	240
Породы с неглубоким проникновением корней в почву (60–150 см)	Пихта белая	130
	Береза повислая	115
	Липа крупнолистная	80
Породы поверхностного укоренения (менее 60 см)	Ель европейская	20–30

Интенсивный рост корней горизонтальной ориентации начинается после того, как стержневой корень достигает определенной для каждой древесной породы и данных почвенно-грунтовых условий глубины и развития.

Для горизонтальных корней различных групп деревьев, так же как и для стержневого корня, присущи возрастные изменения интенсивности прироста по длине (табл. 5).

Средний периодический прирост по длине горизонтальных корней первого порядка имеет свое наивысшее значение в 12–24-летнем возрасте. Средний прирост по длине достигает максимума в возрасте 24 лет. В 41-летних насаждениях средний прирост наиболее развитого горизонтального корня первого порядка составляет всего 24, 21 и 20 см для соответственно деревьев лучшей, средней и отстающей групп роста. Эти показатели говорят о том, что в период 31–40-летнего возраста текущий прирост в длину скелетных корней первого порядка прекращается (рис. 7). Аналогичные изменения интенсивности роста корней с возрастом наблюдаются также и у других древесных пород.

Другим существенным аспектом в характеристике особенностей роста горизонтальных корней первого порядка является то, что каждой древесной породе генетически свойственна своя скорость прироста в длину в одинаковых условиях почвенно-гидрологического режима. На серых лесных почвах (Западная лесостепь) большой интенсивностью роста в длину обладают горизонтальные корни сосны обыкновенной в 12-летнем возрасте. Наиболее интенсивный рост стержневых корней зафиксирован у дуба черешчатого.

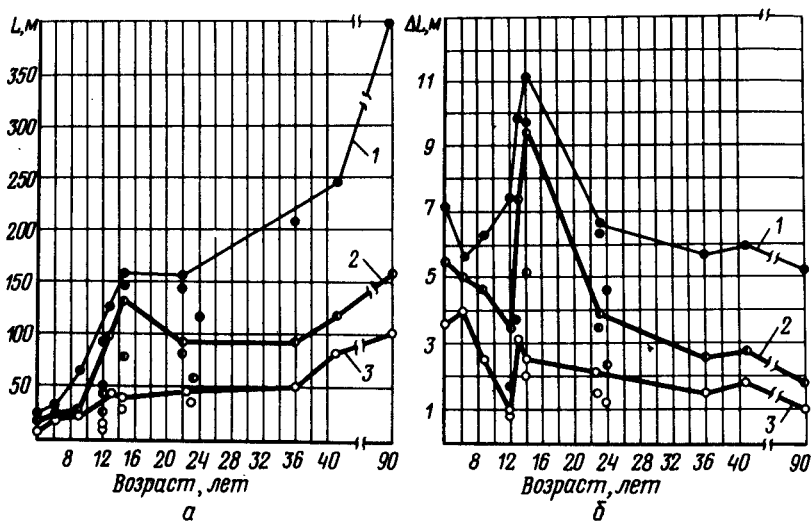


Рис. 7. Возрастная динамика прироста суммарной длины скелетных корней сосны обыкновенной (а) и ее текущего прироста (б): 1, 2 и 3 — деревья лучшие, средние и отстающие

#### 5. Среднегодовой прирост по длине (см) горизонтальных корней первого порядка у сосны обыкновенной

Возраст, лет	Длина самого крупного корня (м) у группы деревьев			За весь возрастной период у группы деревьев			За последний 12-летний период у группы деревьев		
	лучшей	средней	отстающей	лучшей	средней	отстающей	лучшей	средней	отстающей
12	3,25	2,75	2,00	27	23	17	27	23	17
24	10,24	7,00	5,75	42	29	24	56	35	31
36	12,00	10,25	7,25	33	28	20	25	27	12

Большой интенсивностью роста в длину обладают горизонтальные корни сосны обыкновенной, их средний прирост по длине составляет 34,1 см. У дуба черешчатого и липы крупнолистной он составляет соответственно 28,9 и 21,7 см. Однако средний прирост по длине стержневого корня у дуба черешчатого почти в 2,8 раза больше, чем у сосны, и в 2,6 раза больше, чем у липы (соответственно 17,5; 6,3 и 6,7 см).

На показатели интенсивности роста корней, обусловленные биологическими особенностями породы, существенное влияние оказывают почвенные условия, что будет рассмотрено в дальнейшем.

Вертикальные ответвления от горизонтальных корней появляются тогда, когда скелетные горизонтальные корни достигают соответствующей величины. Возраст появления первых ответвлений вертикальной ориентации у различных пород различен, он также в определенной мере зависит от почвенных условий, густоты насаждения и положения дерева в насаждении. Например, на дерново-подзолистых почвах Западной лесостепи в 14-летнем возрасте в смешанных насаждениях с составом БС4Д у дуба черешчатого вертикальные ответвления отсутствуют, в то время как у сосны обыкновенной они составляют заметное относительное участие (табл. 6).

При увеличении до определенной степени густоты насаждения активизируется образование вертикальных ответвлений. Обычно у деревьев лучшего роста они возникают быстрее и в большем количестве.

На черноземах обыкновенных у дуба черешчатого в 10-летнем возрасте вертикальные ответвления отсутствуют. В культурах 18-летнего возраста у дерева лучшего роста (диаметр ствола 8,9 см, высота 7,0 м) суммарная длина скелетных корней составляет 215 м, из них стержневые корни со своими ответвлениями 17,8 %, вертикальные ответвления от горизонтальных корней 19,8 %, а у отстающего в росте дерева (диаметр ствола 3,1 см, высота 3,8 м) общая длина корней 36 м, из них на группу стержневых корней приходится 20,4 %. Вертикальные ответвления от горизонтальных корней отсутствуют.

**6. Распределение корней сосны и дуба по категориям на дерново-подзолистых почвах**

Густота культур, тыс/га	Характеристика модельных деревьев, м		Общая длина скелетных корней, м	Стержневые корни, %	Горизонтальные корни, %	Вертикальные ответвления от горизонтальных корней, %
	высота	диаметр				
<i>Дуб черешчатый</i>						
6,5	5,6	6,2	27,5	16,4	83,6	—
	3,9	4,3	22,3	13,9	86,1	—
	2,7	1,7	14,0	12,2	87,8	—
10,0	5,8	6,0	25,2	28,1	61,9	—
	4,4	4,0	19,4	34,5	65,5	—
	1,6	1,6	12,4	24,2	75,8	—
<i>Сосна обыкновенная</i>						
6,5	6,7	11,5	171,2	10,1	80,0	9,9
	6,0	9,0	138,7	5,3	88,5	6,2
	5,3	5,9	42,8	16,2	83,8	—
10,0	7,9	11,3	162,7	3,1	71,6	23,5
	7,9	7,0	78,8	5,5	68,8	25,7
	7,0	5,5	32,8	14,9	72,9	12,2



Существует определенная зависимость количества вертикальных ответвлений от величины горизонтального корня. У сосны обыкновенной на каждые 100 м скелетных горизонтальных корней приходится 33—34 вертикальных ответвления.

Интенсивность роста вертикальных ответвлений такая же, как и стержневых. Однако морфологические и физиологические особенности вертикальных ответвлений предполагают возникновение их во времени значительно позднее, чем возникновение и развитие стержневых корней. В отличие от последних, вертикальные ответвления могут возникать на протяжении всей жизни дерева как образования от горизонтальных корней первого, второго и последующих порядков ветвления. В связи с этим периоды роста стержневых корней и вертикальных ответвлений по интенсивности во времени не совпадают. Стержневой корень может находиться в периоде интенсивного роста, а соответствующее вертикальное ответвление только начинать свой рост, или же стержневой корень может заканчивать период интенсивного роста в глубину, а вертикальное ответвление в это время проходит период наиболее интенсивного роста.

Конечным результатом развития вертикальных ответвлений на почвах, оптимальных для развития данной древесной породы, является достижение ими предельной глубины проникновения стержневого корня. При этом, образуясь на всех скелетных корнях горизонтальной ориентации по всей их длине, вертикальные ответвления способствуют освоению всей толщи корнедоступного слоя почвы по всей зоне расположения горизонтальных корней.

В почвенно-гидрологических условиях, характеризующихся наличием определенных препятствий для роста корней вертикальной ориентации (наличие уплотненных прослоек в виде линз и плит ортштейна, оглеенность подстилающих пород, уплотнения, вызванные выпадением карбонатов, и пр.), вертикальные ответвления в силу их большого количества и разбросанности по площади, занимаемой горизонтальными корнями, могут активнее, чем стержневые корни, использовать для своего развития архи-, ризо- и биотектонику почвы. Попадая в менее плотные и более богатые питательными веществами полости почвы, образованные корнями отмерших растений, кротовинами, в трещины уплотненных горизонтов, вертикальные ответвления резко увеличивают интенсивность роста в глубину, обгоняют по длине стержневой корень и занимают лидирующее положение в корневой системе.

С возрастом вертикальные ответвления достигают предельной, генетически обусловленной глубины проникновения. В период, когда прирост по длине горизонтальных корней первого порядка снизится до минимума, а основное количество вертикальных ответвлений достигнет предельной глубины проникновения, практически заканчивается освоение деревом жизненного пространства. С этого возраста у сосны

I класса бонитета (50–60 лет) увеличение потребления питательных веществ и влаги из почвы может происходить только за счет более интенсивной эксплуатации занятого почвенного пространства, что обеспечивается появлением молодых корней более низкого (второго, третьего) и более высокого (пятого, шестого) порядков ветвления на корнях горизонтальной и вертикальной ориентаций. Наибольшая насыщенность корнями при этом наблюдается в зоне, близкой к стержневому корню, где в результате этого происходит массовое отрастание корней деревьев. В периферийных зонах корневой системы формируется меньшее насыщение почвы корнями, и жизненное почвенное пространство здесь может использоваться корневыми системами нескольких соседних деревьев.

Интенсивность развития вертикальных ответвлений от горизонтальных корней у различных древесных пород определяется отношением общей длины вертикальных ответвлений к общей длине всех скелетных корней:

Оценка развития вертикальных ответвлений	Древесная порода	Относительное участие вертикальных ответвлений в общей длине скелетных корней
Интенсивная (более 15,0 %)	Сосна обыкновенная	31,9
	Орех грецкий	20,2
	Каштан съедобный	15,8
Средняя (5,1–15,0 %)	Липа крупнолистная	11,5
	Ель европейская	10,7
	Дуб черешчатый	8,5
Слабая (до 5,0 %)	Береза повислая	1,9
	Клен явор	1,1
	Бук лесной	0,8
	Пихта белая	—

Накопление (прирост) корневой древесины, аналогично накоплению стволовой древесины, происходит в результате прироста корня по длине и по диаметру (соответственно увеличивается площадь сечения корня).

В характере прироста по диаметру основного (стержневого) корня наблюдаются закономерности, аналогичные закономерностям прироста ствола. Это дает возможность для определения площади сечения основных корней использовать, как и для стволов, формулу круга с предварительным измерением диаметров в двух направлениях.

Более сложная форма присуща сечению корней первого порядка у их основания, т. е. в месте прикрепления к основному корню. Это связано с неодинаковой величиной прироста диаметра корня в вертикальном и горизонтальном направлениях. Прирост корня по вертикальному направлению значительно больше, чем по горизонтальному. В молодом возрасте это различие незначительно, однако уже к 9–14-летнему возрасту у

сосны обыкновенной превышение вертикального диаметра над горизонтальным может составлять до 250 %.

В связи с особенностями роста корней горизонтальной ориентации по диаметру горизонтальные корни первого порядка уже в молодом возрасте имеют эллипсовидное строение. Площадь сечения таких корней (как уже указывалось) можно определять по формуле круга по среднему радиусу, а более точно — по формуле эллипса.

В определенных условиях уже к 20–30-летнему возрасту формируется не эллипсовидное, а доскообразное сечение корня. При таком сечении вертикальные стороны корня на значительном по сравнению с поперечным диаметром расстоянии располагаются почти параллельно.

Одной из особенностей роста корней по вертикальному диаметру является то, что рост от анатомической оси корня вниз идет значительно медленнее, чем по оси вверх. В связи с этим годовые кольца прироста древесины размещаются более плотно в нижней части от оси корня и более рыхло в верхней части.

Абсолютная величина прироста годовых колец корней в молодом возрасте может быть довольно значительной — до 8 мм.

## 2.5. СООТНОШЕНИЕ ДИАМЕТРА И ДЛИНЫ

В природе процессы роста корня по диаметру и длине, образование и рост ответвлений происходят одновременно. Это означает, что увеличение диаметра сопровождается увеличением длины материнского корня, появлением новых и удлинением старых, ранее возникших ответвлений. Это приводит к увеличению суммарной длины корня. Вместе с тем формирование ответвлений ведет к изменению соотношения длины собственно материнского корня и суммарной длины его ответвлений, т. е. изменяется показатель разветвленности корня.

В этой связи с позиций биологии дерева и его корневой системы представляет интерес ряд вопросов, относящихся к соотношению диаметра и указанных морфологических параметров корня.

Представляет интерес также характер сбежистости корня. Ведь при одном и том же диаметре он может быть или длиннее, или короче, т. е. корни могут быть более или менее шнуровидными. Такие закономерности могут быть одинаковыми для всех древесных пород, но могут быть и различными.

Морфология корней характеризуется:

зависимостью между диаметром  $d$  и длиной стержневых (материнских) корней  $l$ ;

зависимостью между диаметром и суммарной длиной материнского корня и всех его ответвлений  $L$ ;

интенсивностью сбежистости корня, выраженной через коэффициенты формы или интегрированно через коэффициент объема корня.

Каждому виду растений свойственны специфические наследственные признаки, определяющие скорость роста, характер накопления и отложения корневой древесины, скорость и количественную интенсивность образования новых ответвлений. Эти морфологические признаки у древесных пород существенно отличаются.

Общими для всех видов древесной растительности являются:

наличие корреляционной взаимосвязи между диаметром и длиной материнского корня;

наличие корреляционной связи между диаметром и суммарной длиной материнского корня со всеми его ответвлениями;

разная теснота связи в указанных зависимостях;

изменения сбежистости корней с увеличением порядков ветвления.

Специфическими для каждой древесной породы являются показатели тесноты связи.

Теснота связи между диаметром и длиной материнского корня  $\lambda$  у сосны характеризуется коэффициентом корреляции  $r = 0,43-0,63$ , у дуба она существенно выше —  $r = 0,83-0,90$ . Теснота связи между диаметром и суммарной длиной, включающей длину материнского корня и длину всех его ответвлений  $L$ , и у сосны, и у дуба выше, чем теснота связи диаметра и длины материнского корня. Коэффициенты корреляции между этими элементами имеют значения у сосны  $r = 0,82-0,97$ , у дуба  $r = 0,79-0,91$ .

Значения коэффициентов корреляции и корреляционные отношения свидетельствуют о наличии прямой прямолинейной связи между диаметром и длиной корня. Эта связь для диаметра ( $d > 6$  мм) и суммарной длины корня с ответвлениями ( $L$ , м) для сосны обыкновенной выражается уравнением прямой линии

$$L = 0,49 d - 2,04.$$

Между диаметром ствола ( $D$  см) на высоте 1,3 м и суммарной длиной корней дерева ( $L$ , м) существует криволинейная связь. Она аппроксимируется уравнениями параболы второго порядка для пород:

$$\text{сосна } L_c = 37,4 + 1,42 D + 25,1D^2,$$

$$\text{дуб } L_d = 94,4 - 43,6 D + 7,9D^2,$$

$$\text{ель } L_e = 48,8 + 9,9 D + 1,3D^2.$$

**Форма корней** является одной из биометрических характеристик, отражающих генетические особенности данной породы. Характеристикой данной формы корней служат **коэффициенты формы**, представляющие отношение диаметров на относительных длинах корней к диаметру у его основания. Установлено, что коэффициенты формы корней не зависят

от возраста дерева и лесорастительных условий. Однако у разных древесных пород они имеют существенное различие (табл. 7).

Варьирование коэффициента формы (С) значительно у всех древесных пород, и только у корней каштана съедобного его максимальное значение составляет  $\pm 5,4$  %. С увеличением относительной длины корня коэффициент вариации коэффициентов формы увеличивается. Это означает, что окончания корней могут быть довольно разнообразными по толщине. Это особенно относится к сосне и дубу, где коэффициент вариации достигает 74,7 и 64,7 %.

У большинства лиственных пород показатели коэффициентов формы корней значительно больше, чем у хвойных. Однако у лиственных пород наблюдаются хорошо выраженные различия рассматриваемого показателя по видам. Наибольшие их значения у дуба черешчатого и наименьшие у березы повислой (рис. 8).

#### 7. Коэффициенты формы скелетных корней первого порядка ветвления

Порода	Относительная длина корней				
	0,1	0,2	0,5	0,7	0,9
Сосна обыкновенная	55,4 $\pm$ 1,15	37,2 $\pm$ 1,03	20,8 $\pm$ 0,75	14,0 $\pm$ 0,58	8,3 $\pm$ 0,45
Ель европейская	63,6 $\pm$ 1,60	34,2 $\pm$ 1,32	24,8 $\pm$ 0,78	12,9 $\pm$ 0,42	6,4 $\pm$ 0,34
Дуб черешчатый	72,4 $\pm$ 0,55	56,2 $\pm$ 0,63	29,8 $\pm$ 0,54	16,7 $\pm$ 0,40	7,4 $\pm$ 0,30
Каштан съедобный	70,0 $\pm$ 0,14	53,7 $\pm$ 0,15	34,9 $\pm$ 0,15	24,0 $\pm$ 0,12	15,3 $\pm$ 0,09
Липа крупнолистная	65,7 $\pm$ 1,57	47,2 $\pm$ 1,70	33,0 $\pm$ 1,80	22,0 $\pm$ 1,27	10,4 $\pm$ 0,60
Береза повислая	52,3 $\pm$ 1,30	40,6 $\pm$ 1,23	21,6 $\pm$ 0,93	14,8 $\pm$ 0,56	9,5 $\pm$ 0,44
Клен остролистный	66,9 $\pm$ 1,24	45,6 $\pm$ 1,20	27,1 $\pm$ 0,72	15,9 $\pm$ 1,10	9,4 $\pm$ 0,32

Коэффициенты формы изменяются с увеличением порядка скелетных корней. На примере сосны обыкновенной видно, что с увеличением порядка корней коэффициенты формы на всех относительных длинах корня увеличиваются (рис. 9).

Основное относительное участие запаса древесины корня сконцентрировано в отрезке, равном 0,2 его относительной длины, где оно составляет 56,6—74,8 % в зависимости от породы дерева. Также в зависимости от породы объем первой половины корня составляет 85,9—91,7 %, а вторая половина его длины представляет соответственно 8,3—14,1 %. Отношение фактического объема корня ( $v_k$ ) к объему цилиндра с основанием, равным площади сечения корня у его основания ( $v_u$ ), представляет коэффициент объема корня ( $f_k$ ), по своей сущности аналогичный видовому числу ствола,

$$f_k = \frac{v_k}{v_u}$$

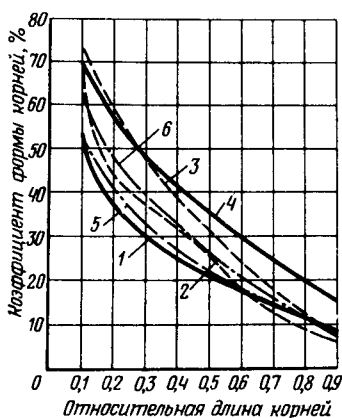


Рис. 8. Коэффициенты формы корней первого порядка:  
1 — сосна, 2 — ель, 3 — дуб, 4 — каштан, 5 — липа, 6 — береза

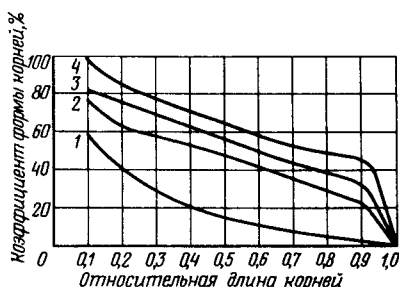


Рис. 9. Коэффициенты формы корней различных порядков (с первого по четвертый) ветвления у сосны обыкновенной

Обобщенные видовые числа корней древесных пород распределяются по степени уменьшения следующим образом: каштан съедобный — 0,1943, дуб черешчатый — 0,1851, липа крупнолистная — 0,1701, клен остролистный — 0,1534, ель европейская — 0,1392, береза повислая — 0,1183, сосна обыкновенная — 0,1158.

Видовые числа увеличиваются с повышением порядка корня. Так, у сосны в 90-летнем возрасте видовые числа соответствующих порядков горизонтальных корней составили:  $f_1 = 0,1101$ ,  $f_2 = 0,2711$ ,  $f_3 = 0,3401$ ,  $f_4 = 0,4430$ .

### Контрольные вопросы

1. Как классифицируются корни по порядкам ветвления?
2. Что представляют собой сосущие и ростовые корни?
3. Что такое корневая мочка?
4. Как происходит ветвление корней?
5. Как характеризуется разветвленность корневых систем различных древесных пород?
6. Влияние температуры, наличия воды и кислорода, плотности почвы на рост корней.
7. Особенности роста стержневых корней.
8. Особенности роста горизонтальных корней и их вертикальных ответвлений.
9. Особенности роста корней по диаметру.
10. Характер взаимосвязи между диаметром и длиной корней.
11. Как определяются коэффициенты формы и коэффициенты объема корня, их лесоводственно-биологическое значение?

## Глава 3 РЕГЕНЕРАЦИЯ И СРАСТАНИЕ КОРНЕЙ

### 3.1. МЕХАНИЗМ РЕГЕНЕРАЦИИ КОРНЕЙ ДЕРЕВЬЕВ

Регенерация корней — восстановление ими массы, длины, поверхности после повреждения определенной их части. Регенерация представляет собой одну из важнейших особенностей корней древесных пород, обеспечивающих их высокую биологическую устойчивость. Процесс регенерации включает спровоцированное повреждением корня образование и дальнейшее развитие более молодых корневых ответвлений на его неповрежденной части.

Возникновение новых корневых ответвлений может происходить из ткани каллюса, образующейся в зоне повреждения корня, или из спящих корневых зачатков, расположенных в его неповрежденных тканях. Механизм их образования здесь принципиально различен. В первом случае каллюс является порождением раневой меристемы, образующейся в результате деления и дифференциации живых клеток камбия в области поранения. В процессе дифференциации часть клеток приобретает свойство первичной первородной меристемы, некоторые клетки которой формируют группу инициальных клеток. Во втором случае рост корешка является результатом активизации жизнедеятельности уже существующих инициальных клеток. В естественных условиях этот механизм регенерации имеет преобладающее значение.

Способность к регенерации корней зависит от древесной породы и изменяется с возрастом дерева.

Многие древесные породы сохраняют регенерационную способность корней на протяжении долгого периода жизни. Образование новых корней при повреждении старых может быть у березы в 80 лет, липы мелколистной и лиственницы сибирской в 60, дуба черешчатого в 150 лет. С увеличением возраста дерева интенсивность этого процесса снижается. Значение имеет не только возраст дерева, но и возраст участка корня, на котором образуются новые ответвления. При изучении корней деревьев следует разграничивать процесс естественного ветвления корней, при котором возникновение новых корней происходит независимо от наличия повреждений на материнском корне, и собственно регенерации, когда возникновение новых корней стимулируется и происходит только под влиянием и в результате повреждения материнского корня. Механизмы регенерации, т. е. способы возникновения новых корней на поврежденном корне, у всех древесных пород одинаковы, однако первенствующее значение у каждой породы может иметь тот или другой способ — из каллюса, из ткани поврежденного корня в зоне, непосредственно прилегающей к месту повреждения, из тканей корня по всему оставшемуся неповрежденным участку и т. д.

Большое значение имеют сроки обрезки корней, т. е. время их механического повреждения на протяжении всего вегетационного периода. Наиболее эффективное корнеобразование корней у липы мелколистной из наплывов каллюса в месте среза происходит при весенней обрезке корней (28 апреля и 30 мая предыдущего года), а осенняя обрезка отличается наименьшей интенсивностью корневосстановления. Обрезка корневой системы деревьев (без их выкопки) до 50 % объема корней не ухудшает дальнейшего состояния деревьев, до 75 % — на несколько лет ослабляет рост надземной части.

**Регенерация корней деревьев на примере дуба черешчатого и сосны обыкновенной.** Различным древесным породам свойственны свои особенности по интенсивности и характеру регенерации корней после их повреждения. Эти особенности существенно зависят от возраста деревьев.

В 7-летних культурах через год после обрезки корней общая масса вновь образованных корней составила 117,5 % по отношению к первоначальной массе; у дуба только 11,8 %. Восстановление произошло за счет образования тонких корней диаметром 2 мм и менее. Масса таких корней оказалась у сосны 138,3 %, у дуба 29,9 % к их первоначальной массе.

У деревьев 23-летнего возраста по сравнению с 7-летним возрастом у сосны обыкновенной относительная масса восстановившихся корней существенно снизилась, а у дуба заметно увеличилась. Общая масса восстановившихся корней у деревьев этих пород составила соответственно 9,0 и 18,1 %. Так же как и в 7-летнем возрасте, восстановление произошло за счет тонких корней, масса которых составила у сосны 53,2 %, у дуба 172,0 % к первоначальной массе тонких корней.

Темпы восстановления тонких корней характеризуют интенсивность реакции древесных организмов на повреждение жизненно важных частей корневой системы и могут быть показателем биологической устойчивости пород.

Процесс регенерации корней по почвенным горизонтам имеет различную интенсивность. Для 7-летнего возраста относительно низкая интенсивность для обеих пород наблюдалась в горизонте почвы на глубине 0—10 см. Наиболее высокая относительная интенсивность у корней сосны была на глубине 61—90 см, у дуба 31—90 см.

В 23-летнем возрасте очень низкая интенсивность у сосны была в верхнем горизонте почвы (4,5 %), а на глубине 61—120 см новых корней после обрезки вообще не образовалось. У дуба в этом возрасте наибольшая интенсивность регенерации была в верхних горизонтах почвы на глубинах 0—10 и 11—20 см, где она составила 23,6 и 27,5 %. Высокая интенсивность также отмечена в горизонте 46—60 см — 24,6 %.

В данных условиях по абсолютной массе корней дуб значительно превосходил сосну как до обрезки корней, так и через год после обрезки. Однако характер влияния обрезки принципиально изменялся с возрастом.

Данный анализ говорит о том, что механическое повреждение корневых систем в различных возрастных периодах по-разному влияет на изменение соотношения корненаселенности почвы.

## **3.2. РЕГЕНЕРАЦИЯ КОРНЕЙ САЖЕНЦЕВ В ПИТОМНИКЕ**

Регенерация корней после их механического повреждения или при преднамеренной подрезке более активно проходит в молодом возрасте. Это дает возможность влиять на формирование корневых систем в пи-



томниках при выращивании крупномерного посадочного материала, предназначенного для создания лесных культур при озеленении населенных пунктов. Однолетние сеянцы древесных пород относительно легко переносят подрезку и обрезку корней, восстанавливают первоначально их количество в первый же год после обрезки, формируя более компактную корневую систему (табл. 8).

К концу первого года произрастания в школе масса корней саженцев несколько превышает массу ствола. Площадь проекции корней у липы и каштана превышает площадь проекции кроны, а у ореха грецкого несколько меньше. К концу первого года у всех пород в месте среза основного корня из каллюса образуется по 2—3 хорошо развитых корня, один из которых принимает вертикальное направление роста и занимает лидирующее положение, за счет чего увеличивается глубина проникновения корней в почву. В местах среза горизонтальных скелетных корней также сформировывается по несколько интенсивно растущих ответвлений. Одновременно увеличивается число новых корней второго и третьего порядков на скелетных корнях, оставленных после обрезки.

К концу второго года произрастания в школе у древесных пород проявляются различия в соотношении массы корней и ствола. У каштана соотношение масс остается прежним, у липы составляет 77,9 %, у ореха 135,2 %. Площадь проекции корневых систем у всех пород превышала площадь проекции крон, но степень превышения разная: у липы в 1,8 раза, каштана в 4,7, ореха грецкого в 5,9 раза. Резко увеличилась разветвленность корневых систем за счет появления большого количества корней второго и особенно третьего порядков ветвления. Кроме того, от верхней части стержневого корня дополнительно образовались горизонтальные корни первого порядка ветвления. Общая интенсивность разветвления под влиянием регенерации увеличилась у липы в 2 раза, каштана в 7,9, ореха в 9,5 раза.

К концу третьего года после пересадки отношение массы корней к массе ствола у липы осталось прежним (77,9 %), у каштана оно снизилось, до 96,1 %, у ореха также несколько снизилось, но масса корней еще на 22,7 % превышала массу ствола. Интенсивность разветвленности корневой системы продолжала увеличиваться, однако темпы этого увеличения по сравнению с предыдущим годом значительно уменьшились.

Предназначенные для эксперимента однолетние сеянцы имели хорошо развитые подземную часть и корневую систему. При выкопке таких сеянцев большая часть боковых корней и половина стержневого корня остаются в почве. В результате этого получаемый посадочный материал приживается плохо. Подрезка корней в определенной мере устраняет этот недостаток.

В конце вегетационного периода у двулетних сеянцев с подрезкой корней приостанавливался рост надземной части, а количество листьев снижалось на 40 %.

Сухая масса стволика и листьев также была существенно ниже.

Характерно, что степень уменьшения массы надземной части у сеянцев с обрезанной корневой системой оказалась больше, чем степень снижения массы корневой системы. Так, масса надземной части у сеянцев с подрезанной корневой системой составила соответственно 52,0 и 71,2 %.

Однако у растений с подрезанными корнями значительно усилились рост и развитие корневой системы. Длина корней третьего и четвертого порядков увеличилась соответственно в 2,5 и 1,3 раза. Суммарная длина корней составила 160 %, что произошло за счет появления и роста тонких корней.

Корневая масса сеянцев без подрезки корней значительно превосходит по массе корневую систему сеянцев с подрезанными корнями. Это превосходство определяется разницей в массе стержневого корня — в первом случае она равна

## 8. Восстановление корневых систем саженцев древесных пород после обрезки корней

Возраст саженцев, лет	Ствол		Корневая система					Ответвления			
	Высота, см	Масса, г	Площадь проекции кроны, м <sup>2</sup>	Масса, г	Площадь проекции, м <sup>2</sup>	Средняя глубина проникновения вения корней, см	Объем почвы, занимаемой системой, м <sup>3</sup>	всего	первого порядка	второго порядка	третьего порядка
1 + 1	19,0	9,0	8,2	11,0	11,3	25,6	0,0030	123	11	45	67
1 + 2	30,3	82,8	9,6	84,1	45,7	62,5	0,0271	9030	23	632	8375
1 + 3	52,5	3,7	18,3	99,2	53,4	72,4	0,0512	10 212	40	1322	8850
<i>Каштан конский</i>											
1 + 1	43,5	42,6	3,8	44,6	8,2	37,0	0,0300	3718	8	405	3305
1 + 2	76,6	64,0	8,8	56,8	16,3	56,8	0,0944	7218	21	525	6672
1 + 3	114,3	116,5	24,5	90,7	52,6	79,6	0,2590	7948	27	721	7200
<i>Липа мелколистная</i>											
1 + 1	39,0	47,0	12,7	54,1	8,3	42,8	0,1768	86	14	30	42
1 + 2	105,1	139,0	15,3	187,0	90,7	83,2	0,8034	8251	27	476	7748
1 + 3	177,4	212,7	34,8	261,0	293,0	162,9	4,5506	10 248	45	853	9350
<i>Орех грецкий</i>											

11,6 г, во втором 6,7 г. Однако сухая масса боковых корней у подрезанных сеянцев почти вдвое больше, чем у сеянцев с неподрезанной корневой системой.

Общепризнанным показателем качества посадочного материала является отношение массы корней к массе надземной части сеянцев. Важным критерием является также отношение массы тонких корней к массе листьев, т. е. соотношение массы продуцирующих частей растений.

Таким образом, после подрезки корней у сеянцев интенсивно разветвляется корневая система, что ведет к улучшению их качеств.

### 3.3. РЕГЕНЕРАЦИЯ КОРНЕЙ ДЕРЕВЬЕВ В КУЛЬТУРАХ

Регенерация корневой системы после обрезки существенно влияет на ее формирование в последующем. Обрезка стержневого корня вызывает интенсивное образование новых корней горизонтальной ориентации второго порядка и ветвление остающихся неповрежденных корней. Изменения в строении корневых систем, происшедшие под влиянием и в результате регенерации корней, наблюдаются на протяжении длительного периода жизни деревьев, в результате чего проявляются различия в строении корневых систем деревьев в культурах, созданных посевом и посадкой.

В корневых системах дуба черешчатого в культурах, созданных посевом и посадкой на черноземах обыкновенных, к 10-летнему возрасту устраняются различия в интенсивности развития корневых систем, а также в их структуре.

Интенсивность корневой системы дуба, а также соотношение горизонтальных и стержневых корней в посадках и посевах одинаковые. Однако существенное различие наблюдается в пространственном размещении главного корня. В посевах он достигает глубины более 4,3 м. В посадках, в месте обрезки главного корня при выкопке сеянца, образуются 3 ответвления, которые углубляются в почву до 185 см. Размещение всей корневой системы более поверхностное. Относительно быстро восстанавливается корневая система при пересадке ореховых деревьев, каштана и других пород. Корневая система сосны после пересадки развивается более интенсивными темпами, чем без пересадки. Это обеспечивает соответствующее повышение продуктивности надземной части. В чистых культурах сосны (Горьковская область) средняя высота ее в 13-летних посевах составляет 3,2 м, в посадках 2,6 м, диаметр у корневой шейки в посадках 4,3 см, в посевах 3,7 см.

Регенерация — один из ведущих факторов в формировании корневых систем. Свойство корней регенерировать постоянно проявляется в естественном процессе формирования корневых систем. Не будь этого свойства, объедание корней личинками насекомых, представителями почвенной зоофауны, поражение отдельных частей корней болезнями и другие повреждения неизбежно вызывали бы гибель всего растения. Аналогичный результат наблюдался бы при отмирании части корней

под влиянием кратковременно действующих неблагоприятных факторов внешней среды, например иссушения верхних слоев почвы, временного повышения уровня грунтовых вод, вызывающего отмирание корней, и т. д. Мощный и сложный механизм восстановления корней, включающий большое разнообразие способов корнеобразования, обеспечивает высокую биологическую устойчивость древесной растительности в условиях конфликтных ситуаций живого организма дерева с агрессивными элементами окружающей его живой и неживой природы.

Регенерация корневых систем легла в основу многих приемов, технологических процессов и методов лесокультурного производства. Регенерационная способность корней в лесокультурном производстве проявляется в следующем: в процессе приживаемости сеянцев после пересадки на новое место; направленном влиянии на формирование корневых систем проведением пикировки сеянцев отдельных древесных пород; формировании корневых систем подрезкой корней в почве без полной выкопки посадочного материала; формировании корневых систем путем неоднократной подрезки и пересадки саженцев древесных пород в школьном отделении питомника; вынужденном или сознательном (направленном) повреждении корневых систем деревьев в культурах при проведении механизированного ухода. Это важное свойство древесных организмов, использовавшееся с незапамятных времен человеком, органически вошло в технологию современного лесокультурного производства.

### 3.4. СРАСТАНИЕ КОРНЕЙ ДЕРЕВЬЕВ

Одно из интересных биологических явлений представляет срастание корней деревьев. Оно интересовало ученых-естествоиспытателей с глубокой древности. Срастание корней чаще встречается при густом стоянии деревьев. С возрастом число срастаний увеличивается. Чаще срастаются корни диаметром 1—2 см. Применение радиоактивных изотопов позволило установить, что в насаждениях дуба крупноплодного 36 деревьев были связаны между собой непосредственными или косвенными срастаниями. Каждое дерево оказалось связанным через корневую систему с 3—4 соседними деревьями.

Срастание представляет внутривидовое явление. Наибольшая частота случаев срастания корней характерна для березы повислой, ясеня зеленого, дуба черешчатого, клена остролистного. По частоте, прочности и скорости срастания древесные породы разделяются на три группы: породы легко и прочно срастаются через 1—2 года после касания или в год касания с образованием общей сосудистой системы (береза повислая, ясень зеленый);

срастание требует 3—6-летнего периода касания корней. Общая сосудистая связь устанавливается через несколько лет после срастания

(дуб черешчатый, клен остролистный, вяз обыкновенный, вяз перистоветвистый, сосна обыкновенная, ель европейская, орех грецкий, алыча); трудносрастающиеся породы (гледичия, акация белая).

Характер срастания корней неравнозначен как по форме, так и по силе, или степени, срастания (выделяются несколько типов).

**Типы срастания корней по форме:** корни в месте срастания идут параллельно (п а р а л л е л ь н о е срастание); корни в месте срастания пересекаются под хорошо выраженным углом (срастание "н а к р е с т"); корни пересекаются "в п е р е п л е т", и срастание одного корня происходит дважды — в местах соприкосновения с двумя другими корнями; горизонтальные корни срастаются с утолщенной частью вертикального корня или в зоне корневой шейки другого дерева.

При срастании по первым трем типам не проявляется изменение направления и характера роста корня. Но во всех случаях срастания по четвертому типу наблюдалось снижение интенсивности прироста корня, подошедшего от другого дерева. Обычно такой корень достаточно хорошо развит, но вблизи от места срастания (0,5—1,5 м) заканчивается метелкой мелких корней.

**Типы срастания по степени интенсивности:** срастание тканями в зоне камбия; срастание корней тканями, лежащими за камбием, до 1/3 радиуса корня; глубокое срастание древесины (от 1/3 радиуса корня до сердцевины); очень глубокое срастание с образованием годичных колец общего прироста.

Срастание корней — явление довольно распространенное, имеет определенное влияние на формирование корневых систем. Степень срастания увеличивается с возрастом. С возрастом также увеличивается количество случаев полного срастания корней. Возрастает и число "семейных" корневых систем в насаждении, когда срастаются корневые системы нескольких деревьев. В таких случаях после вырубki отдельных деревьев формируются "живые" пни. Оставшийся пень не отмирает, на нем нарастает каллюс и происходит дальнейшее частичное или полное заживление среза. Например, пни после вырубki деревьев в древостоях сосны веймутовой обычно погибают не позже чем на следующий год после рубки. Пни же деревьев, корни которых срослись с корнями невырубленных экземпляров, могут оставаться "живыми" более 10 лет и к тому же возобновлять прирост в толщину.

"Живые" пни встречаются у лиственницы, сосны, пихты, бука и некоторых других пород. Возраст их существования различен (хвойные породы 35—87 лет). В результате срастания корней образуется единая сосудистая система сросшихся экземпляров.

Применение растворов с присутствием радиоактивных изотопов позволило установить, что срастание корневых систем может быть не только непосредственно у рядом растущих двух или нескольких деревьев, но и через промежуточные деревья.

Т. Сатоо (1964) предложил формулу для определения количества деревьев со сросшимися корнями  $q$ , исходя из количества "живых" пней  $a$ :

$$q = \frac{a N^2}{n (N - n)},$$

где  $N$  — общее количество деревьев и пней;  $n$  — общее количество "живых" и "мертвых" пней.

Ф. Борман и Б. Грехем (1966) опубликовали обобщенные по 185 источникам материалы о внутривидовом срастании корней. Отмечалось более 150 древесных пород, у которых обнаружено это явление. Анализируя частоту и степень срастания корней по деревьям отдельных пород, авторы пришли к выводу о том, что наиболее часто срастание встречается у 63 видов, среди которых сосна обыкновенная, бук, пихта белая, ясень обыкновенный, береза, клен.

### Контрольные вопросы

1. Сущность регенерации корней. 2. Факторы, влияющие на интенсивность регенерации корней, особенности их влияния. 3. Особенности регенерации корней отдельных древесных пород. 4. Особенности срастания корневых систем деревьев. 5. Типы срастания корней деревьев. 6. Что представляют собой "живые" пни?

## Глава 4 МОРФОЛОГИЯ КОРНЕВЫХ СИСТЕМ ДЕРЕВА

### 4.1. КОРНИ И КОРНЕВАЯ СИСТЕМА ДЕРЕВА

В начальном периоде развития подземная часть молодых древесных растений представлена одним корнем. Затем появляется определенное количество других корней, морфологически отличающихся от первого, основного корня. Таким образом, в процессе роста древесного растения образуется определенная совокупность взаимосвязанных корней. Взаимосвязанность и взаимообусловленность проявляется в анатомическом строении, физиологических функциях, морфологии отдельных корней. Характер этих связей обуславливает и характер определенной системы последствий этого взаимодействия за пределы системы в виде единого эффекта. Проявление свойственных корням функций является комплексным, т. е. взаимосвязанным и одновременным. Нарушение или прекращение одной из функций неизбежно вызовет гибель корневой системы и всего дерева как единого организма.

По физиологическим функциональным особенностям все корни дерева подразделяются на 2 группы — поглощающие (всасывающие) и проводящие. Группу полупроводящих корней можно рассматривать в качестве промежуточной. Важнейшей функцией всасывающих корней является поглощение воды и питательного раствора.

Проводящие корни транспортируют воду и питательные вещества в ствол дерева. Этой группе корней присущи и другие важные функции.

Проводящие корни представляют основу, на которой формируются корневые окончания и их поглощающая поверхность. В этих корнях происходит накопление запасов органического вещества, продуцируемого деревом. Кроме того, этой группе корней свойственна одна из важнейших функций, обеспечивающих биологическую устойчивость дерева, — регенерация активных корней, утраченных под влиянием тех или иных причин, а также увеличение количества активных корней в процессе роста дерева, когда прежнего их количества становится недостаточно для обеспечения нормальной его жизнедеятельности.

Различия в функциональном отношении между всасывающими и проводящими корнями являются стабильными на протяжении всей жизни дерева, а по отношению к остальной части дерева и те и другие корни выступают как единое целое. Таким образом, в физиологическом аспекте корни дерева представляют собой корневую систему, состоящую из двух элементов: совокупности корней поглощающих (тонких) и совокупности корней скелетных (толстых). Важной особенностью корневой системы является постоянная трансформация одного из ее элементов (всасывающих корней) в проводящие корни при одновременном постоянном восстановлении этой группы корней. В этом смысле корневая система является динамичной во времени, постоянно изменяющейся количественно, но неизменно сохраняющей в каждый данный временной период наличие двух взаимосвязанных и взаимообусловленных элементов — всасывающих и проводящих корней.

Эффективность деятельности поглощающих корней и использования ими почвенного пространства, кроме их чисто физиологических функциональных особенностей, обусловлена двумя факторами: рассредоточением тонких корней в почвенном пространстве и постоянным перемещением их в почве. Эти факторы обеспечиваются особенностями морфологического строения скелетных корней, что выражается в их разветвленности, непрерывном (на протяжении жизненного цикла дерева) процессе роста и развития, включающего отпад части старых и образование новых корневых окончаний.

Сформировавшиеся корни деревьев представляют определенное соотношение основного корня и корней первого, второго, третьего и последующих порядков ветвления, размещенных в пространстве в строгой последовательности по отношению друг к другу. Указанная последовательность определяет систему морфологического характера. Корни основные, первого, второго и т. д. порядков являются стабильными по отношению друг к другу на протяжении всей жизни дерева, несмотря на то что степень разветвленности корней с возрастом увеличивается. Корень первого порядка ветвления всегда остается таковым по отношению к корням последующих порядков. Аналогичное положение сохраняется для корней любого порядка ветвления.

Таким образом, корни различных порядков ветвления в совокуп-

ности представляют морфологически единую систему, элементами которой, кроме основного корня, выступают корни различных порядков ветвления.

Понятие "корневая система дерева" включает в себя сложное содержание, интегрирующее как физиологические функциональные свойства корней, так и их морфологические особенности. Оно может быть сформулировано следующим образом: корневая система дерева представляет собой строго определенным образом размещенные в пространстве физически и физиологически взаимосвязанные корни, обладающие различными физиологическими свойствами и морфологическими особенностями, но выступающие как единое целое по отношению к другим физиологическим и морфологическим системам древесного организма. Под строением корневой системы следует понимать соотношение последовательно расположенных ее элементов, выраженное в количественном или относительном значении их массы, длины или поверхности.

Рассматривая корни деревьев в качестве единой системы морфологического порядка, следует иметь в виду наличие существенных различий между отдельными группами корней. Прежде всего следует выделять различия соподчиненности корней в процессе их образования и по характеру пространственной ориентации. Это может быть выражено выделением трех групп, или категорий, корней: стержневые корни; горизонтальные корни; вертикальные ответвления от горизонтальных корней.

Количественное или относительное соотношение корней этих трех групп в корневой системе представляет ее **структуру**. Характер размещения групп корней в почвенном пространстве определяет **пространственную структуру корневой системы**.

Пространственная структура, или архитектоника, корневых систем — это пространственное положение основных групп и категорий корней в почве.

Корни, ствол, ветви, листья и другие морфологические органы представляют единую, взаимообусловленную систему, образующую живой организм дерева. Само дерево в совокупности с другими деревьями образует своеобразные системы в виде древостоя, насаждения, леса. Интенсивность развития корневых систем, объемы и масса корневой древесины находятся в корреляционной зависимости с объемом и массой надземной части деревьев и древостоев.

#### 4.2. ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ КОРНЕВЫХ СИСТЕМ ДЕРЕВЬЕВ

Структура корневой системы деревьев изменяется с возрастом в зависимости от генетических особенностей вида и конкретных экологических и лесоводственно-биологических условий. Эти изменения подчинены следующим закономерностям:

каждой древесной породе свойственна особая, генетически обуслов-



ленная структура корневой системы, в полной мере проявляющаяся в оптимальных для данной породы лесорастительных условиях;

структура корневой системы дерева изменяется:

с возрастом, под влиянием конкретных почвенно-гидрологических условий;

под влиянием отдельных факторов лесобиологического характера, в частности густоты, состава древостоя и положения дерева в нем;

структура корневой системы деревьев может регулироваться лесохозяйственными мероприятиями.

**Генетически обусловленные особенности структуры корневых систем** можно проследить, сравнивая корневые системы различных древесных пород в древостоях, произрастающих в оптимальных условиях, по I классу бонитета.

**Пример.** Сравнение корневых систем дуба черешчатого и сосны обыкновенной ( $C$  — коэффициент вариации, %;  $P$  — точность опыта, %;  $t$  — достоверность среднего значения).

Структура корневой системы дуба (от общей протяженности корней): стержневые корни —  $17,5 \pm 1,54$  %,  $C = 30,0$ ,  $P = 8,8$ ,  $t = 11,4$ ; горизонтальные корни —  $80,0 \pm 0,68$  %,  $C = 4,3$ ,  $P = 0,85$ ,  $t = 94$ ; вертикальные ответвления от горизонтальных корней —  $2,5 \pm 0,54$  %,  $C = 110,4$ ,  $P = 21,6$ ,  $t = 4,6$ ; суммарно корней вертикальной ориентации (стержневые корни плюс вертикальные ответвления от горизонтальных корней)  $20,0 \pm 1,25$  %,  $C = 32,0$ ,  $P = 6,2$ ,  $t = 16,0$ .

Структура корневой системы сосны: стержневые корни —  $9,1 \pm 0,94$  %,  $C = 53,8$ ,  $P = 2,8$ ,  $t = 4,8$ ; горизонтальные корни —  $80,9 \pm 1,57$  %,  $C = 10,1$ ,  $P = 1,89$ ,  $t = 51,5$ ; вертикальные ответвления от горизонтальных корней —  $10,0 \pm 2,09$  %,  $C = 109,0$ ,  $P = 20,9$ ,  $t = 4,8$ ; суммарно корней вертикальной ориентации  $19,1$  %.

Участие скелетных горизонтальных корней в общей протяженности скелетных корней у этих пород примерно одинаково. Однако структура корней вертикальной ориентации принципиально различна. У дуба в этой группе корней большее участие принимают стержневые корни ( $17,5 \pm 1,54$  % всей длины корней), а у сосны — вертикальные ответвления от горизонтальных корней ( $10,0 \pm 2,09$  % общей длины корней). Между показателями относительного участия вертикальных ответвлений (в.о) и стержневых корней (с.к.) у сосны и дуба наблюдаются существенные различия, выражающиеся такими значениями достоверности разницы ( $t$ ):

$$t_{\text{в.о}} = \frac{10,0 - 2,5}{\sqrt{2,09^2 + 0,54^2}} = 3,3 > 3,$$

$$t_{\text{с.к.}} = \frac{17,5 - 9,1}{\sqrt{1,54^2 + 0,94^2}} = 4,7 > 3.$$

В стационарных условиях выявлены соответствующие различия в структуре корневых систем и для других пород. Так, на серых лесных почвах в 12-летнем возрасте при совместном произрастании наиболее высокое относительное участие стержневых корней выявилось у дуба черешчатого (15,9 %), клена явора (15,6 %), сосны обыкновенной (10,8 %). В то же время у березы повислой и липы крупнолистной зафиксировано более высокое участие вертикальных ответвлений (7,2 и 5,8 % соответственно) и более низкое — стержневых корней (9,6 и 9,2 % соответст-

венно), чем у вышеперечисленных пород. У ели обыкновенной и пихты белой на серых лесных почвах в 10-летнем возрасте выявлены еще более существенные различия в структуре корневых систем. При наличии у пихты стержневых корней в количестве 11,3 % у ели они отсутствуют. В то же время в корневой системе ели вертикальные ответвления от горизонтальных корней составляют 4,6 %, а у пихты они отсутствуют.

**Структура корневых систем изменяется с возрастом.** В начальном периоде роста деревьев, до 3–5-летнего возраста, в корневых системах древесных пород преобладают стержневые корни, затем увеличивается доля горизонтальных корней, а с 10–12-летнего возраста — доля вертикальных ответвлений от горизонтальных корней.

В возрасте 40–50 лет и более значительно снижается интенсивность роста и ветвления стержневого корня и его относительное участие в корневой системе имеет наименьшее значение. В этом возрастном периоде увеличивается участие горизонтальных корней.

**Пример.** На серых лесных почвах у дуба черешчатого в 10-летнем возрасте корни горизонтальной ориентации составили 80–89 % в зависимости от группы роста дерева. В 25-летнем возрасте эти показатели снизились до 65,6–79,3 %. Стержневые корни соответственно составили 8,8–16,8 % (10-летний возраст), 13,2–32,1 % (25-летний возраст).

**Структура корневых систем изменяется под влиянием почвенных условий.** Это связано с наличием в почвенном профиле уплотненных горизонтов, особенностями водного режима почвы, различным ее плодородием, характером архи-, био- и ризотектоники почвы. С понижением плодородия почвы снижается относительное участие горизонтальных корней. В то же время наблюдается существенное увеличение относительного участия вертикальных ответвлений от горизонтальных корней. Интегрированное влияние снижения почвенного плодородия проявляется в увеличении относительного участия корней вертикальной ориентации в корневых системах сосны обыкновенной (табл. 9).

Достоверность различия между относительным участием горизонтальных корней на представленных разностях почв по критерию Стьюдента составляет 3,1, вертикальных ответвлений — 4,6.

**Структура корневых систем изменяется в зависимости от густоты насаждения.** Это важное свойство, предопределяющее соответствующую закономерность процесса формирования корневых систем в естественных условиях, а также в лесокультурном производстве. С увеличением густоты насаждения в структуре корневых систем наблюдаются существенные изменения. Как у сосны, так и у дуба увеличивается относительное участие корней вертикальной ориентации. При этом участие корней вертикальной ориентации у дуба увеличивается за счет стержневых корней, а у сосны за счет более интенсивного развития вертикальных ответвлений от горизонтальных корней.

**9. Влияние почвенных условий на структуру корневых систем  
сосны обыкновенной**

Почва	Относительное участие корней разных категорий в общей длине корней, %			Всего корней вертикальной ориентации, %
	горизонтальных, $M \pm m$	стержневых, $M \pm m$	вертикальных ответвлений от горизонтальных корней, $M \pm m$	
Сильнодерново-слабо-подзолистая	87,5±2,1	9,0±0,8	5,3±2,2	14,3
Среднедерново-слабо-подзолистая	76,6±2,5	10,2±2,5	13,2±3,7	23,4
Слабодерново-слабо-подзолистая	72,0±3,7	5,7±1,0	22,3±2,9	28,0

В более редких и более густых насаждениях почвенное пространство осваивается корнями по-разному. В редких насаждениях с относительно большими резервами жизненных ресурсов в верхних слоях почвы освоение корнями глубинных ее горизонтов задерживается. И наоборот, в более густых насаждениях верхние горизонты насыщаются корнями быстрее, что стимулирует освоение более глубоких слоев почвы за счет развития вертикальных ответвлений от горизонтальных корней. Здесь раскрывается важная роль вертикальных ответвлений в освоении жизненных резервов почвенного пространства. Именно эта категория корней обеспечивает дереву быстрое вовлечение в эксплуатацию новых, значительных по объему участков почвенного пространства в условиях, когда в сфере горизонтальных корней данная возможность исчерпана, что имеет важное значение для обеспечения направленного влияния на процесс формирования корневых систем древесных пород при создании лесных культур и в насаждениях естественного происхождения.

По характеру структуры корневых систем можно выделить три группы древесных пород: породы глубокого укоренения с относительным участием корней вертикальной ориентации 16–20 % (дуб черешчатый, клен явор), породы поверхностного укоренения с относительным участием корней вертикальной ориентации до 10 % (береза повислая, липа крупнолистная, ель европейская) и породы поверхностно-глубокого укоренения с долевым участием корней вертикальной ориентации 10–15 % (сосна обыкновенная, пихта белая).

#### 4.3. ПЛАСТИЧНОСТЬ КОРНЕВЫХ СИСТЕМ

Понятие "пластичность корневых систем" широко применяется в ботанике и лесоведении, отражая способность древесных пород образо-

вывать в соответствующих условиях разные морфологические виды корневых систем. Например, сосна обыкновенная на супесчаных почвах образует глубокую корневую систему, а на болотах — поверхностную, т. е. ее корневая система обладает высокой пластичностью. **Пластичность корневых систем древесных пород** — способность изменять свое строение под влиянием факторов окружающей среды.

Пластичность корневых систем проявляется и под влиянием биологических факторов, в частности густоты насаждений, положения дерева в древостое и т. д. Наиболее заметно проявление пластичности в данных климатических условиях под влиянием физико-химических свойств почвы, характера и степени влагообеспеченности. Пластичность корневых систем начинает проявляться только после соответствующего периода воздействия определенного фактора. Обычно влияние почвенных условий на строение корневых систем деревьев отмечается с самого начала их развития. В таком случае корневая система, проявляя пластичность, начинает формироваться в самом молодом возрасте. Изменение в строении корневых систем часто происходит в более или менее высоком возрасте деревьев. Это наблюдается, когда под влиянием искусственного осушения, а в естественных условиях в процессе заболачивания, снижения уровня грунтовых вод, повышения засоленности почвы и т. д. резко изменяются экологические условия. Тогда уже сформировавшимся корневым системам труднее приспособиться к окружающим условиям и изменить свое строение. В результате этого средневозрастные (а тем более приспевающие) древостои снижают прирост и даже усыхают. В то же время новое поколение леса в изменившихся условиях может иметь более высокую продуктивность, что также обусловлено проявлением пластичности корневых систем.

В качестве количественной оценки пластичности принимают диапазоны соотношений относительного количества корней горизонтальной и вертикальной ориентации, полученные при биометрических исследованиях корневых систем в различных экологических условиях. С учетом разного строения корневых систем у различных древесных пород показатель пластичности следует определять в двух вариантах: по изменению относительного участия в корневых системах стержневого корня и по изменению относительного участия всех корней вертикальной ориентации (т. е. суммарно стержневого корня и вертикальных ответвлений от горизонтальных корней).

В связи с тем что с возрастом строение корневых систем изменяется (увеличивается относительное участие горизонтальных корней), показатель пластичности необходимо определять в связи с конкретным возрастом деревьев. Показатель пластичности корневых систем для дуба 10-летнего возраста по стержневым корням составляет 11,2 %, для сосны 14–23 летнего возраста по стержневым корням 13,3 %, а по группе корней вертикальной ориентации 26,1 %.

#### 4.4. ФОРМИРОВАНИЕ КОРНЕВЫХ СИСТЕМ

В оптимальных для древесной породы почвенно-гидрологических условиях (например, свежие дерновые почвы на супесях для сосны, свежие гигротопы черноземных и серых лесных почв для дуба и т. п.) корневая система формируется в процессе естественного роста и развития ее морфологических групп, что обусловлено биологическими особенностями древесных пород. Так формируются определенное сочетание корней различных морфологических групп, горизонтальная площадь проекции корней, глубина проникновения стержневого корня и вертикальных ответвлений от горизонтальных корней.

На примере сосны обыкновенной в соответствии с особенностями возрастной динамики роста ее стержневых, горизонтальных корней и их вертикальных ответвлений для условий среднедерново-слабоподзолистых хорошо дренированных супесчаных почв, где сосна образует древостои I и Ia классов бонитета, выделяются пять возрастных периодов формирования корневых систем:

в возрасте 1—8 лет наблюдается интенсивный рост в длину горизонтальных корней первого порядка;

в возрасте 9—25 лет проявляется значительный рост горизонтальных и стержневых корней. Прирост горизонтальных корней в длину превышает прирост стержневых корней. В начале периода отмечается активное ветвление горизонтальных корней первого порядка, формируются вертикальные ответвления от горизонтальных корней;

в возрасте 26—40 лет прирост стержневого корня в глубину прекращается. Снижается до минимума прирост горизонтальных корней первого порядка, отмечается усиленный рост в глубину вертикальных ответвлений;

в возрасте 40—60 лет прирост в глубину вертикальных ответвлений прекращается. Наблюдаются ветвление стержневого корня по всей его протяженности, рост корней третьего и более высоких порядков горизонтальной ориентации. Увеличивается количество корней второго и третьего порядков и интенсивно растут вновь образованные ответвления. насыщается корнями почвенное пространство, ранее освоенное корневой системой;

в возрасте 60 лет и старше при активном ветвлении старых корней образуются и растут новые корни второго, третьего и более высоких порядков. Продолжается процесс насыщения корнями почвенного пространства, освоенного корневой системой.

Развитие корневых систем в возрастной динамике предопределяет последовательную смену типов строения онтогенезного характера. Наиболее характерным признаком при этом является развитие стержневого корня. Проникновение его в глубь почвы ограничивается естественными, генетически обусловленными пределами, свойственными

каждой древесной породе. После достижения этого предела в соответствующем возрасте рост стержневого корня в глубину замедляется, затем прекращается. В то же время вертикальные ответвления от горизонтальных корней (якорные корни), являясь более молодыми по отношению к стержневому корню, растут интенсивнее и через определенное количество лет достигают глубины проникновения стержневого корня. Таким образом, к возрасту спелости дерева его корневой системе присуще наличие стержневого корня, корней горизонтальной ориентации и их вертикальных ответвлений, достигших глубины проникновения стержневого корня. Формируется генетически обусловленный для данной породы тип корневой системы (рис. 10).

Возрастная динамика формирования генетически обусловленного для данной породы типа корневой системы представляет последовательную во времени смену следующих промежуточных типов таксонов строения онтогенезного характера:

стержневой корень неразветвлен; корневая система характеризуется превалирующим развитием стержневого корня с наличием неразветвленных боковых ответвлений горизонтальной ориентации;

стержневой корень разветвлен, однако еще не достиг предельной глубины проникновения в почву; на горизонтальных корнях — наличие неразветвленных и слабоветвленных вертикальных ответвлений;

стержневой корень разветвлен и закончил свой рост; глубина его проникновения в почву достигла максимального значения, обусловленного генетическими особенностями древесной породы. Горизонтальные корни хорошо развиты, их вертикальные ответвления продолжают интенсивный рост в глубь почвы, но не достигают глубины проникновения стержневого корня. В корневой системе преобладают горизонтальные корни;

стержневой корень, достигший максимальной генетически обусловленной глубины проникновения в почву, комплексируется с якорными корнями, представляющими вертикальные ответвления, также достигшие предельной глубины проникновения в почву, разветвленность их интенсивная. В корневой системе преобладают горизонтальные корни.

Аналогичная в принципе схема формирования типа корневой системы присуща всем лесообразующим породам, произрастающим в оптимальных почвенно-гидрологических условиях. Различия определяются в основном разной глубиной проникновения корней вертикальной ориентации и количественным соотношением корней различных структурных групп.

Под влиянием уплотненных горизонтов почвы в виде ортштейновых линз, оглеенных прослоек, скоплений карбонатов и т. д., представляющих определенное препятствие для проникновения корней вертикальной ориентации в глубь почвы, деформируется генетически обусловленный тип строения корневой системы на разных стадиях процесса его

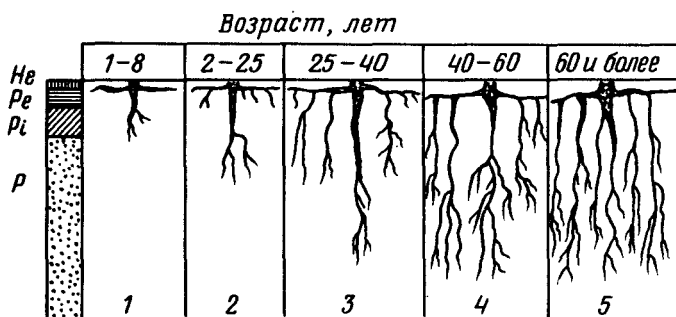


Рис. 10. Динамика развития типов строения корневой системы сосны обыкновенной на дерново-подзолистых супесчаных почвах:

1, 2, 3, 4, 5 — типы корневых систем онтогенезного характера

формирования. Здесь стержневой корень развивается присущими данной породе темпами лишь в пределах почвенного слоя, ограниченного по глубине уплотненным горизонтом.

В этих пределах формируется тип корневой системы, соответствующий типам, наблюдаемым в первые периоды формирования корневых систем на глубоких почвах. При достижении уплотненного горизонта рост стержневого корня либо приостанавливается, либо заканчивается, не разветвляясь, что встречается более часто, он интенсивно ветвится, образуя толстые разветвления и иногда формируя за их счет значительный по интенсивности второй ярус корней.

Период времени  $A$ , на протяжении которого сохраняется данный тип строения корневой системы, определяемый наличием стержневого корня в качестве лидера, представляет число лет, необходимое для достижения стержневым корнем уплотненного горизонта почвы. Этот период является производным от скорости роста корня ( $a$ ) и глубины залегания уплотненного горизонта ( $h$ ), т. е.

$$A = h / a.$$

Более глубокие горизонты почвы в таких условиях осваиваются ответвлениями от основного корня или вертикальными ответвлениями от горизонтальных корней, которые проникают вглубь, используя архитектуру почвы, старые ходы корней, щели и трещины в уплотненном горизонте. Здесь в большинстве случаев при достижении глубины залегания уплотненного горизонта стержневой корень прекращает развитие, а лидирующее положение занимают якорные корни. С возрастом максимальной глубины проникновения достигают несколько таких корней, и формируется корневая система конфигурации усеченного конуса (рис. 11, а).

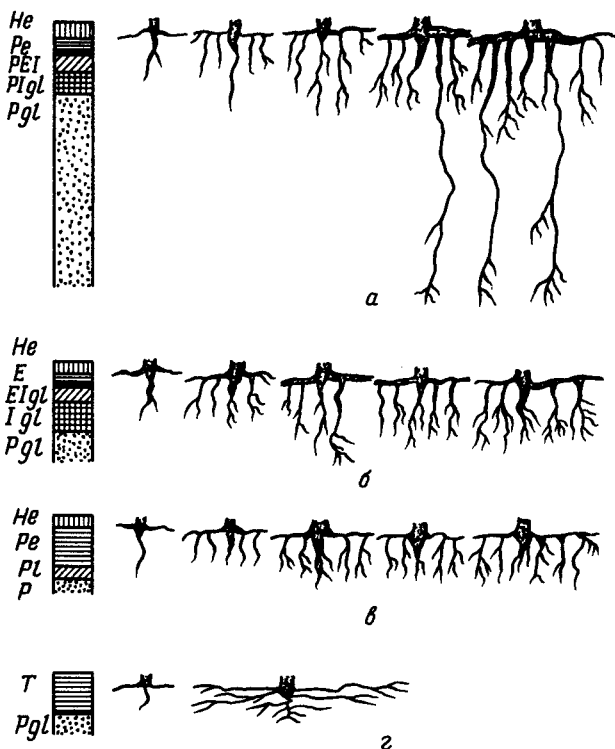


Рис. 11. Возрастная динамика типов корневых систем сосны обыкновенной на разных почвах: а — наличие уплотненного горизонта, б — наличие корнелюбопроницаемого горизонта или относительно высокого уровня грунтовых вод, в — непромывной водный режим, г — малоомощные сильноувлажненные почвы

При наличии в почве корнелюбопроницаемого горизонта в первый период формирования корневой системы также формируется конусообразный тип ее строения со стержневым корнем. При достижении уплотненного горизонта почвы или уровня залегания грунтовых вод стержневой корень изменяет вертикальное направление своего роста на горизонтальное, формируя интенсивно развитой второй ярус корней. Вертикальные ответвления от горизонтальных корней, достигнув корнелюбопроницаемого горизонта, также принимают в этой зоне горизонтальное направление, усиливая интенсивность корнелюбопроницаемости второго яруса. В конечном результате формируется двухъярусная корневая система, ограниченная по глубине проникновения корнелюбопроницаемым горизонтом (рис. 11, б).

При недостаточной влагообеспеченности в условиях непромывного водного режима, когда верхняя кайма капиллярной влаги, образуемая за счет атмосферных осадков, не соединяется с каймой капиллярной влаги, расположенной над поверхностью грунтовых вод, корневые системы древесных пород располагаются только в пределах зоны с нали-



нием корнедоступной влаги, т. е. в верхних горизонтах почвы, периодически промачиваемых атмосферными осадками. Стержневой корень занимает лидирующее положение в пределах мощности каймы капиллярной влаги. Достигнув ее нижних границ, он прекращает рост в глубину. Вертикальные ответвления от горизонтальных корней также прекращают свой рост в глубину, достигнув границы зоны, промываемой атмосферными осадками. В этих условиях формируется так называемый гребенчатый тип корневой системы. По стереометрическим критериям гребенчатый тип в конечном своем развитии характеризуется цилиндрической формой почвенного пространства, занятого корневой системой (рис. 11, *в*).

В почвенном горизонте небольшой мощности, подстилаемом корненепроницаемыми породами или ограниченном высоким уровнем грунтовых вод, стержневой корень быстро прекращает развитие и отмирает. Вертикальные ответвления от горизонтальных корней здесь не образуются в связи с тем, что под влиянием высоко расположенного корненепроницаемого горизонта они быстро принимают горизонтальную ориентацию. Вся корневая система принимает определенно выраженный поверхностный характер с глубиной размещения, регламентируемой мощностью корнедоступного горизонта (рис. 11, *з*).

Типы корневых систем формируются на протяжении длительного периода, продолжительность которого зависит от скорости роста корней и морфологии почвы. Тип строения корневой системы на протяжении этого периода может меняться, постепенно трансформируясь и приобретая признаки и особенности того типа строения, который соответствует данным почвенно-гидрологическим условиям. Приведенные схемы (см. рис. 10 и 11) формирования пяти типов пространственной структуры корневой системы не исчерпывают всего разнообразия типов, встречающихся в природе. В частности, следует назвать тип корневой системы, формирующийся в условиях, когда капиллярно-подвешенная влага периодически соприкасается с каймой капиллярно-подпертой влаги, образующейся над поверхностью грунтовых вод. В условиях недостаточной обеспеченности деревьев влагой из запасов капиллярно-подвешенной влаги их корни проникают через горизонты почвы с наименьшим увлажнением, находящиеся в зоне соприкосновения капиллярно-подвешенной и капиллярно-подпертой влаги, а затем интенсивно растут в направлении грунтовых вод до горизонта, имеющего запасы влаги, достаточные для удовлетворения потребности дерева. Здесь вертикальные корни ветвятся и прекращают рост вглубь. В описанных гидрологических условиях корни растут намного глубже, чем их глубина проникновения в оптимальных условиях увлажнения почвы. Этим объясняются случаи необычно глубокого проникновения корневых систем сосны, дуба и других пород (рис. 12, *а*).

Сверхглубокое проникновение корневых систем древесных пород

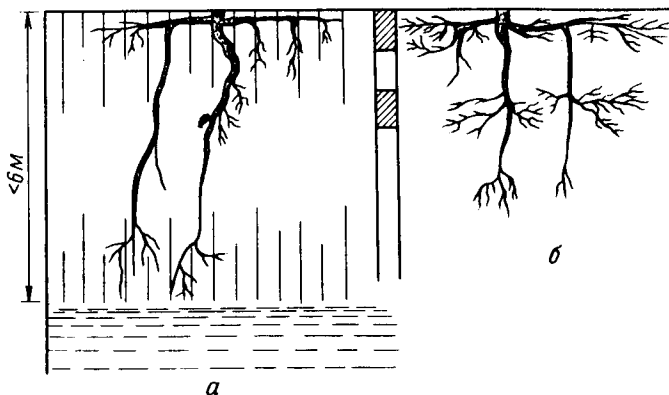


Рис. 12. Корневые системы:

*а* — увеличенная (против генетически обусловленной) глубина проникновения,  
*б* — ярусное расположение корней

иногда объясняется соответствующей архитектурой почвы. Наблюдаемое в Шиповом лесу проникновение корней дуба на глубину до 14 м объясняется тем, что они используют водяные трещины, образующиеся в суглинках (Скородумов, 1955). На трещиноватых горных породах корневые системы дуба проникают на глубину более 23 м, где в летние и осенние месяцы они активно поглощают воду из зоны капиллярной каймы, расположенной над уровнем грунтовых вод. Здесь корни, используя водяные трещины в скальных породах, достигают зоны постоянной влагообеспеченности.

В случаях формирования двухъярусной корневой системы на почвах, отличающихся ярусным расположением более или менее плодородных горизонтов, глубина проникновения корневой системы в почву не ограничивается глубиной расположения второго яруса корней. Стержневой корень и некоторые вертикальные ответвления, образуя дополнительное ветвление в более плодородном глубинном слое почвы, проникают через него и продолжают расти в нижележащем менее плодородном горизонте, но уже с меньшей разветвленностью (рис. 12, б).

Процесс естественного формирования корневых систем древесных пород происходит в силу их биологических особенностей, обусловленных генетически. Эти особенности конкретно проявляются под влиянием почвенных условий, которые могут существенно изменять характер процесса формирования корневых систем и их строение.

Можно выделить группу основных признаков, характеризующих строение корневой системы. Признаки формируются под влиянием генетических особенностей древесных пород и изменяются в результате воздействия на процесс формирования конкретных почвенных условий:

интенсивность и соотношение роста в длину горизонтальных и стержневых корней; темпы образования и роста вертикальных ответвлений от горизонтальной корней, характер их ветвления; интенсивность и характер образования корней более высоких порядков; соотношение в корневой системе корней различных генетических групп (горизонтальных, стержневых, вертикальных ответвлений от горизонтальных корней); пространственная структура корневых систем.

Громаднейшая мозаичность почвенных условий, влияя на строение корневых систем, обуславливает их особенности у деревьев каждой древесной породы. Это существенно затрудняет и усложняет классификацию типов строения корневых систем.

В связи с влиянием почвенных условий для каждой древесной породы должен быть изучен, определен и описан своеобразный эталон строения корневой системы. В качестве такого эталона целесообразно принять строение корневой системы данной породы в тех почвенно-гидрологических и климатических условиях, где она образует в приспевающем и спелом возрастных периодах насаждения I и Ia классов бонитета. С учетом того, что на строение корневых систем влияет густота древостоев, следует в качестве эталонов отбирать корневые системы деревьев, сформировавшиеся при наиболее распространенном режиме их выращивания: в молодняках полнотой 0,8–1,0, в средневозрастных насаждениях 0,7–0,9, в приспевающих и спелых 0,7–0,8. Характеристика полученных эталонов должна включать полный комплекс биометрических и стереометрических показателей, дающих представление о морфологии корневых систем. В комплексную характеристику должны входить следующие данные: число и протяженность скелетных корней горизонтальной ориентации; протяженность, глубина проникновения стержневого корня, количество и протяженность его ответвлений; число, протяженность и глубина проникновения вертикальных ответвлений от горизонтальных корней по их порядкам ветвления; интенсивность разветвленности корневой системы; соотношение массы корней и надземных частей; показатель плотности пространственного размещения корневых систем.

#### 4.5. СООТНОШЕНИЕ КОРНЕЙ И АССИМИЛЯЦИОННОГО АППАРАТА ДЕРЕВЬЕВ

Соотношение массы корней и массы или поверхности ассимиляционного аппарата (хвоя, листья) называют **корнеобеспеченностью**. Этот показатель определяется для деревьев различных древесных пород, имеющих одинаковый возраст и произрастающих в одинаковых почвенно-климатических условиях; одной породы и одинакового возраста, но произрастающих в различных почвенно-климатических условиях; одной породы, произрастающих в одинаковых почвенно-климатических условиях, но имеющих различный возраст. При этом соответственно

устанавливаются различия в корнеобеспеченности у различных древесных пород; у деревьев одной породы, но в различных экологических условиях; у деревьев одной породы в зависимости от возраста.

Являясь саморегулирующейся биологической системой, дерево обладает способностью в определенных пределах перестраивать соотношение своих морфологических частей применительно к окружающим условиям. Это соотношение различно у разных древесных пород, изменяется с возрастом и зависит от положения дерева в древостое. Так, у 12-летних деревьев дуба, сосны, липы, клена, произрастающих на среднернново-слабоподзолистых почвах, отношение массы корней к массе листьев (хвои) составляет соответственно 3,3–8,1; 1,1–3,2; 1,2–1,5; 0,6–1,2. Отношение площади ( $m^2$ ) поверхности листьев (хвои) на 1 кг массы корней составляет у клена 6,3–18,2; липы 9,7–11,4; дуба 3,3–8,1; сосны 1,7–3,8  $m^2$ /кг. Аналогичные различия наблюдаются и для других пород. Например, на серых лесных почвах в 18-летнем возрасте отношение массы корней к массе хвои у пихты составляет 0,6–1,1, а у ели 0,5–0,8. На каждый килограмм корней у пихты приходится 12,8–20,3  $m^2$  площади поверхности хвои, у ели 9,5–15,3  $m^2$ .

Об изменении соотношения корней и ассимиляционного аппарата с возрастом можно проследить по данным для сосны обыкновенной и дуба черешчатого. В одинаковых почвенно-гидрологических условиях на среднернново-слабоподзолистых почвах у сосны в 12-летнем возрасте отношение массы корней к массе хвои составляет 1,1–3,2 в зависимости от положения дерева в древостое, а в 90-летнем возрасте 4,9–16,0. Площади ( $m^2$ ) поверхности хвои на 1 кг массы корней имеют значения соответственно 1,7–3,8 и 1,1–3,6  $m^2$ . С увеличением возраста отношение масс ассимиляционного аппарата и масс корней существенно увеличивается, а отношение площади поверхности хвои к массе корней несколько уменьшается.

У дуба черешчатого в 12-летнем возрасте на серых лесных почвах указанные показатели составляют соответственно 3,3–8,1 и 3,3–7,3  $m^2$ /кг, а в 27-летнем возрасте 5,2–8,9 и 15,7–34,5  $m^2$ /кг. В период интенсивного роста дуба при относительно небольшом увеличении соотношения масс корней и масс листьев происходит существенное (в 4,8–4,1 раза) увеличение площади поверхности листьев, приходящейся на 1 кг массы корней.

### Контрольные вопросы

1. Понятие корневой системы деревьев как биологической и морфологической системы. 2. Какие морфологические группы (категории) корней выделяются в корневой системе деревьев? 3. Чем обуславливаются особенности структуры корневой системы? 4. Группы древесных пород по характеру структуры корневых систем. 5. Что такое пластичность корневых систем? 6. Каковы особенности формирования корневых систем деревьев в оптимальных почвенно-гидрологических

ких условиях? 7. Каковы особенности формирования корневых систем деревьев под влиянием почвенно-экологических и гидрологических факторов? 8. Особенности соотношений корней и ассимилирующего аппарата древесных пород.

## Глава 5

### СТЕРЕОМЕТРИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ КОРНЕВЫХ СИСТЕМ ДЕРЕВЬЕВ И ДРЕВОСТОЕВ

#### 5.1. МОДЕЛИРОВАНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ КОРНЕВЫХ СИСТЕМ ДЕРЕВЬЕВ

Важная особенность функционирования корневой системы дерева — контактирование ее с почвой, откуда постоянно поглощаются вода и питательные вещества. В результате непрерывности почвообразовательного процесса постоянно высвобождаются питательные элементы в доступных для растений формах. Водные растворы этих элементов в соответствии с законами физики мигрируют в почве, передвигаясь из зон с большим градиентом увлажнения в иссушенные зоны. Всасывающая часть корневых систем на протяжении вегетационного периода поглощает воду из той зоны почвы, которая непосредственно с ней контактирует, что стимулирует приток почвенной влаги в эту зону. Однако при этом растение может находиться в условиях недостаточной обеспеченности питательными веществами. Новые порции почвенной влаги и питательных веществ, поступающих в зону влияния всасывающих корней, могут быть меньше потребности растения и интенсивности поглощения их корнями, что усугубляется с увеличением сухости почвы. В условиях достаточного увлажнения также не всегда питательные вещества могут присутствовать в почве в достаточном количестве. Любому типу почвы свойственна неравномерная концентрация потенциальных запасов питательных веществ. Например, большая их концентрация наблюдается в мертвых органических остатках (корнях, трупах почвенной мезофауны и т. д.), в ходах землероев, заполненных более гумусированной почвой, и т. д. В таких микроразонах наблюдается более высокая концентрация скопления питательных веществ в почвенных растворах.

Под влиянием хемотропизма направление роста корней ориентируется к этим зонам. После использования содержащихся в них запасов влаги и питательных веществ направление роста корней вновь изменяется в сторону большей концентрации питательных веществ.

Таким образом, одним из решающих факторов обеспечения необходимого контактирования запасов питательных веществ и всасывающей части корневой системы является **поступательное движение всасывающей части корневой системы**. Контактное взаимодействие корней и почвенных частиц проявляется тем эффективнее, чем **бóльшая всасывающая поверхность** корней представлена в данном объеме почвы. Но всасывающая

поверхность корней является производной длины и диаметров тонких физиологически активных корней, поэтому интенсивность контактирования корней с почвой зависит от характера их пространственного размещения.

Поскольку тонкие корни являются окончанием скелетных корней, их положение в почвенном пространстве зависит от положения скелетных корней корневой системы, т. е. пространственная структура скелетной основы корневой системы является важным элементом, характеризующим жизнеобеспеченность дерева.

Моделирование пространственной структуры корневых систем деревьев — задача сложная. Упрощенно ее можно представить характеристикой расположения структурных групп корней в их горизонтальной и вертикальной ориентации в почвенном пространстве.

## 5.2. ГОРИЗОНТАЛЬНАЯ И ВЕРТИКАЛЬНАЯ ПРОЕКЦИИ КОРНЕВЫХ СИСТЕМ ДЕРЕВЬЕВ

**Горизонтальные проекции корневых систем.** У отдельного дерева они формируются в результате роста скелетных горизонтальных корней первого порядка. Корни более высоких порядков ветвления обычно не выходят за пределы площади, занятой корнями первого порядка. Рост скелетных корней первого порядка изменяется с возрастом, и процесс формирования площади проекции корневых систем отражает эту особенность. Выделено четыре возрастных периода по интенсивности роста в длину корней первого порядка: относительно быстрый прирост (1—10 лет); наиболее интенсивный прирост (10—25 лет); снижение прироста (26—40 лет) и минимальный прирост (старше 40 лет).

Площадь проекции в каждом данном возрасте для соответствующих эдафических условий выражается формулой

$$S = aA + bB + cC + d n,$$

где  $a, b, c, d$  — средняя скорость прироста скелетных корней первого порядка в длину в соответствующем возрастном периоде;  $A, B, C$  — число лет соответствующего возрастного периода;  $n$  — число лет после 40-летнего возраста.

У деревьев, произрастающих в насаждении, в большинстве случаев горизонтальная проекция площади корневой системы асимметрична. Определение площади горизонтальной проекции корневых систем обязательно требует раскопки всех горизонтальных корней от ствола дерева до ростовых окончаний каждого корня. После этого схему размещения корней наносят на масштабную бумагу и вычисляют площадь проекции, как площадь прямоугольника, образованного линиями, соединяющими окончания корней.

Сравнить интенсивность прироста площади проекции с возрастом

возможно только после ее определения у деревьев в насаждениях разного возраста, произрастающих в одинаковых условиях. В связи с этим целесообразно при расчетах, сравнениях, анализах оперировать не показателями скорости роста корней, а приростом условного радиуса проекции корней, определяемым для круга, имеющего площадь, равную площади проекции соответствующей корневой системы.

В связи с тем что интенсивность прироста горизонтальных корней в длину изменяется с возрастом, соответственно изменяется и интенсивность прироста площади горизонтальной проекции корневых систем. У сосны обыкновенной, например, площадь проекции корневых систем наиболее интенсивно увеличивается в возрасте 18–30 лет, после чего существенно уменьшается.

Важной особенностью горизонтальных проекций корневых систем деревьев является их пространственное взаимоперекрытие, отражающее пространственное взаимопроникновение корневых систем. Степень пространственного взаимоперекрытия проекций корневых систем выражается отношением суммы горизонтальных проекций корневых систем деревьев в древостое к занимаемой ими физической площади. Она зависит от древесной породы, густоты и возраста древостоев.

**П р и м е р.** В чистых 10-летних культурах дуба на черноземных обыкновенных при густоте растений 6,1 тыс/га площадь горизонтальной проекции корневой системы среднего дерева ( $H = 3,0$  м,  $D = 4,3$  см) составила 10,2 м<sup>2</sup> и суммарная площадь горизонтальных проекций 62,2 тыс.м<sup>2</sup>/га. При густоте 10,0 тыс/га ( $H = 3,4$  м,  $D = 3,9$  см) площадь горизонтальной проекции корневой системы составила 8,7 м<sup>2</sup>, суммарная площадь проекций 87,0 тыс.м<sup>2</sup>/га. При густоте 22,1 тыс/га ( $H = 2,4$  м,  $D = 2,2$  см) площадь проекций корней одного дерева 5,8 м<sup>2</sup>, суммарная площадь 128,2 тыс.м<sup>2</sup>/га.

Таким образом, степень взаимоперекрытия проекций корневых систем деревьев в этих культурах составила при густоте 6,1; 10,0; 22,1 тыс/га соответственно 6,2; 8,7; 12,8.

Степень взаимоперекрытия горизонтальных проекций корневых систем деревьев называется **коэффициентом пространственного взаимопроникновения корневых систем**. С увеличением значения коэффициента взаимопроникновения увеличивается биологическая напряженность в подземной части древостоев.

**Вертикальные проекции корневых систем.** Пространственная структура корневых систем более полно может быть представлена сочетанием размещения корней горизонтальной и вертикальной ориентаций. Характер размещения корней вертикальной ориентации может быть графически выражен в виде вертикальной проекции корневой системы на соответствующую вертикальную плоскость. В связи с асимметричностью в размещении горизонтальных корней необходимо учитывать особенности строения вертикальной проекции корневых систем по двум направлениям: наибольшей длине многоугольника, представляющего площадь

горизонтальной проекции корневой системы, и наименьшей ее длине.

Характер вертикальных проекций корневых систем сосны обыкновенной, дуба черешчатого и других древесных пород показывает, что в период наиболее интенсивного роста стержневых корней формируется корневая система, которую условно можно считать конусовидной (рис. 13).

На почвах с уплотненным горизонтом определителем конусовидного характера пространственной структуры корневых систем может быть не стержневой, а якорный корень, прошедший уплотненный горизонт (через его архитектурные образования) и интенсивно растущий вглубь в более глубоких и менее плотных горизонтах почвы. С возрастом часть якорных корней достигает глубины проникновения корня-лидера (наиболее развитого корня) и пространственная структура корневой системы принимает форму, напоминающую усеченный конус, нижнее основание которого расположено на глубине предельного проникновения корней вертикальной ориентации.

На почвах, благоприятных для роста корней данной породы, глубиной предельного проникновения служит глубина проникновения корней, определяемая генетическими особенностями породы. Если в пределах горизонта почвы, ограниченного этой глубиной, располагаются корнепроницаемые зоны, грунтовые воды или горизонт с отсутствием доступной растению влаги, то глубина проникновения корней ограничивается этими зонами. На таких почвах конусовидная форма корневой системы быстрее преобразуется в форму усеченного конуса. Дальнейшая возрастная трансформация заключается в постепенном преобразовании конусовидной формы в форму сегмента, а затем цилиндра, диаметр которого определяется площадью горизонтальной проекции корневой системы,

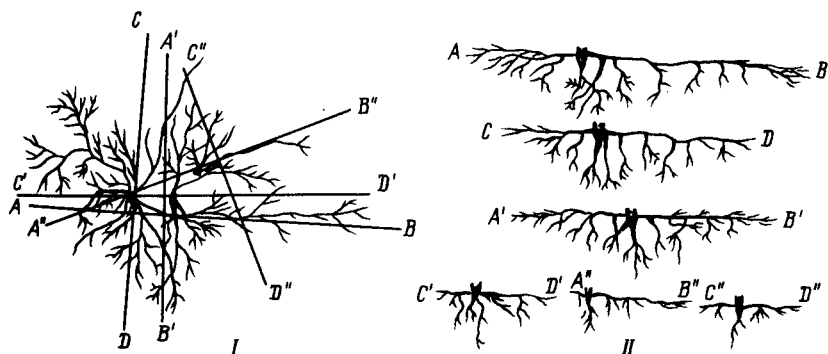


Рис. 13. Горизонтальные (I) и вертикальные (II) проекции корневых систем сосны обыкновенной 14-летнего возраста на дерново-подзолистых почвах. Буквами и линиями показано положение соответствующей плоскости вертикального профиля



высота — глубиной проникновения корней вертикальной ориентации. Таким образом, пространственная структура корневой системы представляет характер размещения скелетных корней различных групп в почвенном пространстве относительно вертикальной оси дерева. Она характеризуется площадью и конфигурацией горизонтальной и вертикальной проекций, объемом занимаемого почвенного пространства. Совокупность пространственных структур корневых систем отдельных деревьев в древостое характеризуется коэффициентом их пространственного взаимопроникновения.

### 5.3. ОБЪЕМ ПОЧВЕННОГО ПРОСТРАНСТВА, ЗАНИМАЕМОГО КОРНЕВОЙ СИСТЕМОЙ ДЕРЕВА

Размеры горизонтальных скелетных корней и характер горизонтальной проекции корней в сочетании с глубиной, характером проникновения и размещения корней в почве обуславливают размеры почвенного пространства, в котором размещается корневая система дерева, или объем его почвенного питания. Объем почвенного питания насаждения ( $V_{\text{нас}}$ ) определяется величиной корнедоступного горизонта почвы и представляет произведение площади насаждения  $S_{\text{нас}}$  на глубину проникновения корней  $H_{\text{нас}}$ :

$$V_{\text{нас}} = S_{\text{нас}} H_{\text{нас}}$$

Важная особенность пространственного размещения корневых систем деревьев при совместном их произрастании в древостое заключается в том, что один и тот же объем почвы могут использовать корневые системы разных деревьев. Это называется пространственным взаимопроникновением корневых систем.

Процесс формирования объема почвенного питания деревьев в насаждении имеет свои особенности и закономерности.

Интенсивность увеличения объема почвы, который ежегодно осваивают корневые системы, зависит от типа почвы и характера строения почвенного профиля. У деревьев лучшего роста сосны обыкновенной уже в 36-летнем возрасте объем почвенного питания на дерново-слабоподзолистых супесчаных почвах может составлять 264 м<sup>3</sup>, в то время как на дерново-среднеподзолистых оглеенных почвах такой объем почвенного питания деревья имеют только к 90-летнему возрасту. При этом наиболее существенные различия начинают проявляться с 10—14-летнего возраста, т. е. тогда, когда стержневые корни сосны достигают глубины размещения уплотненного оглеенного горизонта.

Наблюдается хорошо выраженная дифференциация между объемами почвенного питания деревьев разных групп роста. Объем почвенного питания деревьев лучшего роста может в 4,4—11,7 раза превышать объем почвенного питания деревьев, отстающих в росте, 12—41-летнего

возраста в сосновых насаждениях. С возрастом это различие увеличивается.

Объем почвенного питания деревьев изменяется в зависимости от густоты насаждения. Объем почвенного питания средних модельных деревьев (культуры дуба, созданные посевом на черноземах обыкновенных, Одесский лесхоззаг) наиболее высок при густоте 6,1 тыс/га и существенно снижается с увеличением густоты до 22 тыс/га. Вместе с тем суммарный объем пространства, занимаемого корневыми системами деревьев, повышается с увеличением густоты.

При густоте 6,1; 10,0; 22,1 тыс/га суммарный объем почвенного пространства составляет соответственно 84,2; 119,0; 179,0 м<sup>3</sup>. Коэффициент взаимопроникновения объемов почвенного пространства здесь составляет 2,1; 2,9; 4,3.

Несмотря на то что объемы почвенного пространства, освоенного корневыми системами деревьев, с возрастом увеличиваются, темпы их прироста снижаются. Наибольший среднегодовой прирост объемов питания так же, как и прирост площадей горизонтальных проекций корней, наблюдается в 14–30-летнем возрасте.

Величина объема почвенного питания, формирующаяся к тому или иному возрасту в соответствующих почвенно-гидрологических условиях, различна у разных древесных пород.

Рассмотренные особенности формирования объемов почвенного питания древесных растений усложняются тем, что единицы объемов почвы, освоенные той или иной породой, неравнозначны. Если корневые системы, например, определенных деревьев дуба и сосны в данных условиях занимают одинаковый объем почвенного пространства, то это не означает, что они находятся в одинаковых условиях почвенного питания. Это положение обусловлено двумя концепциями. Прежде всего тем, что каждой породе присущи индивидуальные биологические особенности в части интенсивности использования почвы — потребления влаги, питательных веществ и т. д. Кроме того, различиями в морфологическом строении корневых систем, в результате чего в одном и том же почвенном пространстве у деревьев разных пород может быть размещено различное число корней. Для сопоставления и анализа этого важного качественного показателя применяют коэффициент напряженности  $K_n$  использования занятого почвенного пространства, представляющий отношение общей длины скелетных корней дерева к объему почвы, освоенному его корневой системой (м/м<sup>3</sup>):

$$K_n = L/V_d,$$

где  $L$  — общая длина скелетных корней дерева;  $V_d$  — объем почвы, освоенный его корневой системой.

Коэффициент напряженности отражает не только количественное вы-

ражение присутствующих в почве скелетных корней. Его значение будет возрастать, если учитывать наличие зависимости в соотношении скелетных и тонких корней.

Анализ  $K_n$  позволил установить ранее неизвестные особенности строения и формирования корневых систем. Оказалось, что коэффициент напряженности увеличивается с увеличением густоты насаждений. Так, для средних деревьев дуба черешчатого 10-летнего возраста на черноземах обыкновенных он составил при густоте 6,1 тыс/га  $4,1 \text{ м/м}^3$ , 10 тыс/га —  $5 \text{ м/м}^3$ , 22,1 тыс/га —  $5,2 \text{ м/м}^3$ .

Коэффициент напряженности для одной и той же породы изменяется в зависимости от положения дерева в насаждении. У деревьев, отстающих в росте, коэффициент напряженности увеличивается по сравнению с деревьями лучшего роста в 1,1—3,7 раза т. е. резерв жизнеспособности у деревьев лучшего роста значительно выше. Высокая напряженность использования почвенного пространства корнями деревьев более слабого роста усиливается еще и в результате пространственного взаимопроникновения корневых систем, когда данный почвенный объем используется не одним, а несколькими деревьями.

Усиленное использование почвенного пространства в пределах размещения корневых систем отставших в росте деревьев — одна из причин явления самоизреживания излишне густых древостоев. С возрастом коэффициент напряженности увеличивается. Для средних деревьев дуба на черноземах обыкновенных он составляет в 10-летнем возрасте  $5,7 \text{ м/м}^3$ , в 18-летнем возрасте в том же насаждении  $7,4 \text{ м/м}^3$ , на серых лесных почвах в 12-летнем возрасте  $7,6$ , в 25-летнем  $25 \text{ м/м}^3$ .

Коэффициент напряженности, характеризуя одну из важных биологических особенностей корневых систем, отражает не менее важную сущность их морфологического строения, т. е. компактность (плотность, габаритность). Если одна древесная порода или дерево размещает в одном и том же объеме почвенного пространства большее число корней, чем другая порода, то строение корневых систем в первом случае будет более компактным, чем во втором. И наоборот, строение корневых систем во втором случае будет менее компактным или более раскидистым, чем в первом. Особенно важен показатель компактности при оценке и сравнении строения корневых систем разных древесных пород.

**П р и м е р.** На экспериментальном участке, заложенном на дерново-подзолистых и серых лесных почвах (Западная лесостепь Львовской области), сравнивали компактность корневой системы сосны обыкновенной и березы повислой, или европейской и пихты белой. При совместном парном их произрастании в смешанных насаждениях коэффициент компактности корневой системы сосны в возрасте 27 лет на среднедерново-слабоподзолистых почвах, подстилаемых оглененным песком, у деревьев лучшего роста составил  $10,9 \text{ м/м}^3$ ; березы —  $39,9 \text{ м/м}^3$ . Коэффициент компактности корневой системы ели в возрасте 18 лет на серой лесной почве у деревьев лучшего роста составил  $11,6 \text{ м/м}^3$ , среднего роста —  $14,1 \text{ м/м}^3$ , отстающих в росте —  $17,1 \text{ м/м}^3$ , корневой системы пихты соответственно  $36,6$ ;  $31,5$ ;  $30,2 \text{ м/м}^3$ .

По увеличению показателя компактности корневых систем древесные породы распределяются таким образом: дуб черешчатый, клен явор, ель европейская, сосна обыкновенная, липа крупнолистная, пихта белая, береза повислая (как и по показателю коэффициента ветвистости корней). Если полученные средние для данных пород показатели компактности распределить по группам, то в первую группу (показатель компактности  $9,0-11,2 \text{ м/м}^3$ ) войдут дуб и клен, в среднюю (показатель компактности  $14,2-22 \text{ м/м}^3$ ) — ель, сосна, липа и в третью (показатель компактности  $32,8-39,9 \text{ м/м}^3$ ) — пихта и береза.

Установление компактности имеет не только познавательное значение, позволяющее более полно охарактеризовать морфологические особенности древесных пород. В практике лесокультурного дела и в практическом лесоводстве положительный результат получается часто при совместном выращивании древесных пород, имеющих различную компактность корневых систем, например дуба с липой, сосны с березой, ели с пихтой и т. д. Сочетание древесных пород, относящихся по показателю компактности к различным группам, дает благоприятные результаты, а смешение пород одной группы компактности является нежелательным.

Пространственное взаимопроникновение корневых систем древесных пород в смешанных лесных насаждениях неодинаково. Большей способностью проникать в зону корневых систем других пород обладают породы с относительно большей компактностью корневой системы, в то же время корни этих пород существенно разрыхляют корнеобитаемый горизонт почвы. Вследствие этого после отмирания отдельных деревьев деревья пород с меньшей компактностью корневой системы активно осваивают более глубокие и плотные слои почвы, используя ризотектонику, оставшуюся от пород с более компактной корневой системой. Этим, например, объясняется явление, когда на почвах с повышенной плотностью примесь березы в березово-сосновых древостоях способствует более глубокому проникновению корневых систем сосны в глубь почвы.

#### **5.4. ПРОСТРАНСТВЕННОЕ ВЗАИМОПРОНИКНОВЕНИЕ КОРНЕВЫХ СИСТЕМ ДЕРЕВЬЕВ**

В отличие от надземной части, корневые системы деревьев обладают способностью пространственного взаимопроникновения, т. е. в пределах площади размещения корневых систем одного дерева могут находиться корневые системы нескольких других деревьев (рис. 14).

Для насаждений сосны обыкновенной на дерново-подзолистых почвах взаимопроникновение составляет от  $11,2 \pm 0,9$  до  $12,2 \pm 0,9$  при средней величине  $11,8 \pm 0,7$  ( $\sigma = \pm 4,12$ ,  $C = 34,9\%$ ,  $P = 5,8\%$ , где  $\sigma$  — среднеквадратическое отклонение,  $C$  — коэффициент вариации,  $P$  — точность опыта).

Между площадью проекции крон и корней выявлена очень тесная корреляционная зависимость, характеризующаяся коэффициентом корреляции  $r = 0,85 \pm 0,04$ .

У дуба черешчатого площадь проекции корней также значительно превышает площадь проекции крон. На черноземах обыкновенных в 10-летних культурах превышение составило для деревьев лучшего роста 5,4—9,2 раза, среднего роста 4,9—14,4 раза и для деревьев, отстающих в росте, 6,6—11,8 раза. С увеличением густоты насаждения превышение проекции корней над проекцией крон увеличивается, т. е. увеличение густоты более интенсивно сдерживает развитие крон, чем корневых систем. Среднее превышение проекции корневых систем над проекцией крон у дуба черешчатого в целом для насаждений составляет  $8,3 \pm 0,3$  ( $\sigma = 0,8$ ,  $C = 9,6\%$ ,  $P = 3,6\%$ ). Высокая достоверность разницы между рассматриваемым показателем у сосны и дуба ( $t = 4,6$ ) позволяет считать его признаком, характеризующим биологические особенности древесных пород.

Сумма проекций корневых систем деревьев в насаждении обычно значительно превышает его физическую площадь: в зависимости от густоты и возраста в сосновых насаждениях в 7,5—12,9 раза, в насаждениях дуба в 7,7—12,3 раза. Физическая площадь, занимаемая насаждениями разной густоты, неравнозначна по интенсивности ее использования корнями деревьев. Показателем для древостоев данной породы в конкретных почвенных условиях следует считать сумму площадей проекций корней в период наивысшей производительности древостоя, т. е. в период наивысшего уровня текущего прироста. Использование данного принципа позволяет разрабатывать и рекомендовать производству критерии оптимальных сумм проекций корней, а на их основе оптимальные полноты в возрастной динамике.

В смешанных насаждениях отношение сумм проекций корневых систем

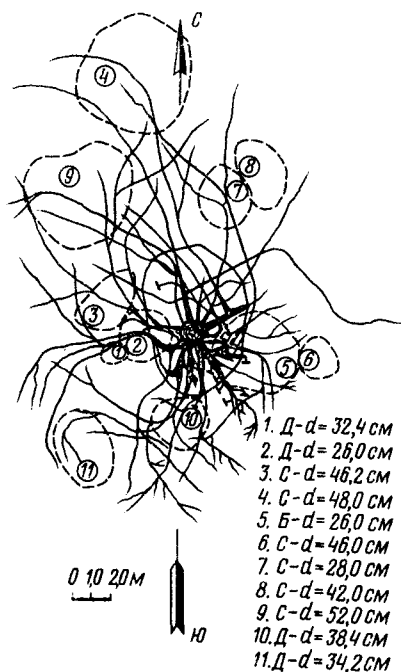


Рис. 14. Горизонтальная проекция корневой системы и кроны дуба 90-летнего возраста. В пределах площади проекции размещаются 11 других деревьев сосны и дуба

тем дает представление об интенсивности использования жизненного почвенного пространства деревьями соответствующих пород. Важное значение для понимания биологии лесного насаждения имеют особенности не только плоскостного, но и объемного взаимопроникновения корневых систем. Интенсивность взаимопроникновения площадей проекций корней во многом предопределяет интенсивность их объемного проникновения, однако закономерность формирования объемного проникновения и его числовые характеристики принципиально отличаются друг от друга.

Горизонтальные и вертикальные проекции корневых систем позволяют с определенной долей условности принять пространственную фигуру их размещения в большинстве случаев в виде конуса или усеченного конуса. Объем почвенного пространства, занимаемого корневой системой каждого дерева, есть производное от площади ее горизонтальной проекции и глубины проникновения лидирующего корня вертикальной ориентации.

#### **5.5. СТРУКТУРА ИСПОЛЬЗОВАНИЯ КОРНЕОБИТАЕМОГО ГОРИЗОНТА ПОЧВЫ**

Общий объем почвенного пространства, используемого насаждением, определяется как произведение занимаемой им площади на глубину проникновения корней древесных пород. В результате стереометрического анализа установлена доля почвенного пространства, используемого корневыми системами деревьев разных групп роста. Наибольшая доля этого пространства обычно занята деревьями лучшего и среднего роста, как представлено ниже (табл. 10).

Поскольку корневые системы деревьев находятся в пространственном взаимопроникновении, то определенная часть почвы в пределах корнеобитаемого горизонта в период усиленного роста стержневых корней в глубину постоянно остается свободной.

Часть почвенного пространства занята корнями только наиболее развитых деревьев, часть — корнями лучших и средних деревьев. В то же время в значительной части почвенного пространства, расположенного в верхних горизонтах, одновременно размещаются деревья всех групп роста. Свободное жизненное пространство и доля почвенного пространства, освоенного корнями только одной группы роста, служат хорошим индикатором уровня биологической устойчивости насаждений в данных почвенных условиях (табл. 11).

Продолжительность периода формирования пространственного взаимопроникновения корневых систем зависит от почвенных условий и в основном от глубины корнедоступного горизонта почвы. На глубоких почвах этот период может продолжаться долго с сохранением резерва незанятого жизненного пространства, а на почвах с неглубоким залега-

**10. Доля почвенного пространства, занятого корневыми системами деревьев**

Возраст культур, лет	Количество деревьев, тыс/га	Объем корнеобитаемого горизонта почвы, тыс.м <sup>3</sup>	Объем почвы, занятой корнями деревьев, % от объема корнеобитаемого горизонта почвы		
			лучших	средних	отстающих
<i>Дуб черешчатый</i>					
9	8,0	16,7	67,1	63,5	39,6
16	7,4	18,7	61,7	66,7	26,1
18	13,1	48,2	62,3	52,2	22,1
19	5,3	18,8	92,5	68,2	38,5
<i>Сосна обыкновенная</i>					
12	6,2	17,5	65,9	59,0	10,1
24	2,2	40,5	74,8	52,4	27,6
36	0,8	45,0	48,8	61,5	21,7

**11. Занятость корнеобитаемого горизонта почвы корневыми системами деревьев в насаждении**

Возраст деревьев, лет	Количество деревьев, тыс/га	Объем корнеобитаемого слоя почвы, тыс.м <sup>3</sup>	В том числе занято корневыми системами деревьев, %				Объем корнеобитаемого слоя почвы, не занятого корневыми системами, %
			лучших средних отстающих	лучших средних	лучших	всего	
<i>Дуб черешчатый</i>							
9	8,0	16,7	39,6	20,4	10,7	70,7	29,3
16	7,3	18,6	23,3	23,3	35,2	81,2	18,2
18	13,1	48,2	22,1	23,6	23,2	68,9	31,1
<i>Сосна обыкновенная</i>							
12	6,2	17,5	10,1	39,6	25,4	75,1	24,9
24	2,2	40,5	23,6	34,4	16,7	74,4	25,3
36	0,8	45,0	11,1	29,3	20,6	61,0	39,0

нием корнепроницаемых уплотненных горизонтов или грунтовых вод продолжительность его соответственно сокращается. Здесь быстро прекращается рост корней в глубину, но и быстро осваивается корнями весь корнедоступный горизонт почвы.

На достаточно плодородных почвах с указанным типом строения почвенного профиля в первые периоды роста, когда стержневые корни деревьев не достигают уплотненного горизонта, производительность

насаждений может оцениваться I и даже Ia классами бонитета, но в последующем возрасте, после того как корнедоступное почвенное пространство будет полностью освоено, класс бонитета может снизиться в соответствии с мощностью корнедоступного горизонта и его плодородием.

#### **5.6. ПЕРИОДЫ ФОРМИРОВАНИЯ ПОДЗЕМНОЙ И НАДЗЕМНОЙ ЧАСТЕЙ ДРЕВОСТОЕВ**

Формирование пространственной структуры корневых систем отдельных деревьев и насаждений в целом — процесс непрерывный и сложный. В самом начальном периоде, после появления всходов деревьев в процессе естественного возобновления или после посадки лесных культур корневые системы или отдельные корни вступают в физический и физиологический контакт с элементами почвенной среды. Это период приживания корневых систем.

В последующем на протяжении определенного периода времени корневые системы растут, не соприкасаясь друг с другом, т. е. их горизонтальные проекции не перекрываются, а следовательно, объемы занятого почвенного пространства не контактируют. Это период обособленного пространственного размещения корневых систем, когда растут в длину горизонтальные корни, формируется и углубляется стержневой корень. Корневые системы в это время формируются в соответствии с закономерностями роста горизонтальных и стержневых корней, обусловленными биологическими особенностями породы, и в соответствии с конкретными почвенными условиями.

Пространственное соприкосновение (смыкание) корневых систем через их горизонтальные проекции наступает значительно быстрее, чем смыкание крон. Физиологическая и морфологическая особенности древесных пород в сочетании с условиями среды обитания определяют периоды пространственного смыкания корневых систем без обязательного их физического контактирования. Смыкание корневых систем начинается с того момента, когда часть их корней или отдельные корни соприкоснутся своими горизонтальными проекциями. Тогда и начинается совместное для нескольких деревьев использование одного и того же почвенного объема. С этого же периода начинается процесс взаимодействия корневых систем, проявляющийся вначале в виде потребления почвенной влаги и питательных веществ, а затем в выделении в почву живого или мертвого органического вещества. Период, характеризующийся контактированием корней горизонтальной ориентации и свободным ростом стержневых корней, — период формирования пространственного взаимопроникновения корневых систем. Он заканчивается, когда лидирующие корни вертикальной ориентации достигают максимальной глубины проникновения в почву. На протяжении этого периода



происходит процесс дифференциации корневых систем, в динамике которого постепенно корневые системы деревьев более слабого роста оказываются полностью в сфере расположения корней других, более сильных в росте деревьев. В надземной части этому периоду соответствует процесс усиленной дифференциации деревьев по высоте, диаметру, развитию крон и т. д. В результате этого отмечается и усиленный рост горизонтальных корней в длину, что способствует интенсивному пространственному взаимопроникновению корневых систем, начиная с верхних горизонтов почвы. Свободный и достаточно интенсивный рост стержневых корней вглубь позволяет осваивать все новые и новые участки почвенного жизненного пространства. Глубинные горизонты почвы осваиваются корнями наиболее рослых деревьев, в это же время в более верхних горизонтах почвы продолжает нарастать интенсивность пространственного проникновения корневых систем.

После того как стержневые, или лидирующие, корни вертикальной ориентации достигают максимально возможной глубины проникновения, начинается следующий этап развития корневых систем насаждений — период усиленного наращивания корненоселенности по всему освоенному почвенному профилю. Он характерен развитием вертикальных ответвлений от горизонтальных корней, их ветвлением, а также усиленным ветвлением и углублением вновь образованных скелетных корней горизонтальной ориентации. Вместе с тем интенсивно продолжается процесс пространственного взаимопроникновения корневых систем. Эти явления сопровождаются угнетенностью отстающих в росте деревьев, что происходит в процессе естественного самоизреживания древостоя. Один из отличительных и характерных признаков рассматриваемого этапа — интенсивно увеличивающееся пространственное взаимопроникновение корневых систем в результате роста в длину скелетных корней первого порядка. Жизненное пространство, высвобождающееся в процессе отпада деревьев, быстро осваивается корнями других деревьев. В связи с этим в возрастном аспекте данный период заканчивается, когда рост горизонтальных корней в длину и прирост площади проекции корневых систем достигают минимальных размеров. Например, для сосны это возраст 40—45 лет.

Заключительный период развития древостоя характеризуется снижением темпа пространственного взаимопроникновения. В результате ветвления корней, массового образования корней второго и третьего порядков в пределах освоенного почвенного пространства увеличивается его корненоселенность. Под влиянием этого в зонах размещения корневых систем двух, трех и более деревьев резко усиливается конкуренция за питательные вещества и влагу, наступает явление перенаселенности почвы корнями, сопровождающееся естественным отпадом взрослых деревьев. Однако в отличие от предыдущего этапа корневые системы оставшихся деревьев используют высвободившиеся жизненные

резервы только частично. В зону разрядки биологической напряженности не могут проникнуть новые корневые системы, поскольку рост скелетных корней первого порядка в длину уже прекратился, а корни последующих порядков ветвления в этом возрасте еще не выходят за пределы ранее сформировавшейся площади проекции корневой системы.

В насаждении накапливаются потенциальные резервы почвенного жизненного пространства, которые в естественных условиях используются в дальнейшем корневыми системами появившегося подроста. Это период разрядки биологической напряженности и накопления резервов жизненного пространства в корнеобитаемом горизонте почвы.

Образовавшийся резерв жизненного почвенного пространства в начале этого этапа представляется отдельными зонами пониженной биологической напряженности, т. е. зонами с существенно меньшей степенью корненонаселенности по сравнению с общим состоянием корнеосвоенного горизонта почвы данным древостоем. Эти зоны постепенно заселяются самосевом лесных пород, из которого в дальнейшем формируется последующее поколение леса.

Появлению, росту и развитию самосева способствуют также изменившиеся в результате отпада отдельных взрослых деревьев экологические условия над поверхностью почвы, что проявляется прежде всего в усилении освещенности. Не менее решающее значение для сохранности подроста имеет устранение корневой конкуренции. Например, в еловых древостоях при изоляции участков леса от корней взрослых деревьев без изреживания полосы древостоя на этих участках быстро появляется и успешно растет подрост ели.

Весь сложный процесс формирования пространственного размещения корневых систем в насаждениях можно представить в виде последовательно сменяющих друг друга периодов. Естественный процесс этого явления гораздо сложнее, однако представленная модель расширяет познания в области формирования подземной части древостоев в корреляции с развитием их надземной части (табл. 12).

Заключительным периодом формирования корневых систем древостоев является одиночное стояние материнских деревьев, оставшихся от прежнего древостоя после его распада. Для этого этапа характерно то, что корневые системы оставшихся деревьев расположены изолированно друг от друга и используют занятый объем почвенного пространства единолично. В промежутках между такими корневыми системами расположены корневые системы молодых деревьев последующего разновозрастного поколения леса, которое формирует свою подземную часть в соответствии с особенностями заключительного периода.

В естественных условиях наблюдается бесконечный цикл этапов развития корневых систем, переходящих друг в друга и в определенных временных периодах сосуществующих друг с другом. Изменение

## 12. Периоды естественного развития древостоев

Период	Ориентировочный возрастной диапазон	Подземная часть древостоя	Надземная часть древостоя
Адаптация корневых систем	Один год после появления самосева или создания культур	Формирование физического и биологического контакта корней с элементами почвенной среды	Свободное стояние растений, физическое и биологическое взаимодействие с неживыми и живыми элементами надземной среды
Обособленное размещение корневых систем в почвенной среде	До 2—3 лет	Интенсивный рост корней, углубление стержневого корня, формирование скелетной основы (корневые системы обособлены)	То же
Формирование пространственного взаимопроникновения корневых систем	5—30 лет	Перекрытие горизонтальных проекций корневых систем, свободный рост стержневого корня, формирование вертикальных ответвлений от корней горизонтальной ориентации, дифференциация корневых систем	Свободное стояние растений в начале периода, смыкание крон, формирование внутривидовых и межвидовых биологических взаимоотношений между деревьями, усиление дифференциации надземных частей растений, сопровождающейся отпадом части деревьев
Усиленное наращивание биологической напряженности почвенного пространства, ранее освоенного корневой системой	30—60 лет	Максимальная глубина проникновения стержневых корней и вертикальных ответвлений от корней горизонтальной ориентации, усиление интенсивности пространственного объемного взаимопроникновения корневых систем, снижение прироста скелетных корней горизонтальной ориентации первого порядка (минимальное значение или прекращение), насыщение молодыми корнями различных по-	Интенсивное наращивание текущего прироста по диаметру, высоте, объему стволов

Период	Ориентировочный возрастной диа- пазон	Подземная часть древостоя	Надземная часть древостоя
Разрядка биоло- гической напряжен- ности и накопление резервов жизненно- го пространства в корнеобитаемых горизонтах почвы	60 и более лет	рядков ветвления ре- зервов жизненного поч- венного пространства Отмирание корневых систем части деревьев (освождающийся резерв почвенного пространства не осваи- вается за счет расши- рения зоны размеще- ния корней оставших- ся живых деревьев. Этот резерв исполь- зуется ими частично, только за счет разви- тия молодых ответв- лений в пределах зоны почвенного простран- ства, ранее занятого корневой системой)	Естественный отпад взрослых деревьев и распад древостоя, появление прогалин и окон, формиро- вание самосева, смена поколений леса

характера использования жизненного почвенного пространства в естественных условиях синхронно смене пород и происходит под влиянием генетически обусловленных особенностей строения корневых систем лесных пород, пришедших на смену предшествующему поколению леса. В бесконечном процессе смены пород, имевшем место в естественных лесах без вмешательства человека и вне влияния его производственной и хозяйственной деятельности, ассортимент последовательно сменявшихся друг друга пород определялся в основном двумя факторами. Первый из них — почвенно-гидрологические и климатические особенности данного района, второй — внутрибиологические свойства древесных пород. Оба этих фактора эволюционно взаимообусловлены.

#### Контрольные вопросы

1. Особенности формирования горизонтальной и вертикальной проекций корней.
2. Сущность коэффициента биологической напряженности в почвенном пространстве, занятом корневой системой дерева.
3. Особенности формирования объема почвенного питания дерева в насаждении.
4. Что отражает коэффициент компактности корневой системы?
5. Как выражается степень пространственного взаимопроникновения корневых систем деревьев в насаждении?
6. Особенности использования почвенного пространства корневыми системами деревьев в насаждении.
7. Охарактеризуйте периоды развития древостоев в области корнеобитаемой зоны почвы в увязке с развитием их надземной части.

## Глава 6

### РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ФИТОМАССЫ ПО ЧАСТЯМ ДЕРЕВА И В КОРНЕВОЙ СИСТЕМЕ

#### 6.1. ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ФИТОМАССЫ

Продолжительность существования каждого отдельного дерева, как и любого другого живого организма, ограничена определенными пределами. Длительное существование соответствующих видов живых организмов обусловлено способностью создания подобных себе организмов. У зеленых растений эта способность проявляется через биологический механизм образования семян, зародыши которых в определенных условиях внешней среды заново проходят все стадии роста и развития от зачаточного состояния до взрослого организма.

Рост растений сопровождается накоплением органической массы, необходимой для построения отдельных морфологических органов. На накопление органической массы требуется соответствующее количество первичных элементов, называемых элементами питания. К их числу относятся минеральные химические элементы и азот, извлекаемые растениями из почвы, а также углерод, добываемый растениями из углекислого газа атмосферы. В этом аспекте можно представить растение как живую фабрику, производящую сложные органические соединения из первоначально разнородных, разрозненных элементов. Одним из этапов этого производства является расщепление более сложного соединения углекислого газа для получения молекулярного углерода, который затем вовлекается в основной цикл производства. Конечной продукцией этого процесса является образование зародышевых клеток и обеспечение их определенным количеством органического вещества, необходимого для поддержания жизненных процессов зародыша в период покоя и обеспечения его жизнедеятельности в период прорастания. Зародыш и запасы питательного вещества сосредоточены в семенах. Процесс производства органического вещества требует затрат энергии. Зеленые растения используют для этого определенную, довольно незначительную (1—2,5 %) долю энергии видимого спектра солнечных лучей.

Процесс жизнедеятельности зеленого растения сводится к усвоению питательных элементов из почвы и атмосферы (в основном углерода), усвоению солнечной энергии, производству (синтезу) органического вещества, складированию запасов органического вещества и образованию семян.

Функциональные особенности отдельных частей данного процесса имеют существенные и принципиальные различия. В процессе эволюции у растений соответственно этим особенностям сформировались определенные морфологические органы с узконаправленной специализацией. Поглощение минеральных питательных веществ и азота из почвы осу-

ществляется корнями, поглощение углекислого газа из атмосферы — листьями, усвоение солнечной энергии и первичный синтез сложных органических веществ — хлорофиллом, сконцентрированным в тканях листа, органические вещества накапливаются в морфологических органах. Функцию образования семян выполняют специальные репродуцирующие органы.

Одна из особенностей древесных и кустарниковых растений — наличие ствола. Стволу присущи определенные функции, в числе которых осуществление механической опоры для ассимилирующего аппарата, а также транспортировка минеральных питательных веществ от корней к листьям и органических веществ от листьев к корням (корни, ствол, ветви являются морфологическими органами, в которых накапливаются запасы питательных веществ). Существует хорошо выраженная корреляционная связь между линейными, объемными и весовыми характеристиками, определяющими соответствующие количественные соотношения морфологических органов дерева.

В процессе эволюции растений выработался закон сбалансированности развития их морфологических органов. Закономерности этих соотношений передаются по наследству из поколения в поколение и являются генетически обусловленным признаком вида.

Конкретные условия среды обитания растений могут существенно влиять на интенсивность развития того или иного морфологического органа.

Биологическая устойчивость отдельного вида растений была бы невозможна, если бы в процессе эволюции не выработалась способность к пластичности морфологических органов, т. е. способность изменения интенсивности их развития под влиянием и в соответствии с условиями окружающей среды. Например, имея определенный оптимальный размер, листовая пластинка дерева, произрастающего в условиях избыточного освещения, формируется меньшего размера, а в условиях недостаточного освещения — большего. На относительно открытом месте крона более раскидистая, с большим количеством толстых ветвей, а в условиях плотного стояния деревьев крона сужена, ветви тонкие. Пластичность корневых систем также проявляется под влиянием окружающих условий, в основном в зависимости от гидрологического режима, физического строения и химического состава почвы. В результате пластичности морфологических органов и соответствующих условий среды может изменяться их соотношение. Необходимое условие для более глубокого понимания биологии древостоя, растительности и других видов — знание законов изменения соотношений надземной и подземной частей.

Наиболее общим для всех зеленых растений является закон изменения соотношения массы надземной части и корневой системы с изменением потенциального плодородия почвы и теплового баланса местнос-

ти. В более тяжелых эдафических условиях растительные организмы развивают относительно большую по массе корневую систему.

В этой связи интересны работы Н.И. Базилевича и Л.Е. Родина (1965), обобщивших имеющиеся в литературе данные о соотношении надземной и подземной частей растений по природным зонам нашей страны. Оказалось, что запасы корневой массы от общей массы растительных ассоциаций составили: в арктических тундрах 69–73 %, кустарничковых тундрах 83, лесотундре 21, хвойных лесах 15–30, лиственных лесах 15–25, степных сообществах 80–90 %. С ухудшением условий в направлении к северу и югу от подзоны широколиственных лесов относительное участие корневой массы растений увеличивается. Наиболее высок этот показатель у растений, произрастающих в экстремальных условиях. Например, отношение массы корня к массе надземной части у ревеня туркестанского составляет 50:1, у некоторых видов осок 20:1.

Таким образом, общебиологический закон, определяющий соотношение надземной и подземной частей растений, формируется под влиянием ряда факторов, характерных для данного физико-географического и климатического региона. К этим факторам можно отнести генетически обусловленные биологические особенности, индивидуальные для каждого вида растений, регулирующие соотношение морфологических органов, почвенно-гидрологические условия, возраст растительных организмов.

Распределение фитомассы по морфологическим частям дерева для дуба и сосны в смешанных древостоях на дерново-подзолистых почвах (свежая суборь), для ели и пихты на серых лесных почвах (свежий сугруд) приведено в табл. 13.

В одинаковых условиях и одинаковых возрастах разные древесные породы имеют различное распределение органической массы по своим морфологическим частям. Например, в 13-летнем возрасте у дуба масса стволовой древесины составляет 48,6 %, корневой 36,6, у сосны соответственно 60,4 и 15,0 %. В 18-летнем возрасте у ели масса стволовой древесины 39,6 %, у пихты 48,2 %. Эти различия вызваны биологическими особенностями рассматриваемых древесных пород.

По данным табл. 12 также можно увидеть влияние возраста на изменение соотношений массы морфологических частей дерева. Так, если стволовая древесина занимала от общей массы деревьев дуба в 6-летнем возрасте 25,3 %, то уже в 13-летнем возрасте она составляла 48,6, а в 90-летнем возрасте 73,2 %. Соответствующие изменения наблюдаются и по другим частям дерева. Общей закономерностью здесь является то, что с увеличением возраста доля участия массы стволовой древесины в общей массе дерева увеличивается, а доля участия массы корней и листьев уменьшается.

Характер влияния возраста деревьев на распределение фитомассы также обусловлен генетическими особенностями породы. Например, дуб

**13. Распределение фитомассы по морфологическим частям дерева  
в сосново-дубовых, дубово-сосновых и елово-пихтовых древостоях**

Возраст древостоя, лет	Порода	Количество деревьев, тыс/га	Средние		Всего сухой фитомассы, т/га	В том числе, %			
			диаметр, см	высота, м		ствол	ветви	листья	корни
6	Дуб черешчатый	5020	1,7*	0,93	0,9	25,3	12,1	18,7	43,9
	Сосна обыкновенная	4280	4,1*	1,98	9,4	27,7	31,8	29,8	8,5
13	Дуб черешчатый	4040	4,7	5,2	12,6	48,6	6,9	7,9	36,6
	Сосна обыкновенная	3400	8,9	7,95	40,3	60,64	14,7	9,9	15,0
90	Дуб черешчатый	26	31,1	25,0	52,9	73,2	11,2	1,7	13,9
	Сосна обыкновенная	216	42,3	28,5	284,0	77,7	7,3	2,0	13,0
18	Ель европейская	820	6,5	5,3	4,8	39,6	32,9	20,8	16,7
	Пихта белая	4820	6,5	5,4	32,8	48,2	20,7	16,5	14,6

\* На высоте 25 см.

черешчатый во всех возрастных периодах накапливает по сравнению с сосной обыкновенной меньше фитомассы в стволовой части и в кроне. Относительное участие фитомассы корней в общей массе дерева у дуба в молодом возрасте в 1,5—2,4 раза больше, чем у сосны.

Ель европейская к 18-летнему возрасту накапливает стволовой древесины на 18 % меньше, чем пихта белая. Однако в кроне, хвое и корнях относительное участие фитомассы больше, чем у пихты, соответственно на 10, 20 и 14,4 %.

С изменением возраста это соотношение существенно меняется. Так, если у дуба в 6-летнем возрасте корневая масса составляла от общей массы 43,9 %, в 13-летнем возрасте 36,6, то в 90-летнем возрасте всего 13,9 %.

Изменение почвенно-гидрологических условий вызывает и определенные изменения соотношения фитомассы отдельных морфологических частей дерева (в ельниках Карпат с ухудшением экологических условий в результате повышения местоположения насаждений над ур. м. от 1100 до 1400 м масса корней по отношению к массе ствола увеличилась с 6,8 до 16,5 %). В лучших условиях освещенности и обеспеченности жизненно важным пространством в нормально разреженных ельниках



доля сухой массы хвои составляет 35 %, а в условиях сильной засушенности древостоев 43 % общей массы дерева.

Ухудшение экологических условий вызывает увеличение относительного участия массы корневой системы ассимилирующего аппарата деревьев.

На соотношении фитомассы морфологических частей деревьев влияет их положение в древостое. У более угнетенных экземпляров относительное участие массы ассимиляционного аппарата и корней увеличивается.

С возрастом в общей массе дерева увеличивается относительное участие массы ствола, но уменьшается участие массы корней. Это наиболее существенно проявляется у дуба черешчатого и ели европейской, а у сосны обыкновенной менее резко.

## **6.2. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ОРГАНИЧЕСКОЙ МАССЫ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ ПО КОРНЯМ РАЗЛИЧНЫХ КАТЕГОРИЙ**

С возрастом образуются корни более высоких порядков ветвления. Одновременно увеличиваются длина, диаметр и масса корней более низких порядков ветвления и стержневого корня. При этом происходит перераспределение долевого участия корней различных категорий в общей длине и массе корней корневой системы дерева. Основные закономерности этого процесса можно рассмотреть на примере возрастных изменений распределения относительных запасов в корневой системе сосны обыкновенной I класса бонитета на дерново-подзолистых почвах.

Относительное участие корней вертикальной ориентации (стержневые в сумме с вертикальными ответвлениями от якорных корней) в общей массе корневой системы с возрастом увеличивается. В 14 лет оно составляет 19,5 %, в 23 года 32,9, в 90 лет 37,6 %. В то же время относительное участие корней горизонтальной ориентации уменьшается с 80,7 до 62,4 %. Это происходит за счет снижения долевого участия горизонтальных корней первого порядка ветвления. Корни второго, третьего и последующих порядков ветвления принимают незначительное участие в общей массе корней.

В начальном периоде развития деревьев относительное участие массы стержневого корня приближается или равно 100 %. С образованием ответвлений первого порядка участие стержневого корня в общей массе корневой системы снижается и с 4—10-летнего возраста имеет минимальное значение. В дальнейшем, когда происходит интенсивное увеличение диаметра стержневого корня, его ткани разрастаются и как бы обволакивают основания корней первого порядка ветвления. Таким образом, часть массы корней, ранее относящаяся к корням горизонтальной ориентации первого порядка, постепенно поглощается стержневым корнем, что способствует интенсивному увеличению относительного участия

его массы. Корни второго, третьего и последующих порядков ветвления являются корнями более тонкими и, представляя относительно небольшое участие в массе, в то же время занимают в корневой системе преобладающее положение по протяженности. Основная доля запаса корней у сосны (88,8 %) приходится на отрезок корня, равный 0,2 относительной его длины. У корней второго, третьего, четвертого порядков ветвления распределение объема по длине корня несколько отличается от распределения для корня первого порядка. С увеличением порядка ветвления уменьшается объем первых двух отрезков и возрастает относительная величина объемов последующих отрезков.

### 6.3. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ФИТОМАССЫ КОРНЕЙ ПО ФРАКЦИЯМ ТОЛЩИНЫ

В определенный период роста корня при достижении им соответствующей для данной породы толщины устанавливается относительно стабильное соотношение масс корней различных фракций толщины. Данное положение имеет место, когда диаметр корней дуба превышает 3 см, сосны 4—5, ели и пихты 6 см.

Различия в интенсивности роста отдельных деревьев приводят к тому, что у одновозрастных деревьев в одном и том же древостое диаметры корней разные. Корни деревьев лучшего роста достигают указанных диаметров в более раннем возрасте, деревьев, отстающих в росте, — в более позднем. Это приводит к тому, что у деревьев, составляющих одновозрастные древостои, соотношение масс корней разных фракций толщины различно.

Распределение массы корней по фракциям толщины у деревьев различного роста в культурах ели европейской и пихты белой 18-летнего возраста представлено в табл. 14.

С уменьшением диаметра и высоты деревьев в их корневых системах увеличивается относительное участие массы тонких корней и уменьшается доля корней более толстых фракций толщины.

Дифференциация корневых систем по массе значительно выше, чем дифференциация стволов по высоте и диаметру. Например, у ели европейской высота дерева лучшего роста больше, чем высота дерева, остающегося в росте, в 1,6 раза; для диаметров этот показатель составляет 2,6, а для корневой системы 26. У пихты белой те же показатели соответственно равны 1,5; 2,6; 10,2.

При такой дифференциации относительное участие массы фракций корней диаметром более 10 мм у деревьев лучшего роста у ели в 2,4 раза больше, чем у отстающих деревьев, а корней более тонких фракций в 2,6—3,2 раза меньше. Аналогичные показатели и у пихты.

Характер соотношения масс корней различных фракций толщины зависит от типа развития корня. У корней, интенсивно растущих в длину

**14. Относительное участие корней (%) различных фракций  
толщины в общей массе корневой системы**

Порода	Высота, м	Диаметр, см	Масса корней, г	Фракция толщины, мм			
				> 10	10-4	4-2	< 2
Ель европейская	6,3	9,0	3562	76,5	10,6	5,3	7,6
	5,3	6,5	599	55,6	22,9	7,6	14,1
	4,0	3,5	137	31,8	27,9	16,9	23,4
Пихта белая	6,1	9,0	2588	62,8	15,3	10,8	11,1
	5,4	6,5	583	24,1	22,4	30,4	23,1
	4,0	3,5	253	33,6	22,3	23,4	20,7

по оси (тип первый), относительное участие корней тонких фракций значительно меньше, чем у корней, сформировавших сеть, состоящую из мочек всасывающих корней (тип второй).

Участие массы отрезков корней диаметром более 1 см у корней первого типа развития составляет 84,4–65,4 %, у второго типа 50,3–20,0 %. Относительная масса корней толщиной менее 2 мм, наоборот, больше у корней второго типа (9,1–12,1 %) и меньше у первого (1,1–4,9 %).

В более старших возрастах формируется одинаковый характер распределения органической массы корней по фракциям толщины у деревьев всех групп роста. Это проявляется, когда абсолютное большинство корней у деревьев более слабого роста достигает диаметров, при которых стабилизируются соотношения относительного участия массы корней всех фракций толщины. У ели европейской это наступает между 16- и 38-летним возрастом. Одинаковое участие массы корней фракции толщины более 10 мм для деревьев всех групп роста наступает в 25-летнем возрасте (табл. 15).

**15. Распределение органической массы корневой системы ели европейской по фракциям толщины, %**

Возраст, лет	Группа роста деревьев	Масса корневой системы, кг	Фракция толщины, мм				
			< 2	2-4	4-6	6-10	> 10
16	Лучшие	4,04	19,1	10,6	3,1	5,9	61,3
	Средние	0,94	30,6	6,4	2,4	4,5	56,1
	Отстающие	0,14	19,5	10,9	3,9	11,9	53,8
38	Лучшие	29,94	2,1	0,7	0,9	1,4	94,8
	Средние	12,18	0,7	0,9	1,3	1,8	95,5
	Отстающие	2,55	2,2	2,0	1,0	1,4	93,4
63	Лучшие	168,7	1,45	1,39	4,2	4,11	88,85
	Средние	67,8	2,37	2,49	3,78	5,99	85,37
	Отстающие	35,5	2,03	3,07	2,84	3,66	88,09

#### 6.4. ОСОБЕННОСТИ ВЗАИМОСВЯЗЕЙ МЕЖДУ МОРФОЛОГИЧЕСКИМИ ЭЛЕМЕНТАМИ КОРНЕЙ И НАДЗЕМНОЙ ЧАСТЬЮ ДЕРЕВЬЕВ

В подземной части дерева нельзя найти двух одинаковых в морфологическом отношении корней. Каждый из них имеет разные ветвление, диаметр, длину и т. д.

Однако, несмотря на большое морфологическое разнообразие корней, есть определенные признаки, стабильно присущие всем корням. Эти признаки имеют определенное выражение, свойственное данной древесной породе. Одним из них является взаимосвязь между диаметрами и длинами корней. Сечение корня никогда не бывает идеально круглым. Обычно его диаметр по вертикальной оси больше, чем по горизонтальной. Непосредственно у основания корня это различие возрастает, и корень приобретает досковидную форму. Различия в величинах вертикального и горизонтального диаметров проявляются уже в относительно небольшом возрасте. Это объясняется тем, что прирост корня по диаметру в вертикальном направлении больше, чем в горизонтальном. Более толстые корни могут быть короче, а корни с меньшим диаметром длиннее. Встречаются так называемые шнуровидные корни, которые на довольно большом протяжении имеют один и тот же диаметр. Связь между диаметрами и длинами корней носит корреляционный характер. Коэффициенты корреляции между диаметрами материнских корней у их основания и их длиной высокие (наличие связи значительной тесноты). На тесноту связи влияют экологические и биологические факторы. В более густых и старых древостоях коэффициент корреляции несколько выше. Для установления связи между диаметром и длиной корня с учетом степени разветвленности следует сравнивать диаметр корня не с длиной материнского корня, а с суммарной протяженностью его и всех скелетных ответвлений. Рассчитанные по такому принципу коэффициенты корреляции оказываются значительно выше. Связь между диаметром корня у его основания и протяженностью материнского корня со всеми его скелетными ответвлениями является очень тесной.

Высокие показатели тесноты связи  $r$  между диаметром корня и его длиной с ответвлениями и не менее высокие значения корреляционного отношения  $\eta$  подтверждают прямолинейный характер зависимости между этими элементами.

Заметные различия в тесноте связи наблюдаются у различных древесных пород. У дуба черешчатого по сравнению с сосной обыкновенной коэффициент корреляции между диаметром и длиной материнского корня имеет более высокое значение ( $r_d = 0,73-0,90$ ;  $r_c = 0,57-0,61$ ). В то же время коэффициент корреляции между диаметром корня и длиной материнского корня со всеми его ответвлениями у дуба существенно меньше ( $r_d = 0,82-0,88$ ;  $r_c = 0,82-0,97$ ).

Очень высокая теснота связи свидетельствует о наличии прямой и

прямолинейной зависимости между диаметром и общей длиной корня, выражаемой уравнением  $y = ax + b$ . Для сосны 40-летнего возраста это уравнение выражается так:

$$L = 0,43 d - 0,53,$$

где  $L$  — суммарная протяженность материнского корня и его скелетных ответвлений;  $d$  — диаметр корня, мм.

Располагая формулой регрессивной зависимости, нетрудно, измерив диаметр у основания корня (без полной его раскопки), определить общую его протяженность со всеми ответвлениями, а затем, используя показатель коэффициента ветвистости, рассчитать длину материнского корня.

Между характеристиками морфологических элементов корневых систем и надземной частью дерева также существуют тесные корреляционные связи. Их можно практически изучить и определить для каждой любой пары или группы признаков. Наибольший интерес представляет установление связей морфологических элементов корневых систем с наиболее часто используемыми и изученными таксационными элементами ствола, такими как диаметр на высоте 1,3 м, площадь сечения, высота ствола.

Тесная корреляционная зависимость имеется между диаметрами стволов сосны I класса бонитета и суммарной длиной их скелетных корней ( $r = 0,94 \pm 0,04$ ). Еще большая теснота связи выявлена между диаметрами стволов и общей протяженностью корней со всеми их ответвлениями ( $r = 0,96 \pm 0,03$ ). Связь здесь является прямолинейной и приближается к функциональной. С ухудшением лесорастительных условий теснота связи повышается. В насаждениях сосны I класса бонитета на дерново-сильнооподзоленных почвах коэффициент корреляции между диаметрами стволов и общей длиной корней составил  $0,82 \pm 0,09$ , а в древостоях II класса бонитета  $0,87 \pm 0,10$ . Это говорит о том, что наличие в почвенно-гидрологической среде факторов, в определенной мере способствующих нормальному формированию корневых систем, вызывает уменьшение тесноты связи между общей длиной корней в корневых системах и диаметрами стволов.

Более сложно формируется взаимосвязь между площадями горизонтальных проекций корней и крон деревьев. Площади проекций корней и крон представляют собой производные морфологические элементы деревьев. В качестве таких образований они, как и прямые морфологические элементы (диаметр, высота, площадь сечения ствола и др.), выступают в определенной корреляционной зависимости. Эта связь также формируется в результате биологических особенностей соответствующей древесной породы и под влиянием конкретных лесорастительных условий. Однако, в отличие от прямых морфологических элементов,

на характер соотношения площадей корней и крон влияет специфика их особенностей как функциональных органов. Эти особенности заключаются в том, что крона формируется в условиях и под влиянием солнечного освещения, что исключено для корней. В процессе формирования кроны можно выделить два варианта: первый — деревья стоят свободно или относительно свободно, т. е. их кроны не мешают в развитии друг другу, и второй — кроны деревьев находятся в плотном стоянии и формируются в условиях недостаточного бокового освещения. В первом варианте формирование крон происходит в основном по законам, определяемым внутренними биологическими свойствами породы, во втором — эти законы корректируются интенсивностью освещения.

Корневые системы, в отличие от крон, гораздо раньше вступают в пространственное соприкосновение, однако они обладают способностью последующего, значительно большего пространственного взаимопроникновения, поскольку ограничивающее рост корней влияние среды распределяется и перераспределяется в почвенном пространстве по иным законам, чем свет в атмосфере. В связи с этим (в чисто биологическом аспекте, т. е. без влияния ограничивающих факторов среды) соотношение проекций корней и крон формируется только до периода смыкания насаждения кронами. В последующем периоде прирост площадей проекций крон под давлением внешних факторов сдерживается в большей степени, чем прирост площадей проекций корневых систем. В период свободного и относительно свободного стояния деревьев наблюдается тесная и очень тесная взаимосвязь между рассматриваемыми элементами (для сосны  $r = 0,85 \pm 0,04$ ). Более тесная связь существует между площадями проекций корней деревьев и их диаметрами на высоте груди ( $r = 0,93 \pm 0,02$ ).

Прямая прямолинейная зависимость существует между площадью проекций корневых систем и площадью сечения ствола (для сосны  $r = 0,98 \pm 0,01$ ).

Зависимость между диаметром ствола (см) на высоте 1,3 м и общей длиной скелетных корней (м) аппроксимируется уравнениями параболы второго порядка:

$$\text{сосна } y = 37,4 + 1,42 d + 25,1 d^2,$$

$$\text{дуб } y = 94,4 + 43,6 d + 7,9 d^2,$$

$$\text{ель } y = 48,8 + 9,9 d + 1,3 d^2.$$

Основные физиологические процессы, связанные с усвоением из почвы питательных веществ и воды, осуществляют тонкие (всасывающие) корни. Увеличение массы тонких корней, необходимое в процессе роста дерева, обязательно должно сопровождаться соответствующим увеличением массы более толстых корней, представляющих скелетные и полускелетные корни. В процессе формирования корня стабилизируется определенное, более или менее устойчивое относительное участие масс

и объемов корней и участков корней различных фракций толщины. Для обеспечения устойчивости такого относительного участия необходимо, чтобы прирост единицы массы тонких корней сопровождался приростом массы более толстых корней в определенно строгом соотношении.

Например, с увеличением диаметра корня масса тонких и толстых корней увеличивается с различной интенсивностью. Увеличение массы корней (г) сосны обыкновенной приведено ниже (табл. 16).

16. Увеличение массы корней (г) сосны обыкновенной

Фракция толщины корней, мм	Диаметр материнского корня, см		
	0,9–2,0	2,1–4,0	4,1–6,0
< 0,6	1,5–1,7	1,7–2,7	2,6–4,1
0,7–3,0	7,7–14,1	15,7–22,6	24,6–30,1
> 3,0	8,6–60,4	71,3–187,6	230,8–755,8

В начальных стадиях формирования корня увеличение массы различных фракций толщины происходит непропорционально. В этот период с увеличением диаметра корня на каждую единицу массы тонких корней (0,6–3,0 мм) откладывается все большая масса более толстых корней (> 3,0 мм). При достижении корнями определенной толщины устанавливаются стабильные пропорции в наращивании масс корней различной толщины, в результате чего соотношение их масс в общей массе корня и корневой системы в целом становится стабильным. Стабильные соотношения масс устанавливаются при достижении корнями сосны диаметра 6–8 см (масса тонких корней диаметром менее 0,6 мм составляет 0,8–2,0 %, диаметром 0,7–3,0 мм – 3,0–4,6 и диаметром более 3 мм – 93,4–94,6 %).

Зависимость между диаметрами корней сосны (мм) и их массой (г) аппроксимируется уравнением параболы второго порядка и логарифмической функцией

$$y = 71,1 - 56,0x + 26,3x^2,$$

$$y = \frac{x^2}{0,038 + 0,011x + 0,01x^2}$$

Уравнения зависимости относительного участия массы корней данной фракции толщины (у, %) от диаметра материнского корня (х, мм) у сосны обыкновенной приведены ниже:

Фракция толщины корня, мм	Уравнение
< 0,6	$y = ax^b + c; y = 8,8x^{-1,07} - 0,29$
0,7–3,0	$y = 58,0 + 21,0x + 2,0x^2$
> 3,0	$y = 30,4 + 21,1x - 2,4x^2; y = \frac{x^2}{0,005 + 0,006x + 0,009x^2}$

У сформировавшихся корней сосны ( $d \geq 6$  мм) на каждую единицу прироста массы тонких корней ( $d \leq 0,6$  мм) наращивается 22 единицы массы корней диаметром более 3 мм.

У дуба черешчатого с изменением диаметра материнского корня также изменяется распределение массы по фракциям толщины. С увеличением диаметра корня относительное участие массы корней более тонких фракций уменьшается. Это уменьшение наиболее интенсивно в период увеличения диаметра корня до 2 см, затем относительное участие массы корней таких фракций в общей их массе принимает стабильный характер. В то же время у корней фракции диаметром более 10 мм относительное участие массы с увеличением диаметра материнского корня до 2 см интенсивно увеличивается, а затем также стабилизируется.

Между диаметрами корней дуба черешчатого и абсолютной массой корней каждой фракции толщины имеются тесная и очень тесная корреляционные зависимости, характеризующиеся коэффициентами корреляции  $r$  от 0,79 до 1,0.

Зависимость между диаметрами корня ( $x$ , мм) и их массами ( $y$ , г) выражается уравнениями

$$y = 29,7 + 5,4x + 0,2x^2,$$

$$y = \frac{x^2}{4,74 - 0,111x + 0,002x^2}.$$

Относительное участие массы корней разных фракций толщины ( $y$ , %) в общей их массе в зависимости от диаметра материнского корня ( $x$ , мм) на примере дуба черешчатого приведено ниже:

Фракция толщины корня, мм	Уравнение
> 10	$y = \frac{x^2}{3,93 + 0,1137x + 0,014x^2}$
6,1–10,0	$y = \frac{3,89 \cdot 10^6}{x^{4,95}} + 17,5$
4,1–6,0	$y = \frac{0,2350 \cdot 10^4}{x^{2,289}} + 10,1$



$$2,1-4,0 \quad y = \frac{278}{x^{1,376}} + 8,83$$

$$0,6-2,1 \quad y = 95,39x^{-0,911} - 2,51$$

$$< 0,6 \quad y = 68,66x^{-0,889} - 3,91$$

Полная стабилизация соотношений относительного участия массы корней различных фракций толщины проявляется при достижении корнем диаметра 4–6 см. При дальнейшем увеличении диаметра корня относительное участие масс корней в общей их массе составляет по фракциям толщины: > 10 мм – 52–54 %, 6,1–10,0 мм – 17,5–18,0 %, 4,1–6,0 мм – 10–12 %, 2,1–4,0 мм – 10 %, 0,6–2,1 мм – 5–6 %, < 0,6 мм – 3–4 %.

Аналогичные закономерности распределения массы корней по фракциям толщины установлены и для других древесных пород. Накопление корневой древесины в процессе формирования корней у всех древесных пород подчинено общей закономерности. В начальном периоде роста корней темпы наращивания массы более толстых фракций наиболее интенсивны. При достижении корнем определенного диаметра соотношение наращиваемой массы тонких и толстых корней стабилизируется. В результате этого после достижения корнем определенного диаметра становится относительно постоянным участие масс корней различной толщины в общей массе корня. У различных древесных пород стабилизация такого соотношения наступает при различных диаметрах материнского корня: у сосны обыкновенной после достижения диаметра 4–6 см, у дуба черешчатого – 2–3, ореха грецкого – 3–4, ели европейской и пихты белой – 5–6 см.

#### Контрольные вопросы

1. Назовите факторы, обуславливающие характер распределения фитомассы по морфологическим частям дерева.
2. Охарактеризуйте влияние генетических особенностей древесных пород на распределение органической массы по частям дерева.
3. Каковы особенности влияния почвенно-гидрологических условий на распределение органической массы деревьев? Приведите примеры.
4. Охарактеризуйте особенности возрастных изменений относительного участия массы корневых систем в общей массе деревьев и по отношению к массе ствола.
5. Какие отличительные особенности долевого участия фитомассы корней в общей массе дерева у основных лесобразующих пород: дуба черешчатого, сосны обыкновенной, ели европейской?
6. Как изменяется соотношение масс различных групп корней с возрастом дерева?
7. Какие особенности распределения массы корня по фракциям толщины?

## Глава 7

# МОРФОЛОГИЯ КОРНЕВЫХ СИСТЕМ ОСНОВНЫХ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ПОРОД ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР

### 7.1. ПРИНЦИПЫ КЛАССИФИКАЦИИ КОРНЕВЫХ СИСТЕМ ДЕРЕВЬЕВ

Древесные породы в силу своих биологических особенностей в процессе естественного развития формируют корневую систему с определенным строением и структурой. Наиболее характерные для данного вида особенности строения и структуры корневых систем характеризуют типы их строения. Тип строения корневой системы дерева должен отражать наиболее важные морфологические аспекты, свойственные абсолютному большинству рассматриваемой группы деревьев. Описано значительное количество типов корневых систем деревьев и сделаны попытки их классификации. Разработка классификаций типов является процессом сложным и ответственным.

Имеющиеся в литературе классификации корневых систем деревьев и древесных пород по методическому подходу к выделению типов корневых систем можно подразделить на две группы. Первая группа основана на определении типов корневых систем определенной породы, сформировавшихся под влиянием экологических условий. Корневые системы в этой группе классификаций характеризуются по принципу особенностей гидрологических условий, морфологии корневых систем, глубине проникновения стержневого корня.

Вторая группа классификаций систематизирует типы корневых систем всех древесных пород без учета почвенных условий по характеру размещения в почве тонких и крупных стержневых корней, интенсивности роста древесной породы, по общим морфологическим признакам.

Классификации типов корневых систем древесных пород разработаны многими авторами в различные периоды времени (Тольский, 1905; Ткаченко, 1952; Погребняк, 1952 и 1968; Грудзинская, 1956; Красильников, 1968; Вомперский, 1968). В основу определения типов корневых систем положены различные принципы, что затрудняет пользование этими классификациями и приводит к несопоставимости выводов о характерных особенностях корневых систем древесных пород. Кроме того, разный методический подход, семантическая несогласованность в формулировках названий типов корневых систем затрудняют сопоставление характеристик корневых систем. Эти классификации имеют практическое значение при региональном их использовании.

### 7.2. БИОМЕТРИЧЕСКАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ КОРНЕВЫХ СИСТЕМ ДЕРЕВЬЕВ

Сложное природное образование, каким является корневая система дерева, не может быть достаточно полно охарактеризовано и классифи-

цировано только по одному какому-либо признаку. Тип строения корневой системы должен определяться комплексом основных признаков, отражающих многообразие ее морфологических особенностей и в то же время достаточно четко выраженных. Вместе с тем это должна быть группа признаков, ограниченная по количеству, иначе формулировка типа примет расплывчатый описательный характер.

Следовательно, в группу признаков, характеризующих тип строения корневой системы или тип корневой системы, должны входить основные принципиальные особенности, от которых зависит и которыми обусловлен характер гаммы признаков, свойственных корневой системе данной древесной породы. Таким признаком является относительная интенсивность развития основных групп корней, характеризующая их соотношением в корневой системе. В качестве основных признаков, определяющих тип строения корневой системы, целесообразно принять наличие, количественное соотношение и интенсивность развития в корневой системе трех морфологических групп корней: стержневого корня, корней горизонтальной ориентации и вертикальных ответвлений от них.

При классификации корневых систем древесных пород необходимо учитывать, что их строение изменяется с возрастом. В процессе роста в корневой системе не только количественно увеличиваются составляющие ее элементы, но и изменяется соотношение между ними. Следовательно, с возрастом может изменяться тип корневой системы. Важным для разработки и правильного понимания процесса формирования корневых систем является определение признаков, объективно отражающих возрастные особенности их строения.

Почвенно-гидрологические условия существенно влияют на структуру корневых систем, изменяя тем самым тип их строения. Это обстоятельство является серьезным препятствием в решении проблемы классификации корневых систем древесных пород.

Различают следующие типы корневых систем деревьев:

сформировавшиеся в соответствии с биологическими особенностями древесных пород на почвах, благоприятных для их произрастания и не оказывающих физического, химического, гидрологического и другого влияния на изменение природных особенностей строения корневых систем деревьев данной породы;

промежуточные, естественно сменяющие друг друга в возрастной динамике их формирования;

сформировавшиеся в соответствии с биологическими особенностями древесных пород, но измененные под влиянием почвенно-гидрологических и лесобиологических условий.

Тип корневой системы, представляя собой морфологическое понятие, в то же время характеризует определенные наиболее важные биологические особенности данного вида растительности. От характера морфологического строения корневой системы зависят особенности использо-

вания жизненных ресурсов, содержащихся в почвенном пространстве. Особенности пространственного размещения корневых систем определяют внутривидовые и межвидовые взаимоотношения растений, которые, формируясь в почвенной среде, незамедлительно отражаются на состоянии их надземной части.

В ботанике по морфологическим признакам различают два основных типа корневых систем: **стержневой** и **мочковатый**. Корневая система мочковатого типа отличается тем, что с самого начала ее образования в ней отсутствует основной (стержневой) корень или он неявно выражен. В формировании этой системы существенная роль принадлежит придаточным корням. Для корневой системы стержневого типа характерно наличие стержневого корня. Этот тип свойствен древесным и кустарниковым породам, а также определенным видам травянистой растительности (люцерна, щавель, верблюжья колючка, перекати-поле и др.).

В корневых системах стержневого типа основной корень может иметь различные характер строения, интенсивность ветвления, глубину проникновения в почву и другие морфологические признаки. Принципиально важными являются различия в соотношении количественных характеристик (массы, длины, объема, площади поверхности) стержневого корня и других морфологических групп корней. В этом отношении у древесных пород наблюдается большое разнообразие. От особенностей соотношения количественных характеристик во многом зависят интенсивность использования почвенного пространства корневой системой, формирование биологического взаимодействия и взаимосвязи между отдельными древесными породами, а также между древесной и травянистой растительностью при совместном произрастании. В связи с этим необходимо выделение в пределах основных типов корневых систем, какими являются стержневой и мочковатый типы, более мелких их таксонов.

Классификация типа строения корневой системы должна включать в себя характеристику основного общего типа ее строения, т. е. должна учитывать соответствие ее мочковатому или стержневому типу строения и характеристику таксона типа строения, т. е. определение частного типа строения. В связи с тем что все древесные породы имеют общий стержневой тип строения корневой системы, дальнейшая классификация типов корневых систем сводится к определению и упорядочению их таксонов. Таксоны типов строения корневых систем могут иметь генетическую (первая группа) и экологическую (вторая группа) обусловленность.

**Генетически обусловленные** типы корневых систем формируются в соответствии с наследственными, биологическими свойствами древесной породы. Это таксоны первичного порядка. **Экологически обусловленные** типы корневых систем формируются под влиянием конкретных

экологических условий (в основном почвенно-гидрологических), существенно влияющих на таксоны первичного порядка.

Процесс формирования корневой системы в возрастной динамике представляет собой постепенную, последовательную смену типов строения корневой системы данного дерева. Например, строение корневой системы дуба, сосны или любой другой породы может существенно отличаться от строения ее в 10, 30, 55-летнем возрастах. Эти смены типов строения носят онтогенезный характер. Они обусловлены онтогенезом, или онтогенезом, т.е. индивидуальным развитием организма с момента его зарождения до отмирания. Промежуточные типы строения корневых систем онтогенезного характера свойственны обеим группам таксонов.

Таким образом, классификация типов строения корневых систем представляет схему значительной сложности, отражающую многофакторность процесса их формирования и выраженную определенными морфологическими признаками.

Морфологическая характеристика корневых систем древесных пород не только имеет познавательное, теоретическое значение, но и позволяет совершенствовать лесокультурные и лесохозяйственные мероприятия в направлении повышения продуктивности лесных насаждений.

Морфология корневых систем древесных пород характеризуется их строением, т.е. количественным выражением соотношения корней различных порядков ветвления по их группам: горизонтальные, стержневые, вертикальные ответвления от горизонтальных корней. Структуру корневой системы нужно рассматривать как одну из наиболее важных характеристик, дающую возможность сравнительного анализа морфологии корневых систем отдельных деревьев и древесных пород и их классификации по типам.

Данные о структуре корневой системы дополняются биометрическими и стереометрическими характеристиками: коэффициентом ветвистости корней, коэффициентом формы корней на соответствующей относительной длине; характером связи между диаметром и суммарной длиной материнских корней первого порядка, а также между диаметром и суммарной длиной этих корней со всеми их ответвлениями; протяженностью наиболее крупных корней и их среднегодовым приростом; площадью горизонтальной проекции корневых систем; объемом почвенного пространства, занимаемого корневой системой; показателем корненонаселенности указанного объема почвы, или показателем компактности корневой системы.

Кроме указанных характеристик, важное значение имеют глубина проникновения стержневого корня и вертикальных ответвлений от горизонтальных корней, а также размещение корней по почвенным горизонтам. В качестве признака, генетически присущего той или другой древесной породе, необходимо использовать соотношение массы корне-

вой системы и других частей дерева — ствола, ветвей, ассимилирующего аппарата. Такие комплексные характеристики можно получить при полной раскопке или отмывке корневых систем от почвы с последующим анализом их в полевых и лабораторных условиях по единой методике биометрических и стереометрических исследований.

В общебиологическом значении тип строения корневой системы, формировавшейся в оптимальных почвенно-гидрологических и климатических условиях, является индивидуальным для каждой древесной породы и представляется биоморфологической формулой ее корневой системы. В принципе этот тип строения представляет частный случай генетически обусловленного типа.

### 7.3. КОРНЕВЫЕ СИСТЕМЫ ДЕРЕВЬЕВ ХВОЙНЫХ ПОРОД

Пихта белая, или европейская. Ареал пихты белой в пределах СССР ограничивается Карпатами и Беловежской Пущей. Произрастает она в поясе темнохвойных лесов совместно с елью европейской. По теневыносливости пихта несколько превосходит ель. Корневая система пихты белой изучена слабо и в литературе почти не описана. Пихта белая развивает стержневой корень на глубину более 1 м. Корневая система пихты белой на бурой горно-лесной почве средней мощности представлена горизонтальными корнями первого порядка ветвления с ответвлениями четвертого-пятого порядков и хорошо развитым стержневым корнем. В общей протяженности скелетных корней горизонтальные корни занимают 99,1–99,4 %; в общей массе корневой системы относительное участие стержневого корня составляет 32,7–40,7 %. Суммарная протяженность скелетных корней пихты значительно меньше, чем у ели. Наибольшее относительное участие в общей длине корней составляют корни второго порядка. В отличие от корней ели, корневая система пихты белой имеет хорошо развитые стержневые корни длиной до 2,0 м, проникающие на глубину до 120 см, что в 3 раза больше максимальной глубины проникновения корневой системы ели европейской.

Представляет интерес сравнение строения корневых систем на бурых горно-лесных почвах с их строением на глубоких серых лесных почвах, подстилаемых суглинками, где стержневые корни пихты проникают на глубину до 150 см. Разветвленность интенсивная. В отличие от корневой системы ели, у пихты отсутствуют вертикальные ответвления от горизонтальных корней.

Площадь проекции кроны у модели пихты лучшего роста составила 3,1 м<sup>2</sup>, среднего 2,5, отстающего в росте 1,9 м<sup>2</sup>, т. е. так же, как у ели в этих условиях. Однако площадь проекции корней у пихты значительно меньше, чем у ели, и составляет соответственно 28,3; 13,4; 6,0 м<sup>2</sup> в зависимости от группы роста деревьев. Намного меньше также и объем почвенного пространства, занимаемого корневыми системами пихты, —

соответственно 12,2; 5,7; 2,5 м<sup>3</sup>. Более развитая корневая система пихты занимает меньший объем почвенного пространства, чем корневая система ели. В связи с этим увеличивается коэффициент компактности корневой системы, который составляет у дерева лучшего роста 36,6 м/м<sup>3</sup>, среднего 31,5 и отстающего в росте 30,2 м/м<sup>3</sup> (у ели соответственно 11,6; 14,1 и 17,1 м/м<sup>3</sup>) (рис. 15).

**Ель европейская.** Корневая система ели имеет свои биологические и морфологические особенности. Ель известна как порода относительно требовательная к плодородию почвы. Она хорошо растет на глубоких и среднемощных почвах, например на бурых горно-лесных в условиях Карпат. Здесь на крутых горных склонах на высоте 800—1200 м над ур. м. текущий прирост древесины в 60—80-летних древостоях ели европейской составляет 11—18 м<sup>3</sup>, высота стволов достигает 50 м. Ареал ели европейской включает северо-западные, западные и центральные районы европейской части СССР и Украинские Карпаты. Разнообразием эдафических условий в пределах такого обширного ареала обусловлены и существенные изменения в строении корневой системы ели. На глубоких супесчаных почвах ель образует достаточно глубокую корневую систему.

В условиях европейского Севера СССР на дренированных, относительно глубоких почвах корни вертикальной ориентации ели проникают вглубь на 1,5—2,0 м и более. На мелких, сильноувлажненных и тяжелых почвах ели европейской свойственна поверхностная корневая система (рис. 16).

Нет другой такой древесной породы, как ель, при описании корневых систем которой встречались бы такие противоречивые оценки. Причина этого объясняется относительной эфемерностью стержневого корня и способностью образовывать хорошо развитые вертикальные ответвления от горизонтальных корней.

Корневые системы ели европейской в условиях Украинских Карпат представлены хорошо развитыми скелетными горизонтальными корнями первого порядка с ответвлениями до четвертого-пятого порядков и незначительным количеством вертикальных ответвлений. Стержневой корень отсутствует, он трансформировался в утолщение длиной 10—15 см, от которого отходят горизонтальные корни (табл. 17).

Данные табл. 17 свидетельствуют о поверхностном расположении корневой системы ели, когда более 99 % длины скелетных корней приходится на корни горизонтальной ориентации, расположенные на глубине 0—20, 0—30 см.

Корневая система ели в чистых культурах 5, 10 и 14-летнего возраста, I—II классов бонитета на суглинистой почве и 18-летнего возраста на серой лесной почве располагается также в верхнем 30-сантиметровом горизонте почвы, углубляясь к 14-летнему возрасту корнями горизонтальной ориентации за счет ответвлений третьего-четвертого порядков

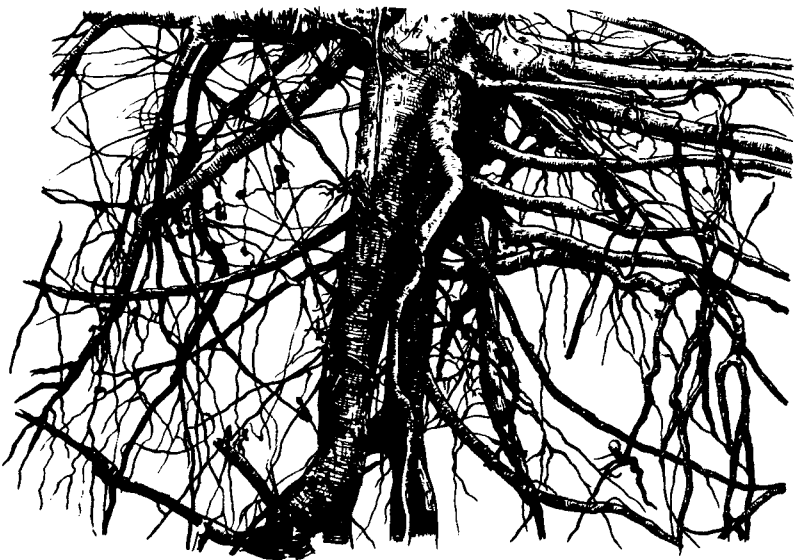


Рис. 15. Корневая система пихты белой (почва серая лесная, возраст 18 лет)

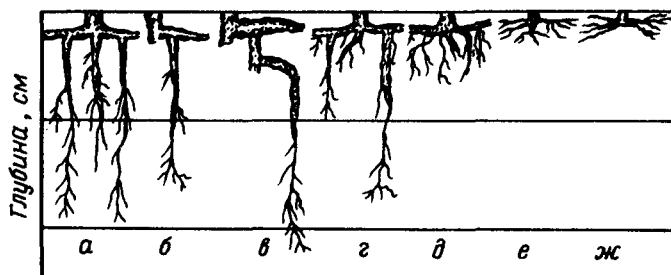


Рис. 16. Глубина проникновения корней ели европейской на различных почвах: а — супесчаных дренированных (Архангельская обл.), б — дерново-слабоподзолистых, в — горно-лесных на песках (Северный Казахстан), г — серых лесных (Западная Лесостепь Украины), д — бурых горно-лесных, е, ж — торфяно-болотных (соответственно Архангельская и Вологодская области)

на 40–45 см. Стержневой корень отсутствует уже в 5-летнем возрасте, он трансформировался в короткое 15–20-сантиметровое утолщение, от которого отходят горизонтальные корни первого порядка. В 10- и тем более в 14-летнем возрасте положение стержневого корня обнаружить вообще не удалось, так как он полностью был покрыт древесиной горизонтальных корней первого порядка.



### 17. Структуры корневых систем пихты белой и ели европейской

Возраст, лет	Порода	Модельное дерево		Общая протяженность корней			Масса корней		
		высота, м	диаметр, см	всего, м	горизонтальных, %	стержневых, %	всего, кг	горизонтальных, %	стержневых, %
12	Пихта	2,38	3,0	127,2	99,1	0,9	4,44	67,3	32,7
16	Пихта	3,56	5,0	131,5	99,2	0,8	7,14	63,4	36,6
	Ель	6,35	6,3	124,0	99,8	0,2	8,90	79,8	20,2
18	Пихта	5,11	5,5	168,2	99,4	0,6	7,61	59,3	40,7
	Ель	6,01	8,3	704,8	99,86	0,14	26,06	62,04	37,6

В 5-летнем возрасте у ели преобладают корни первого порядка, а в 10- и 14-летнем возрасте — второго и третьего порядков ветвления. Самый высокий (седьмой) порядок ветвления зафиксирован у деревьев лучшего роста в 14-летнем возрасте в количестве 0,3–0,5 % общей протяженности скелетных корней.

Глубина проникновения вертикальных ответвлений ели на серых лесных почвах составляет 1,6 м. Однако, как и на бурых горно-лесных почвах, здесь также обнаружено отсутствие стержневого корня, несмотря на наличие благоприятных условий для его развития. У пихты белой в аналогичных условиях хорошо развиты стержневые корни, проникающие на глубину 100–148 см.

Таким образом, одной из биологических особенностей ели является эфемерность ее стержневого корня, прекращающего рост в длину уже в 2–3-летнем возрасте. Эта особенность сформировалась у ели европейской в процессе филогенетического развития в горных условиях, на слаборазвитых почвах, где решающее значение для жизнеобеспеченности деревьев имеет освоение поверхностного слоя почвы горизонтальными корнями.

Корневая система ели, не обладая свойством глубоко проникать в почву, способна интенсивно разветвляться. Средний коэффициент ветвистости корней ели достигает 5,47, т. е. на каждом метре скелетного корня первого порядка образуется 4,47 м ответвлений второго и третьего порядков. По интенсивности разветвленности скелетных корней ель почти в 2 раза превосходит сосну обыкновенную и почти в 4 раза дуб черешчатый.

В отличие от других древесных пород, у ели уже в 10-летнем возрасте отсутствуют корни первого порядка с коэффициентом ветвистости 1,0, т. е. корни, не имеющие ответвлений, а наибольшее количество корней имеют коэффициент ветвистости 2,1–3,0.

Сбежистость корней ели характеризуется коэффициентами формы на относительных длинах: 0,1 —  $63,6 \pm 1,8$ ; 0,2 —  $43,2 \pm 1,3$ ; 0,5 —

$24,8 \pm 0,8$ ;  $0,7 - 12,9 \pm 0,4$ ;  $0,9 - 6,4 \pm 0,3$ . Коэффициент объема корня ( $K_{об}$ ), полученный по приведенным коэффициентам формы, составляет  $0,01392$ . Этот показатель у ели выше, чем у сосны, т. е. корни ели менее сбежисты, чем корни сосны.

Интенсивность среднегодового прироста корней первого порядка ели в 18-летнем возрасте составляет по диаметру  $4,6$  мм, по длине  $26,7$  см. Площадь проекции кроны у деревьев лучшего роста в этом возрасте достигает  $31,0$  м<sup>2</sup>, корней  $46,9$  м<sup>2</sup>. Объем почвенного пространства, занимаемого корневой системой дерева лучшего роста, составляет  $15$  м<sup>3</sup>, среднего  $8$ , отстающего в росте  $2,8$  м<sup>3</sup>. Показатель компактности корневой системы ели составляет соответственно  $11,6$ ;  $14,1$ ;  $17,1$  м/м<sup>3</sup>.

**Сосна обыкновенная.** Произрастая в широком диапазоне почвенно-гидрологических условий, сосна активно приспосабливается к их особенностям, изменяя в определенных пределах свои морфологические характеристики.

Корневая система сосны в зависимости от почвенно-гидрологических условий может иметь хорошо развитый стержневой корень, большое количество уходящих вглубь вертикальных ответвлений от горизонтальных корней, но может быть типично поверхностной на почвах с высоким уровнем залегания грунтовых вод или в засушливых условиях с непромываемым водным режимом. Благодаря этой особенности корневая система сосны наиболее часто по сравнению с другими породами используется при разработке классификаций типов строения корневых систем.

Однако при любом типе строения корневой системы сосны основная масса ее корней располагается в поверхностном слое почвы до  $60$  см, причем чем ближе к поверхности почвы, тем более интенсивно выражается корненаселенность.

На дерново-слабоподзолистых почвах Западной лесостепи строение корневой системы сосны обыкновенной характеризуется увеличением с возрастом относительного участия корней более высоких порядков. Для корней горизонтальной ориентации наиболее высокий порядок ветвления — восьмой, для стержневого корня — пятый. Наибольшую протяженность составляют горизонтальные корни второго порядка. В строении стержневого корня и других корней относительное участие ответвлений соответствующих порядков с возрастом изменяется. В 14-летнем возрасте наибольшее долевое участие здесь принимают корни первого, в 41-летнем — второго, в 90-летнем — третьего порядка.

Структура корневой системы сосны обыкновенной характеризуется относительным участием корней горизонтальной ориентации в пределах  $52,5-71,4$  %. Относительное участие стержневых корней может достигать  $15,6$  %, а вертикальных ответвлений от горизонтальных корней  $31,9$  % общей протяженности корней. С увеличением возраста сум-

марное количество корней вертикальной ориентации возрастает с 28,6 до 47,3 %.

Глубина проникновения стержневых корней сосны зависит от почвенно-гидрологических условий и возраста. Максимальная глубина зафиксирована на дерново-подзолистых супесчаных почвах с отсутствием признаков оглеения, где она достигает 450 см. На дерново-средне-подзолистых почвах с наличием ортштейновых прослоек или оглеенного горизонта стержневые корни в 14-летнем возрасте достигают глубины 107 см, в 41- и 90-летнем возрасте — 120 см (рис. 17).

Интенсивность разветвленности скелетной части корневой системы сосны средняя. Средний коэффициент ветвистости корней сосны составляет 2,53, т. е. на каждый метр скелетных корней первого порядка приходится 1,5 м второго, третьего и последующих порядков ветвления. Интенсивность разветвленности корней сосны изменяется с возрастом.

В одинаковых условиях местопроизрастания во влажной субори с увеличением возраста сосны с 23 лет до 41 года коэффициент ветвистости увеличился на 10,4 %. Наибольшее количество корней имеет небольшую разветвленность (1,1—2,0). С возрастом увеличивается относительное участие корней с более высоким коэффициентом ветвистости. Так, в 12-летнем возрасте корней с коэффициентом ветвистости более 2,0 имеется 44,3 %, в 23-летнем — 58,5, в 41-летнем — 69,6 % общего числа корней.

Сбежистость скелетных корней сосны, т. е. интенсивность уменьшения их диаметра по длине, характеризуется следующими коэффициентами формы: 0,1 —  $55,4 \pm 1,15$ ; 0,2 —  $37,2 \pm 0,03$ ; 0,5 —  $20,8 \pm 0,75$ ; 0,7 —  $14,0 \pm 0,58$ ; 0,9 —  $8,3 \pm 0,45$ . По сравнению с другими древесными породами корни сосны отличаются наибольшей интенсивностью сбежистости.

По коэффициенту объема корня сосна занимает последнее место среди других пород, т. е. ее скелетные корни первого порядка наиболее сбежисты по сравнению с корнями других древесных пород. С возрастанием порядка ветвления сбежистость порой уменьшается, т. е. чем выше порядок ветвления, тем более полнодревесными, или более шнуровидными, становятся корни. В корневых системах 90-летней сосны коэффициент объемов корней составляет: для корней первого порядка 0,01101, второго 0,2711, третьего 0,3401, четвертого 0,4430.

Среднегодовой прирост горизонтальных и скелетных корней сосны в длину в период наиболее интенсивного их роста (до 25—30-летнего возраста) на дерново-подзолистых супесчаных почвах составляет 16,0—32,5 м. Однако в отдельные благоприятные годы прирост по длине может достигать 65—100 см. Отношение интенсивности роста стержневых корней к интенсивности роста наиболее крупных горизонтальных корней в этих условиях равно  $0,44 \pm 0,008$ , а к интенсивности роста среднего горизонтального корня  $0,70 \pm 0,02$ . Превышение площади проекций корневых систем над площадью проекций крон в среднем составляет  $11,8 \pm 0,7$  (рис. 18).

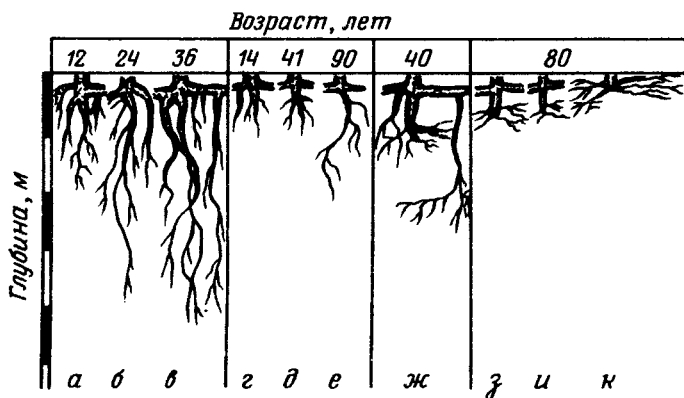


Рис. 17. Глубина проникновения стержневых корней сосны обыкновенной на почвах:  
 а, б, в — среднедерново-слабоподзолистых, г, д, е — дерново-среднеподзолистых,  
 ж — дюнных песках, з, и, к — торфяно-болотных

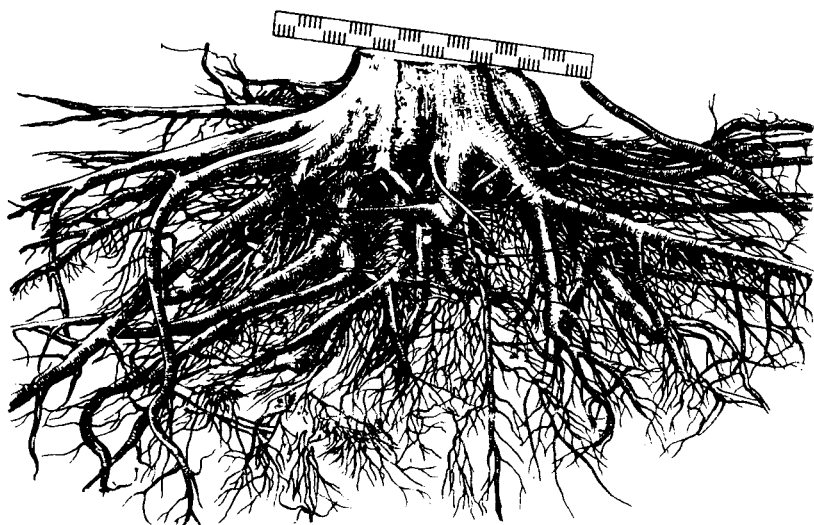


Рис. 18. Корневая система сосны обыкновенной (возраст 90 лет, почва дерново-слабоподзолистая)

#### 7.4. КОРНЕВЫЕ СИСТЕМЫ ДЕРЕВЬЕВ ЛИСТВЕННЫХ ПОРОД

**Береза повислая.** Широко распространена в европейской части нашей страны от южных районов до границ лесотундры. Обычно она участвует в качестве примеси к широколиственным или хвойным породам в самом разном сочетании в различных типах лесорастительных условий. Несмотря на ее широкое распространение, морфология корневой системы березы до последнего времени малоизучена.

В условиях свежей судубравы ( $C_2$ ) на средних дернованных среднеподзолистых почвах в сосново-березовых насаждениях I класса бонитета, полностью 0,8 корни березы имеют 10–15 хорошо развитых горизонтальных корней первого порядка, образующих в верхних горизонтах почвы густую сеть скелетных, полускелетных и всасывающих корней. В 27-летнем возрасте длина горизонтальных корней первого порядка достигает 8,05 м, диаметр 13,6 см. Стержневые корни развиты слабо, проникают в глубину почвы на 95–115 см. У большинства деревьев наблюдается большое количество хорошо развитых вертикальных ответвлений от горизонтальных корней, некоторые из них проникают в почву на большую глубину по сравнению со стержневыми корнями. Однако у отдельных деревьев отмечается полное отсутствие вертикальных ответвлений. Протяженность скелетных корней горизонтальной ориентации и их ответвлений зависит от группы роста дерева.

По сравнению с другими породами береза имеет самый высокий коэффициент ветвистости — 17,2 (сосна 3,0, дуб 1,5, ель 5,6, клен 1,8). Площадь проекции корневых систем составляет 33,1–46 м<sup>2</sup>, объем почвы, занимаемый корнями, 11,0–43,7 м<sup>3</sup> в зависимости от группы роста дерева.

Интенсивность корненонаселенности занимаемого объема почвы у разных деревьев различна — от 19,1 до 111,1 м/м<sup>3</sup>, т. е. по сравнению с сосной в 1,8–2,6 раза больше. Среднегодовой прирост по объему почвы, занимаемому корнями, достигает 4,1 м<sup>3</sup>, по общей длине корней 15,4 м<sup>3</sup>, по поверхности всасывающего пространства корней 9,1 дм<sup>3</sup>.

**Граб обыкновенный.** Обычно в естественных условиях граб не образует чистых древостоев, однако значение его как сопутствующей породы велико. Широко распространен в широколиственных лесах юго-запада европейской части СССР. Характеризуется как порода, имеющая мощную поверхностную корневую систему.

В корневой системе граба в 15-летних дубово-грабовых культурах в условиях Винницкой области на серых лесных почвах (тип лесорастительных условий — свежая дубрава) преобладают корни горизонтальной ориентации.

Однако в этом же возрасте часто обнаруживаются хорошо развитые стержневые корни, имеющие высокую степень разветвленности и прони-

кающие на глубину до 1,9 м. Горизонтальные корни первого порядка достигают длины 5,9 м. Степень разветвленности высокая, имеются скелетные корни седьмого-восьмого порядков ветвления. В общей протяженности корней преобладают корни второго порядка ветвления, в общей массе — первого, а по количеству ответвлений — третьего порядка ветвления.

**Бук лесной.** На территории СССР бук естественно произрастает в Калининградской области, в Карпатах и Предкарпатье, Кодрах Молдавии и в Крыму. Строение корневой системы бука лесного, так же как и пихты белой, изучено недостаточно.

Так же как и у ели, корневая система бука в 11–22-летних елово-буково-пихтовых культурах в условиях Карпат на высоте 750–1000 м над ур. м. имеет выраженное поверхностное строение. Стержневой корень в 11–22-летнем возрасте деревьев обычно отсутствует. Он трансформируется в короткое утолщение, являющееся продолжением ствола дерева.

Относительное участие горизонтальных корней в общей длине скелетных составляет 99,2–99,96 %, в общей массе корневой системы 70,1–73,2 %. У отдельных деревьев может быть по 3–4 вертикальных ответвления, некоторые из которых имеют интенсивное ветвление и проникают в глубь почвы по расщелинам до 160 см. Однако на более глубоких щелеватых почвах встречаются единичные деревья, стержневой корень которых в 18-летнем возрасте через расщелины в скальных породах проникает до глубины 241 см.

Корни бука первого порядка отличаются сильной сбежистостью у основания. Затем на расстоянии 0,1 длины их диаметры уменьшаются относительно длины более умеренно, и корни приобретают более выраженную шнуровидную форму. Характер сбежистости корня выражают следующие коэффициенты формы по относительным длинам: 0,1–62,3; 0,2–50,4; 0,5–27,8; 0,7–16,5; 0,9–7,9 %. Коэффициенты формы и коэффициент объема корня ( $K_o = 0,1800$ ) свидетельствуют об относительно небольшой сбежистости скелетных корней бука (рис. 19).

Площадь проекции корневой системы у деревьев лучшего роста в 22-летнем возрасте составляет 60,6 м<sup>2</sup> (у средних деревьев 21,2, у отстающих в росте 10,5 м<sup>2</sup>). Объем почвенного пространства, занимаемого корневыми системами в этом возрасте, у деревьев лучшего роста равен 36,4 м<sup>3</sup>, средних 12,7, отстающих в росте 3,2 м<sup>3</sup>. Коэффициент компактности корневой системы соответственно составляет 14,3; 16,6 и 20,6 м/м<sup>3</sup>. Эти показатели несколько выше, чем у ели европейской.

**Дуб черешчатый.** Произрастает в пределах своего естественного ареала в средней и южной зонах европейской части СССР, в Крыму и на Кавказе. В пределах такого широкого ареала дуб встречается в различных типах лесорастительных условий и типах леса. Являясь породой, требовательной к плодородию почвы, дуб в естественных условиях образует

смешанные насаждения на почвах, представляющих относительно широкий диапазон как по плодородию, так и по характеру увлажнения. Однако в определенных эдафических условиях он может иметь III–IV классы бонитета, образуя второй ярус в смешанных древостоях на сухих, бедных песчаных почвах. В более благоприятных условиях он выходит в первый ярус, достигая II или I класса бонитета, а на богатых, хорошо увлажненных почвах — I и Ia классов бонитета.

Лучшие условия для роста дуба черешчатого — свежие и влажные серые лесные суглинки, деградированные черноземы, мощные бурые горно-лесные почвы. Под влиянием почвенных условий формируются особенности строения корневой системы дуба. Обладая способностью образовывать с самых первых лет мощный стержневой корень, дуб на почвах с избыточным увлажнением формирует поверхностную корневую систему, при относительно недостаточном увлажнении дает хорошо развитые вертикальные ответвления от горизонтальных корней, на почвах с наличием уплотненных горизонтов типа ортштейна образует второй ярус корней над его поверхностью.

В корневой системе дуба на черноземах обыкновенных малогумусных с признаками южного чернозема в дубово-ясеневых культурах преобладают корни вертикальной ориентации. Вертикальные ответвления начинают появляться в 10-летнем возрасте, но уже в 18 лет они составляют около 20 % общей длины горизонтальных корней. Горизонтальные корни слабо разветвлены. Наиболее высокое относительное участие составляют скелетные корни первого порядка. Разветвление стержневого корня более интенсивное по сравнению с горизонтальными корнями.

Глубина проникновения стержневых корней дуба достигает в 10-летнем возрасте 4,05, в 18-летнем 4,86. Развитие вертикальных ответвлений от горизонтальной корней интенсивное. Некоторые из них по диаметру и длине превышают стержневой корень, достигая глубины 250–280 см. Основное количество корней располагается в верхних горизонтах почвы. У деревьев лучшего роста до 83,8 % горизонтальных скелетных корней размещается на глубине до 20 см, 95 % — в 0–40-сантиметровом слое почвы (рис. 20).

На черноземах деградированных формируется более поверхностная корневая система дуба. Относительное участие корней горизонтальной ориентации на 13–20 % больше с соответственным уменьшением количества вертикальных ответвлений и стержневых корней. В то же время отмечается значительно большая разветвленность горизонтальных и стержневых корней, несмотря на то что наибольшее относительное участие сохраняется за корнями первого порядка ветвления. Резко сокращается глубина проникновения стержневого корня в почву. Она составляет у деревьев лучшего роста в 9-летнем возрасте 167 см, 16-летнем 183, 18-летнем 195 см. Это более чем в 2 раза меньше по сравнению

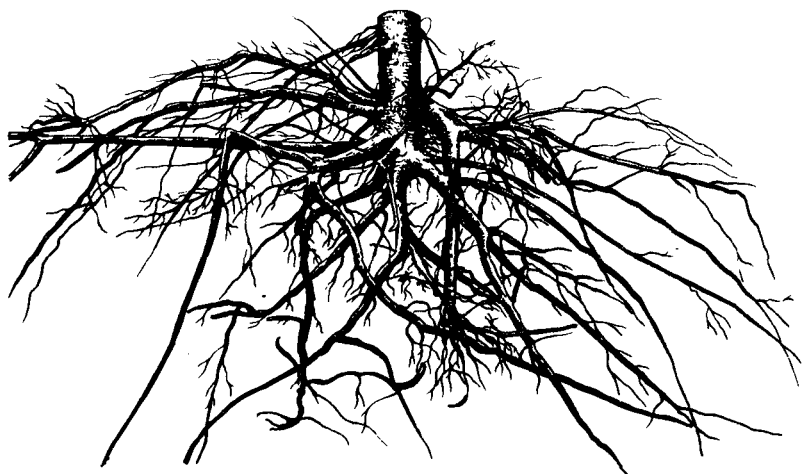


Рис. 19. Корневая система бука лесного (возраст 18 лет, почва бурая горно-лесная)

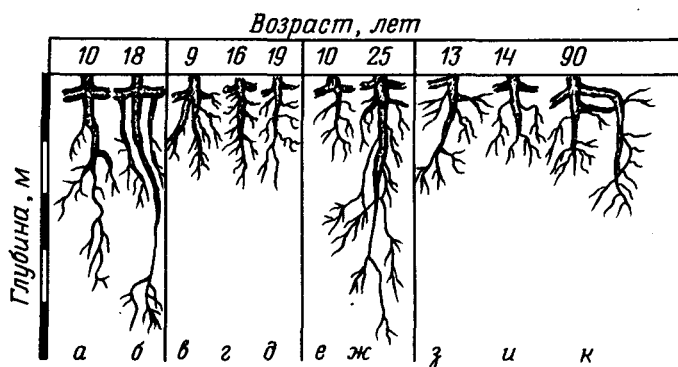


Рис. 20. Глубина проникновения корневых систем дуба черешчатого на почвах: а, б — черноземе обыкновенном малогумусном, в, г, д — черноземе деградированном, е, ж — серой лесной, з — серой лесной оподзоленной, и, к — дерново-подзолистой

с глубиной проникновения корней дуба черешчатого на черноземах обыкновенных малогумусных в южной степи.

На серых лесных почвах в свежих типах лесорастительных условий в структуре корневой системы дуба относительное участие вертикальных ответвлений в 2—2,5 раза больше, чем на деградированных почвах, и почти в 3 раза больше, чем на черноземах обыкновенных. Интенсивность развития горизонтальных корней и стержневого корня здесь



значительно выше, чем на деградированных и обыкновенных черноземах. Общая протяженность скелетных корней в этих условиях уже в 10-летнем возрасте в несколько раз больше, чем у деревьев 16–19-летнего возраста в ранее рассмотренных условиях. Глубина проникновения стержневого корня на серых лесных почвах достигает в 10-летнем возрасте 190 см, а в 25-летнем 555 см, что намного больше по сравнению с другими почвенными разностями. Вертикальные ответвления также интенсивно развиты и уже в 10-летнем возрасте достигают глубины 215 см. Следовательно, свежие лесные суглинистые почвы наиболее благоприятны для роста дуба черешчатого.

Некоторые изменения в строении корневых систем по сравнению с серыми лесными почвами Правобережья Украины и черноземами наблюдаются в условиях дерново-подзолистых и серых лесных почв западной части лесостепи. Общая интенсивность развития корневых систем здесь меньше, чем на черноземах и серых лесных почвах Правобережья. Намного слабее развивается стержневой корень, росту которого в глубь почвы здесь препятствуют уплотненные горизонты почвы орштейнового характера с признаками оглеения. Глубина проникновения стержневого корня достигает на дерново-подзолистых почвах в 14-летнем возрасте 160 см, на серых лесных 220 см.

Корневые системы деревьев старшего возраста полностью оформляются на последнем этапе своего развития. Горизонтальные корни дуба в 90-летнем возрасте (насаждение I класса бонитета, почва средне-дерново-слабоподзолистая легкосупесчаная на флювиогляциальных отложениях) представлены мощными корнями первого порядка, расположенными у поверхности почвы на глубине до 30 см. От стержневого корня на глубине 32–60 см отходят 11 корней горизонтальной ориентации.

Интенсивность ветвления корней довольно слабая, наибольшее количество ответвлений—третьего порядка. Горизонтальные корни образуют сеть шнуровидных корней, расположенных у самой поверхности почвы. Длина наиболее развитого корня первого порядка составляет 22,4 м. Общая длина скелетных поверхностных горизонтальных корней с ответвлениями до пятого порядка составляет 1995 м, глубинных 207,9 м. Поверхностные горизонтальные корни имеют вертикальные ответвления длиной до 113 м, что составляют около 5 % общей протяженности этих корней. Глубинные корни горизонтальной ориентации отличаются слабым развитием. Наибольшее относительное участие у этой категории корней составляют корни второго порядка.

Особенностью глубинных корней горизонтальной ориентации является их способность образовывать вертикальные ответвления, которые могут быть направлены не только вглубь, но и вверх — к поверхности почвы. Поверхностные горизонтальные корни обладают хорошо выраженной досковидностью, у основания корня их вертикальный диаметр

может превышать горизонтальный в 5—8,5 раза. Различие в размерах вертикального и горизонтального диаметров исчезает на расстоянии 60—140 см от основания корня в зависимости от его крупности. Глубинные горизонтальные корни досковидностью не обладают.

Стержневой корень 90-летнего дуба имеет множество ветвлений большого диаметра, сильно переплетенных между собой и почти полностью сросшихся в верхней части. Со стержневым корнем и его ответвлениями переплетаются и срастаются якорные корни, образовавшиеся в непосредственной близости у ствола дерева. Глубина проникновения основного корня составляет 178 см, якорных — до 250 см. Стержневая часть корневой системы дуба черешчатого представляет единое, монолитное сплетение стержневого корня и ближайших якорных корней, сросшихся между собой.

Протяженность поддающихся учету элементов этой сросшейся системы равна 17,8 м. Суммарно протяженность стержневой части корневой системы и вертикальных ответвлений от стержневых корней составляет примерно 130 м, или 5 % общей длины скелетных корней (рис. 21).

У дуба, как и у других древесных пород, в корневой системе в основном участвуют корни горизонтальной ориентации, наиболее интенсивно осваивающие верхние горизонты почвы в пределах 0—60 см. Вместе с тем дуб обладает способностью в оптимальных для него почвенно-гидрологических условиях образовывать глубоко идущий и сильно развитый стержневой корень. Способность же его образовывать вертикальные ответвления от горизонтальных корней несколько меньшая, чем у многих древесных пород (сосна, орех, каштан, липа, ель). Интенсивность разветвления корней дуба слабая, причем значительного варьирования этого признака под влиянием почвенных условий не установлено.

Средний коэффициент ветвистости корней дуба выражается показателем 1,46, что ниже его значения, полученного для других древесных пород. Интенсивность сбежистости скелетных корней дуба определяется коэффициентами формы корня на относительных длинах: 0,1 —  $72,4 \pm 0,55$ ; 0,2 —  $56,2 \pm 0,63$ ; 0,5 —  $29,8 \pm 0,54$ ; 0,7 —  $16,7 \pm 0,4$ ; 0,9 —  $7,4 \pm 0,20$ . Коэффициент объема горизонтальных скелетных корней дуба 0,1851, что свидетельствует о большой шнуroidности его корней по сравнению с другими породами.

Площади проекции корневых систем дуба могут достигать к 19-летнему возрасту 50 м<sup>2</sup>, к 25-летнему более 60 м<sup>2</sup>. Превышение площади проекций корневых систем над площадью проекций крон составляет от 5,4 до 8,4. Большая глубина проникновения корней в почву обеспечивает дубу быстрое освоение значительных объемов почвенного пространства, что делает исключительным показателем компактности его корневой системы, находящийся в пределах 1,9—10,8.

**Липа крупнолистная.** Широко распространена в лесах европейской

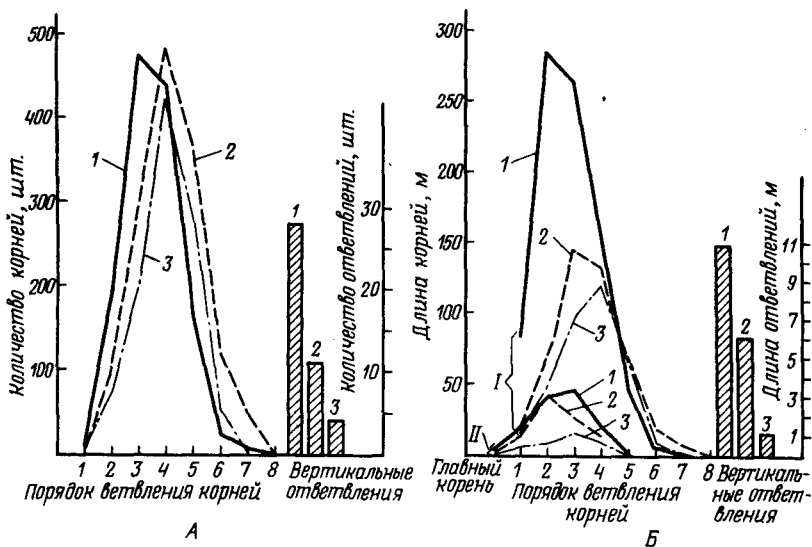


Рис. 21. Графическое выражение строения корневой системы дуба черешчатого в возрасте 90 лет:

А — распределение количества корней по порядкам ветвления, Б — распределение общей длины корней по порядкам ветвления; I — корни горизонтальной ориентации, II — главный (стержневой) корень с ответвлениями, 1 — дерево лучшего роста, 2 — дерево среднего роста, 3 — дерево, отстающее в росте

части СССР. Произрастает на различных почвах, предпочитая более богатые, свежие лесорастительные условия. Выступает в естественных насаждениях и используется в культурах в качестве сопутствующей породы с дубом, сосной, лиственницей. Как правило, образует второй ярус, а в менее благоприятных условиях — третий.

Корневая система хорошо развита. В ее структуре (в 12-летних культурах, на серых лесных суглинистых почвах) корни горизонтальной ориентации составляют 78,6–93,6 %. У дерева лучшего роста стержневой корень отсутствует, у среднего и отстающего в росте он занимает 3,1 и 9,9 % общей длины скелетных корней. Разветвленность скелетных корней ограничивается образованием корней третьего порядка. Вертикальные ответвления от горизонтальных корней составляют 3,6–11,2 %.

Структура и строение корневой системы липы свидетельствуют о ее поверхностном размещении. Глубина проникновения корней составляет у дерева лучшего роста 40 см за счет углубления горизонтальных корней. В этом 40-сантиметровом слое почвы размещены все 100 % корней дерева лучшего роста. Стержневые корни деревьев среднего роста и отстающих в росте достигают глубины 80 и 70 см. Среднегодовой прирост

наиболее крупного горизонтального корня составляет 21,7, среднего 14,3 см. Эти показатели значительно ниже, чем у других древесных пород в этом насаждении (у клена явора 40,8 и 15,7, березы повислой 35,4 и 27,1, сосны обыкновенной 0,43 и 16,3, дуба черешчатого 28,9 и 17,5 см).

Интенсивность разветвленности корней липы средняя. Она характеризуется коэффициентом ветвистости 2,1. Это несколько больше, чем у клена явора (1,8) и дуба (1,5), но значительно меньше, чем у других совместно произрастающих пород (у сосны 2,5, березы 17,2).

Сбежистость корней липы определяется коэффициентами формы на относительных длинах: 0,1 —  $0,657 \pm 0,016$ ; 0,2 —  $0,472 \pm 0,017$ ; 0,5 —  $0,330 \pm 0,018$ ; 0,7 —  $0,220 \pm 0,012$ ; 0,9 —  $0,104 \pm 0,04$ . Коэффициент объема корней 0,1701, что соответствует среднему значению среди других древесных пород.

Площадь проекции корневой системы липы меньше, чем у других пород: у дерева лучшего роста  $9,3 \text{ м}^2$ , среднего  $10,0$ , отстающего в росте  $1,3 \text{ м}^2$ . Объем почвенного пространства, занимаемого корневой системой, соответственно равен 2,2; 2,7;  $0,3 \text{ м}^3$ . Коэффициент компактности корневой системы очень высок. У дерева лучшего роста он составляет 37,7, у среднего 19,1.

**Клен остролистный.** Как и дуб, клен широко распространен в лесах европейской части СССР. Однако биометрическая характеристика корневой системы клена малоизучена.

При совместном произрастании в культурах дуба клен остролистный имеет хорошо развитую корневую систему, состоящую из стержневого корня, проникающего в глубину почвы на 3 м, и мощных корней горизонтальной ориентации. Интенсивность корненаселенности верхних горизонтов почвы у клена почти не уступает таковой у дуба черешчатого (рис. 22).

**Клен явор.** Произрастает в Карпатах в качестве примеси в еловых, буковых и пихтовых

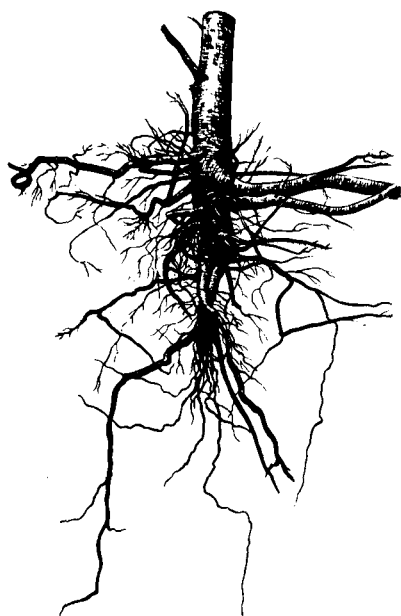


Рис. 22. Корневая система клена остролистного (возраст 16 лет, почва — чернозем южный)

лесах. Вместе с тем он широко распространен в равнинных лесах Прикарпатья. Древесина этой породы имеет большую хозяйственную ценность.

Клен явор отличается хорошо развитыми стержневым и горизонтальным корнями. Горизонтальные корни имеют ответвления третьего и четвертого порядков. Корни вертикальной ориентации представлены стержневым корнем и его ответвлениями второго и третьего порядков. Основная масса корней на бурых горно-лесных почвах расположена в 0–30-сантиметровом слое, однако отдельные стержневые корни проникают на глубину более 1 м. У явора, как и у других пород, в общей длине корней преобладают корни горизонтальной ориентации (81,2–99,2 %), участие же стержневого корня в общей массе корней у явора значительно больше. В общей протяженности корней явора преобладают корни второго-третьего порядков.

Протяженность скелетных корней у явора меньше, чем у ели, пихты и бука, но в отличие от них у этой породы интенсивнее развиты стержневые корни и вертикальные ответвления от горизонтальных корней.

Различие в почвенных условиях отражается на структуре и строении корневых систем. На глубоких серых лесных почвах относительное участие стержневого корня в общей длине существенно больше, чем на бурых горно-лесных почвах средней мощности, а длина стержневого корня с ответвлениями на серых лесных почвах в 2,5–8 раз больше. В этих условиях более интенсивно развиты и вертикальные ответвления от горизонтальных корней. Максимальная глубина проникновения стержневого корня на бурых горно-лесных почвах составляет 120 см, на серых лесных в 12-летнем возрасте у деревьев среднего роста – 123 см, лучших – 510 см.

Сбежистость горизонтальных корней клена явора характеризуется следующими коэффициентами формы по относительным длинам корня: 0,1 –  $67,3 \pm 0,01$ ; 0,2 –  $46,0 \pm 0,01$ ; 0,5 –  $24,4 \pm 0,07$ ; 0,7 –  $16,2 \pm 0,01$ ; 0,9 –  $9,2 \pm 0,003$ . Коэффициент объема для горизонтальных корней первого порядка 0,1444. По интенсивности сбежистости корни явора занимают среднее положение среди представленных в данном учебнике древесных пород. Интенсивность разветвленности корней клена явора очень низкая (средний коэффициент ветвистости составляет 1,8).

Максимальная величина среднегодового прироста по длине горизонтального корня первого порядка составляет 21,7 см, средний прирост 14,8 см, среднегодовой прирост стержневого корня 6,7 см. Отношение интенсивности роста стержневого и среднего горизонтального корней составляет на серых лесных почвах 0,47.

Площадь проекций корневой системы к 18-летнему возрасту на бурых горно-лесных почвах достигает  $20,4 \text{ м}^2$ , на серых лесных почвах в 12-летнем возрасте  $11,2 \text{ м}^2$ , что соответствует площади проекции корней деревьев 14-летнего возраста ( $11,5 \text{ м}^2$ ) на бурых почвах Карпат.

Корневая система клена явора на серых лесных глубоких почвах отличается невысокой компактностью. Благодаря стержневому корню, который интенсивно проникает вглубь, корневая система относительно быстро занимает обширный объем почвенного пространства. В 12-летнем возрасте в этих условиях объем почвы, занимаемый корневыми системами, составляет для дерева лучшего роста  $19,3 \text{ м}^3$ , среднего  $18,9$  и отстающего  $1,1 \text{ м}^3$ ; коэффициент компактности корневых систем соответственно  $2,6$ ;  $2,9$  и  $2,9 \text{ м/м}^3$ . Однако этот показатель возрастает в 10 и более раз на среднемощных бурых горно-лесных почвах, где у деревьев лучшего роста в 8-летнем возрасте он составляет  $36,3$ , в 12-летнем  $26,3$  и в 17-летнем  $23,2 \text{ м/м}^3$ .

**Орех грецкий.** В естественных лесах произрастает в горных районах Киргизии. Широко культивируется в Средней Азии, на Кавказе, Украине, в Молдавии и на юге Белоруссии. Предпочитает свежие и влажные достаточно богатые почвы (черноземы и серые лесные почвы). Уже к 6-летнему возрасту на серых лесных почвах у ореха формируются не только хорошо развитые стержневой и горизонтальные корни, но и значительное количество вертикальных ответвлений. Глубина проникновения стержневых корней в этом возрасте составляет в зависимости от группы роста дерева  $273$ ,  $241$  и  $194$  см. Ответвления от стержневого корня расположены равномерно по всей его длине. Суммарная протяженность вертикальных ответвлений от корней горизонтальной ориентации составляет  $6,9$ – $12,3$  % общей длины скелетных корней. У каждого дерева насчитывается  $8$ – $10$  вертикальных ответвлений. Глубина проникновения их также различна в зависимости от группы роста дерева. Так, у деревьев, отстающих в росте, она составляет  $49$ – $67$  см, деревьев среднего роста  $82$ – $124$ , лучшего  $120$ – $241$  см. Среднегодовой прирост по длине корней горизонтальной ориентации составляет  $61$ – $73$  см, по диаметру  $3,4$ – $9,5$  мм.

Разветвленность корней довольно интенсивная:  $420$ – $820$  скелетных ответвлений. Наивысший порядок ветвления в этом возрасте — четвертый, однако корней этого порядка очень мало ( $0,3$ – $0,9$  %). Основное относительное участие в общей протяженности скелетных корней принимают корни второго порядка ветвления ( $39,1$ – $55,8$  %).

В общей протяженности скелетных корней ореха грецкого существенное относительное участие принимают вертикальные ответвления от горизонтальных корней. Компактность корневых систем незначительная.

Орех грецкий отличается высокой интенсивностью прироста корней по диаметру, достигающего у корней горизонтальной ориентации  $0,95$ , а у стержневых корней  $1,05$  см. Площадь горизонтальной проекции корней составляет соответственно по группам роста деревьев  $38$ ,  $26$  и  $23 \text{ м}^2$ , что превышает площадь проекций крон соответственно в  $2,9$ ;  $3,9$  и  $5,5$  раза.

Сбежистость корней характеризуется следующими коэффициентами

формы корней на соответствующих относительных длинах: 0,1 — 56,5; 0,2 — 35,1; 0,5 — 26,1; 0,7 — 18,7; 0,9 — 11,4. Коэффициент объема корней 0,1207.

**Лещина обыкновенная.** Широко распространена в европейской части СССР как подлесочная порода. В пределах своего естественного ареала она встречается в свежих и влажных гигротопах на черноземных, буроземных, серых лесных, дерново-подзолистых почвах, обладающих высоким плодородием.

Корневая система лещины в условиях запада Украины на дерново-слабоподзолистых легкосуглинистых почвах в свежей грабовой судубраве в 90-летних сосняках Ia класса бонитета такова: стержневые корни отсутствуют, горизонтальные имеют высокую ветвистость. Общая протяженность скелетных корней одного куста достигает 256 м, из которых корни первого порядка ветвления составляют 8,7, второго 40,8 и третьего 50,5 %. Общее число ответвлений у наиболее развитых кустов 850, в том числе первого порядка 1,1, второго 21,9, третьего 77,1 %. Коэффициент ветвистости корней высокий — 7,8. Сбежистость корней первого порядка характеризуется коэффициентами формы на относительных длинах: 0,1— 0,54; 0,2 — 0,38; 0,5 — 0,25; 0,7 — 0,174 и 0,9 — 0,14. Коэффициент объема скелетных корней первого порядка 0,1224.

Основная масса корней лещины расположена на глубине 0—30 см, однако отдельные корни проникают вглубь до 60 см. Корни лещины, расходясь далеко в стороны от куста, осваивают значительную площадь питания, достигающую 15 м<sup>2</sup>. Несмотря на это, коэффициент компактности корневой системы у нее составляет 28,3 %. Таким образом, корневая система лещины довольно интенсивно населяет верхний горизонт почвы в насаждениях.

**Каштан съедобный (посевной).** Каштан съедобный (посевной), европейский, или благородный, естественно произрастает на Кавказе, а также широко распространен в Карпатах, образуя в культурах высокопроизводительные ценные древостои. Каштан образует глубокую корневую систему за счет крупных корней, идущих косовертикально в глубину почвы. Стержневой корень отсутствует. Корневые системы деревьев 10-летнего возраста в культурах каштана с участием дуба черешчатого на карпатских бурых горно-лесных почвах состоят из стержневого корня, горизонтальных корней и вертикальных ответвлений от горизонтальных корней. Часть горизонтальных корней уходят в почву под хорошо выраженным углом в косовертикальном направлении. Скелетных корней первого порядка у деревьев лучшего роста немного, а у деревьев, отстающих в росте, их значительно больше. В то же время у деревьев, отстающих в росте, отсутствуют ответвления второго порядка и вертикальные ответвления от горизонтальных корней, а стержневые корни развиты значительно слабее. Это свидетельствует о том, что более

слабые деревья осваивают жизненное почвенное пространство более молодыми горизонтальными корнями первого порядка.

В структуре корневой системы каштана посевного основное относительное участие принимают корни горизонтальной ориентации. Однако обращает на себя внимание очень высокое относительное участие корней вертикальной ориентации у деревьев лучшего и среднего роста. Так, суммарная длина стержневых корней и вертикальных ответвлений составляет у деревьев лучшего роста 25,7, среднего 12,7 %.

В строении корневой системы каштана посевного в 10-летнем возрасте преобладают корни второго порядка ветвления. Так, у дерева лучшего роста горизонтальные корни первого порядка составляют 21,7 %, второго 46,7, третьего 10,9, вертикальные ответвления 15,8 %, стержневой корень с ответвлениями первого и второго порядков 4,9 % общей длины скелетных корней.

Стержневые корни каштана проникают на глубину до 3 м. Вместе с тем глубина проникновения стержневых корней дуба черешчатого при совместном произрастании с каштаном составляет 4,2 м.

Так же, как и у других древесных пород, площадь проекций корневых систем каштана значительно превосходит площадь проекции крон. Это положение характеризуется следующими показателями: у дерева лучшего роста площадь проекции кроны составляет 3,14 м<sup>2</sup>, площадь проекции корней 22,04 м<sup>2</sup>, т. е. в 7 раз больше; у дерева среднего роста соответственно 1,76 и 12,6 м<sup>2</sup>, т. е. в 7,2 раза больше.

Интенсивность населенности почвенного пространства скелетными корнями у дерева лучшего роста 6,7, среднего 6,1, отстающего в росте 13,9 м/м<sup>3</sup>.

Горизонтальные корни каштана посевного относительно малосбежистые. Диаметр корней первого порядка на 0,5 относительной длины составляет 34,9 %, что значительно выше, чем у многих древесных пород. Так же, как и у других пород, горизонтальные корни второго порядка у каштана посевного менее сбежисты, чем корни первого порядка.

## 7.5. БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ФОРМУЛЫ КОРНЕВЫХ СИСТЕМ ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД

Корневой системе каждой древесной породы свойственны специфические особенности структуры и строения. Эти особенности выступают в комплексе признаков, составляющих интегрированную характеристику корневой системы. Степень проявления того или иного признака у каждой породы различна.

Характеристики корневых систем некоторых древесных пород даны в табл. 18 по основным пяти морфологическим признакам: глубине укоренения стержневого корня; интенсивности развития вертикальных ответвлений, определяемой по относительному их участию в общей длине



**18. Сводная характеристика морфологического строения  
корневых систем древесных пород**

Степень глубины (см) укоренения	Порода	Глубина укоренения стержневого корня, см	
Очень глубокое (> 500)	{	Дуб черешчатый	600
		Клен явор	510
Глубокое (301–500)	{	Сосна обыкновенная	460
		Ель европейская	400
Среднеглубокое (151–300)	{	Клен остролистный	300
		Каштан посевной	300
		Орех грецкий	280
Неглубокое (60–150)	{	Пихта белая	120
		Береза повислая	115
		Бук лесной	100
		Липа крупнолистная	80
Поверхностное (< 60)	{	Ель европейская	30

Развитие вертикальных ответвлений, %	Порода	Относительное участие вертикальных ответвлений в общей длине скелетных корней, %	
Интенсивное (> 15)	{	Сосна обыкновенная	31,9
		Орех грецкий	20,2
		Каштан посевной	15,8
		Липа крупнолистная	15,5
Среднее (5,1–15)	{	Ель европейская	10,7
		Дуб черешчатый	8,6
Слабое (до 5)	{	Береза повислая	1,9
		Клен явор	1,1
		Бук лесной	0,8
		Пихта белая	—

Разветвленность скелетных корней ( $K_v$ )	Порода	Коэффициент ветвистости ( $K_v$ )	
Очень сильная (> 10)	{	Береза повислая	17,2
		Бук лесной	12,2
Сильная (5,01–10,0) Средняя (2,01–5,0)	{	Ель европейская	5,6
		Сосна обыкновенная	2,5
		Орех грецкий	2,3
		Каштан съедобный	2,1
		Липа крупнолистная	2,1
Слабая (< 2,0)	{	Клен явор	1,8
		Дуб черешчатый	1,5

Сбегистость скелетных корней ( $K_0$ )	Порода	Коэффициент объема корня ( $K_0$ )	
Сильная ( $> 0,12$ )	{	Сосна обыкновенная	0,1159
		Береза повислая	0,1183
Средняя (0,121–0,150)	{	Орех грецкий	0,1207
		Ель европейская	0,1392
		Клен явор	0,1446
Слабая ( $< 0,15$ )	{	Липа крупнолистная	0,1701
		Дуб черешчатый	0,1791
		Бук лесной	0,1800
		Каштан съедобный	0,1943

Компактность корневой системы ( $K$ )	Порода	Коэффициент компактности, $m/m^3$	
Сильная ( $> 20$ )	{	Береза повислая	40,9
		Пихта белая	32,8
		Липа крупнолистная	21,8
Средняя (10,1–20,0)	{	Сосна обыкновенная	19,8
		Бук лесной	17,1
		Ель европейская	19,4
		Орех грецкий	12,4
Слабая ( $< 10,0$ )	{	Каштан посевной	8,9
		Клен явор	6,7
		Дуб черешчатый	4,9

Примечание. По каждому признаку породы расположены в порядке уменьшения значения.

скелетных корней; интенсивности разветвленности скелетных корней, характеризуемой коэффициентом ветвистости; сбегистости скелетных корней первого порядка ветвления, которая представлена в таблице интегрированно, через коэффициент объема; компактности корневой системы, определяемой коэффициентом компактности.

Данные табл. 18 позволили разработать комплексные биоморфологические характеристики корневых систем древесных пород. Ниже они представлены по основным лесообразующим породам европейской части СССР.

**Пихта белая (*Abies alba* Mill.).** Хвойная порода, естественно произрастает в западных регионах СССР (Карпаты, Беловежская Пуца). В молодом возрасте отличается медленным ростом, теневыносливостью. Опти-

мальные лесорастительные условия — свежие и влажные сугруды и груды ( $C_{2-3}$ ,  $D_{2-3}$ ). Долговечна, доживает до 400–500 лет, высота 40–65 м (иногда до 100 м), диаметр ствола до 2 м.

Проникновение в почву стержневого корня неглубокое (120 см). Развитие вертикальных ответвлений от корней горизонтальной ориентации слабое. Разветвленность корней (скелетных) сильная (коэффициент ветвистости 5,6), компактность корневой системы сильная ( $32,8 \text{ м/м}^3$ ).

Ель европейская (*Picea abies* Karst; *P. excelsa* Link.). Требовательна к плодородию почвы, хорошо растет на глубоких и среднемощных почвах. Ареал включает северо-западные, западные и центральные районы европейской части СССР и Украинские Карпаты. Доживает до 300 лет, высота 20–50 м, диаметр ствола до 2 м. Корневая система ели европейской в зависимости от конкретных почвенно-гидрологических условий варьирует от плоской горизонтальной, расположенной в 3–5-сантиметровом слое почвы, до якорной стержневой, проникающей на глубину 1,5–2,0 м. Отличается относительно высокой разветвленностью скелетных корней горизонтальной ориентации, незначительной сбежистостью, быстро утрачивает стержневой корень.

Стержневой корень прослеживается до 3–5-летнего возраста, укоренение поверхностное (менее 60 см), развитие вертикальных ответвлений от корней горизонтальной ориентации среднее (10–11 % общей длины скелетных корней), разветвленность скелетных корней сильная (коэффициент ветвистости 5,6), сбежистость скелетных корней средняя (видовое число 0,1392), компактность корневой системы средняя ( $19,4 \text{ м/м}^3$ ).

Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.). Естественно произрастает практически по всей Европе, широко распространена в СССР. Светолюбива, нетребовательна к плодородию почвы. В молодом возрасте быстрорастущая, морозостойкая, засухоустойчивая. Доживает до 300–400 лет, высота 30–40 м, диаметр ствола до 75 см.

Корневая система сосны в зависимости от почвенно-гидрологических условий может достаточно глубоко проникать в почву, развивая стержневой корень, но может иметь и типично поверхностную размещенность. Отличается способностью формировать хорошо развитые вертикальные ответвления от корней горизонтальной ориентации. В структуре корневой системы корни горизонтальной ориентации составляют 52–71 % общей протяженности скелетных корней, стержневые корни 15–16 %, вертикальные ответвления от корней горизонтальной ориентации 32 %.

Проникновение стержневого корня в почву глубокое (4,6 м), развитие вертикальных ответвлений от горизонтальных корней интенсивное (31,9 % общей протяженности скелетных корней), разветвленность скелетных корней сильная (видовое число 0,1159), компактность корневой системы средняя ( $19,8 \text{ м/м}^3$ ).

Береза повислая (*Betula verrucosa* Ehrh.; *B. pendula* Roth). Широко рас-

пространена в СССР от южных районов до лесотундры. Быстрорастущая, светолюбивая, морозостойкая порода. Произрастает на почвах различного уровня плодородия и влажности. Относительно недолговечна — доживает до 150 лет, высота 20—25 м, диаметр ствола 80—90 см.

Стержневые корни березы развиты слабо, проникают в глубь почвы до 110—115 см, образуя незначительное количество вертикальных ответвлений от горизонтальных корней, проникающих иногда глубже, чем стержневые корни. Скелетным корням присуща высокая разветвленность.

Проникновение стержневых корней в почву неглубокое (до 115 см), развитие вертикальных ответвлений от корней горизонтальной ориентации слабое (1,9 % общей длины скелетных корней), разветвленность скелетных корней очень сильная (коэффициент ветвистости 17,2), сбежистость скелетных корней сильная (видовое число 0,1183), компактность корневой системы сильная (40,8 м/м<sup>3</sup>).

**Бук лесной (*Fagus sylvatica* L.).** Естественно произрастает на Украине и в Карпатах, Ростоцье, Ополе, а также в Молдавии и Калининградской области. Теневынослив, требователен к влажности и плодородию почвы, теплолюбив. Доживает до 300—500 лет, высота 45 м, диаметр ствола до 2 м.

Стержневой корень утрачивается к 10—15-летнему возрасту, образуя незначительное количество вертикальных ответвлений от горизонтальных корней, которые довольно глубоко проникают в почву. Скелетные корни отличаются сильной сбежистостью у основания и последующей шнуровидной формой.

Проникновение стержневого корня в почву неглубокое (до 100 см), развитие вертикальных ответвлений от горизонтальных корней слабое (0,8 % общей протяженности скелетных корней) со среднеглубоким (до 240 см) проникновением в глубь почвы.

Разветвленность скелетных корней очень сильная (коэффициент ветвистости 12,2), сбежистость корней слабая (видовое число 0,1800), компактность корневой системы средняя (17,1 м/м<sup>3</sup>).

**Дуб черешчатый (*Quercus robur* L.; *Q. pedunculata* Ehrh).** В европейской части СССР распространен до Урала. Требователен к плодородию почвы и ее влажности, однако относительно засухоустойчив. Светолюбив, имеет 2 формы — рано- и позднораспускающуюся. Морозостоек, однако в молодом возрасте повреждается заморозками, особенно ранораспускающаяся форма. В молодом возрасте растет медленно. Доживает до 500 (и более) лет, высота до 40 м, диаметр ствола до 1,5 м (отмечены экземпляры с диаметром ствола в несколько метров).

Отличается интенсивным ростом в молодом возрасте стержневого корня, который по массе может в 1,5—2 раза превосходить надземную часть. Глубина проникновения стержневого корня может достигать к 10-летнему возрасту 4,05 м, к 19-летнему 4,85, к 25-летнему 5,55 м.

Однако с возрастом в общей протяженности и массе абсолютное преобладание переходит к корням горизонтальной ориентации (80–90 %). Обладает интенсивным развитием вертикальных ответвлений от корней горизонтальной ориентации, достигающих глубины 250–280 см. Разветвленность скелетных корней небольшая, по форме они отличаются шаровидностью.

Проникновение стержневого корня в почву очень глубокое (до 600 см), интенсивность вертикальных ответвлений от корней горизонтальной ориентации средняя (8,6 % общей протяженности скелетных корней), разветвленность скелетных корней слабая (коэффициент ветвистости 1,5), сбежистость слабая (видовое число 0,1791), компактность корневой системы слабая (4,9 м/м<sup>3</sup>).

**Липа крупнолистная** (*Tilia platyphylla* Scop.). В первые годы растет медленно. Теневынослива, морозостойка. Требовательна к плодородию и влажности почвы. Доживает до 500 лет (есть данные о большем долголетии липы – до 1200–1300 лет), высота до 40 м (обычно 15–25 м), диаметр ствола до 2,0 м.

Обладает способностью формировать стержневой корень, однако корневая система ее располагается в основном в верхних горизонтах почвы, часто стержневой корень отсутствует.

Проникновение стержневого корня в почву неглубокое (0,8 м). Развитие вертикальных ответвлений от корней горизонтальной ориентации интенсивное (11,5 % общей протяженности корней), разветвленность скелетных корней средняя (коэффициент ветвистости 2,1), сбежистость скелетных корней слабая (видовое число 0,1701), компактность корневой системы сильная (21,8 м/м<sup>3</sup>).

**Клен явор** (*Acer pseudoplatanus* L.). Произрастает в СССР в основном в западных областях Украины, в Молдавии, на Кавказе. Относительно теплолюбив, требователен к плодородию и влажности почвы, в молодом возрасте теневынослив, относительно быстрорастущий. Доживает до 300 лет, высота 30–40 м, диаметр ствола 1–1,5 м.

Формирует хорошо развитую корневую систему со стержневым корнем, достигающим иногда глубины 510 см. В общей протяженности корней (скелетных) преобладают корни горизонтальной ориентации (88–99 %).

Проникновение корневой системы в почву очень глубокое (510 см), развитие вертикальных ответвлений от корней горизонтальной ориентации слабое (1,1 % общей протяженности скелетных корней), разветвленность скелетных корней слабая (коэффициент ветвистости 1,8), сбежистость скелетных корней средняя (видовое число 0,1446), компактность корневой системы слабая (6,7 м/м<sup>3</sup>).

**Орех грецкий** (*Juglans regia* L.). Относительно теневынослив, теплолюбив, требователен к плодородию почвы. Доживает до 200 лет, высота 25–35 м, диаметр ствола 2 м.

Для корневых систем ореха грецкого характерно наличие хорошо развитого, сильноразветвленного стержневого корня и вертикальных ответвлений от корней горизонтальной ориентации. Однако глубина проникновения корней вертикальной ориентации относительно небольшая.

Проникновение стержневого корня в глубь почвы среднеглубокое (280 см), развитие вертикальных ответвлений от корней горизонтальной ориентации интенсивное (20,2 % общей протяженности скелетных корней), разветвленность скелетных корней средняя (коэффициент ветвистости 2,3), сбежистость скелетных корней средняя (видовое число 0,1207), компактность корневой системы средняя (12,4 м/м<sup>3</sup>).

**Каштан съедобный (*Castanea sativa* Mill.).** В СССР в естественном состоянии произрастает на Кавказе, в культурах распространен в Закарпатье. Относительно теневынослив, требователен к плодородию и влажности почвы, быстрорастущий. Доживает до 500 лет, высота до 30 м, диаметр ствола 2 м.

Проникновение корневой системы в глубь почвы среднеглубокое (300 см). Развитие вертикальных ответвлений от горизонтальных корней интенсивное (15,8 % общей протяженности скелетных корней), разветвленность скелетных корней средняя (коэффициент ветвистости 2,1), сбежистость скелетных корней слабая (видовое число 0,1943), компактность корневой системы слабая (8,9 м/м<sup>3</sup>).

#### 7.6. ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ КОРНЕВЫХ СИСТЕМ СОСЕН ОБЫКНОВЕННОЙ И БАНКСА

Биометрический метод исследования корневых систем позволяет учитывать не только выраженные различия в строении и структуре корневых систем деревьев разных видов, но и различия, присущие деревьям близких видов. Выявление таких различий углубляет знания особенностей морфологического строения отдельных древесных пород и позволяет более эффективно использовать их в практике лесного хозяйства.

Природе древесной растительности свойственно наличие существенных различий в строении и структуре корневых систем не только для деревьев разных пород, но и близких видов. На дерново-слабоподзолистых почвах при совместном произрастании в 20-летнем возрасте корневые системы сосны обыкновенной являются более мощными по сравнению с корневыми системами сосны Банкса. Относительное участие стержневых корней у сосны обыкновенной больше. В строении корневых систем рассматриваемых пород наиболее существенными являются следующие различия: у сосны Банкса большее относительное участие занимают корни третьего порядка ветвления, у сосны обыкновенной — второго; у сосны Банкса образуется относительно большее количество корней более высоких (пятого и шестого) порядков ветвления. Вместе

с тем обращает на себя внимание отсутствие у сосны Банкса вертикальных ответвлений от горизонтальных корней, в то время как у сосны обыкновенной они хорошо выражены.

Определенные различия наблюдаются в строении стержневых корней и их ответвлений. У сосны Банкса (по сравнению с сосной обыкновенной) в этой группе корней большее относительное участие принимает главный корень. Длина основного корня у сосны Банкса у модельных деревьев в древостое с меньшим участием сосны обыкновенной составляет 0,9–1,1 м, в древостое с большим ее участием 1,1–1,3, у сосны обыкновенной соответственно 1,2–1,5 и 1,2–1,7 м.

Сосна обыкновенная образует более длинные корни горизонтальной ориентации. Так, наиболее развитые из них имеют длину у деревьев лучших, средних и отстающих 8,1; 7,8 и 5,9 м, а у сосны Банкса соответственно 7,2; 6,2 и 4,2 м.

Участие тонких корней диаметром менее 2 мм составляет у сосны Банкса 1,2–2,2 % общей массы корней и 56,8 % общей их длины, у сосны обыкновенной соответственно 1,3–2,4 и 62,0 %.

О более интенсивном развитии корней горизонтальной ориентации у сосны обыкновенной свидетельствуют размеры площадей проекций корневых систем (площади питания). У сосны Банкса они составляют для лучших деревьев 57,1 м<sup>2</sup>, средних 36,9, отстающих 12,3 м<sup>2</sup>, а у сосны обыкновенной соответственно 69,9; 59,0 и 31,6 м<sup>2</sup>.

Объем почвы, который занимает корневая система у лучших деревьев сосны обыкновенной, равен 37,7 м<sup>3</sup>, средних 27,2, отстающих 13,9 м<sup>3</sup>, что соответственно в 2,6; 2,0 и 3,8 раза больше, чем у сосны Банкса.

Один из важных показателей, характеризующих особенности строения корневых систем деревьев, — интенсивность насыщенности корнями почвы, занимаемой корневыми системами. Он определяется как отношение общей длины скелетных корней к соответствующему объему почвы. У сосны Банкса этот показатель составляет у лучших деревьев 22,7 м/м<sup>3</sup>, средних 21,8, отстающих 59,6 м/м<sup>3</sup>, а у сосны обыкновенной 14,9; 14,9 и 20,4 м/м<sup>3</sup>.

Осваивая меньший объем почвы, корневые системы сосны Банкса используют его более интенсивно по сравнению с сосной обыкновенной. Таким образом, корневая система сосны Банкса представляется менее мощной, но значительно более компактной, отличается отсутствием вертикальных ответвлений от горизонтальных корней. Корневая система сосны обыкновенной интенсивнее осваивает более глубокие горизонты почвы за счет развития вертикальных ответвлений от горизонтальных корней и лучшего развития стержневых корней.

#### Контрольные вопросы

1. Что такое тип строения корневой системы? 2. Дайте характеристику существующим классификациям корневых систем деревьев. 3. Назовите основные прин-

ципы биоморфологической классификации корневых систем деревьев. 4. Охарактеризуйте распределение древесных пород по глубине укоренения стержневого корня. 5. Приведите примеры коэффициентов ветвистости древесных пород. 6. Дайте биоморфологическую характеристику корневых систем сосны обыкновенной, березы повислой, дуба черешчатого.

## Глава 8 ЗАПАСЫ БИОМАССЫ КОРНЕЙ ДЕРЕВЬЕВ

Все методы определения биомассы подземной части древостоев можно распределить на четыре группы:

определение запасов корневой древесины методом монолитов в соответствующих их модификациях;

определение запасов корневой древесины на лесосеке путем сплошной выкорчевки корней;

определение запасов корневой древесины у отдельных модельных деревьев после спиливания стволов и последующего выкорчевывания

### 19. Коэффициенты формы ске-

Тип лесорастительных условий	Тип почвы	Возраст, лет	Сосна обыкновенная	
			Относительная длина корня	
			0,1	0,2
Свежая судубрава ( $C_2$ )	Дерново-слабоподзолистая среднедернованная суглинистая влажная	12	56,2±2,4	35,6±1,9
Влажная судубрава ( $C_3$ )	Дерново-слабоподзолистая сильнодернованная супесчаная влажная на оглеенном песке	14	52,5±5,5	34,3±3,0
Свежая дубрава ( $D_2$ )	Обыкновенный чернозем тяжелосуглинистый на балтских глинах	16	—	—
Влажная суборь ( $B_3$ )	Дерново-слабоподзолистая слабодернованная на супесчаной материнско породе влажная	23	56,9±4,2	36,1±3,7
Свежая дубрава ( $D_2$ )	Серые лесные почвы	24	54,4±1,8	38,2±1,7
Влажная суборь ( $B_3$ )	Дерново-слабоподзолистая среднедернованная супесчаная влажная подстилаемая оглеенным песком	41	55,8±3,8	39,4±3,7
Влажная судубрава ( $C_3$ )	Дерново-слабоподзолистая сильнодернованная супесчаная влажная	90	57,0±4,6	36,7±2,8



пней (метод дает возможность выведения зависимости между запасами стволовой и корневой древесины) ;

определение всей биомассы надземной части дерева и корневой системы, извлеченной из почвы, путем ее полной раскопки и отмывки с определением массы всех частей дерева и биометрическим анализом корневой системы.

**Использование коэффициентов формы и видовых чисел при таксации корневой древесины.** Форма корней является одной из биометрических характеристик, в определенной степени отражающих генетические особенности древесной породы. Интенсивность роста дерева не отражается на форме корней. В табл. 19 приведены коэффициенты формы скелетных корней дуба и сосны в насаждениях разного возраста для разных условий произрастания.

Данные таблицы показывают, что природе корней свойственно наличие существующих различий в коэффициентах формы корней различных древесных пород. Однако для одной породы различия в возрасте не вносят изменений в значение этого показателя. Различие почвенных

**летных корней дуба и сосны**

Сосна обыкновенная				Дуб черешчатый			
Относительная длина корня							
0,5	0,7	0,9	0,1	0,2	0,5	0,7	0,9
18,6±1,2	13,8±0,9	8,6±0,7	71,9±0,01	53,6±0,01	35,4±0,01	25,4±0,01	15,4±0,01
18,2±2,1	14,1±1,2	6,6±0,7	64,7±2,3	54,0±3,4	23,2±2,0	15,6±1,0	9,7±1,4
—	—	—	75,1±1,2	53,0±1,7	20,9±1,2	10,2±0,8	3,5±0,3
16,4±4,5	7,7±1,9	2,7±0,6	—	—	—	—	—
19,3±0,9	12,4±0,7	8,2±0,5	72,8±0,9	59,2±1,0	31,4±0,8	17,6±0,5	7,3±0,3
27,4±3,1	19,9±2,5	12,0±2,2	—	—	—	—	—
19,6±2,4	12,4±2,2	6,6±1,6	—	—	—	—	—

условий не отражается на коэффициенте формы корней. Коэффициент формы корней моделирует объективную особенность в строении корневых систем и корней, генетически присущую каждой древесной породе. Коэффициенты формы скелетных корней древесных пород имеют существенные различия. Достоверность разницы их показателей проявляется для всех относительных длин. Степень варьирования коэффициента формы значительная у всех древесных пород, и только у корней каштана съедобного ее максимальное значение составляет всего  $\pm 5,4\%$ . С увеличением относительной длины корня коэффициент вариации коэффициента формы увеличивается, т. е. окончания корней могут быть довольно разнообразными по толщине. Это особенно относится к сосне и дубу, где коэффициент вариации достигает 74,7 и 64,7 %.

У большинства лиственных древесных пород показатели коэффициентов формы корней значительно больше, чем у хвойных. Наблюдается хорошо выраженное различие рассматриваемого показателя по видам: наибольшее их значение у дуба черешчатого и наименьшее у березы повислой. Ясно выражено различие и в характере изменения коэффициентов формы по их длине в зависимости от древесной породы. С увеличением порядка корней коэффициенты формы на всех относительных длинах корней увеличиваются.

Обобщенные коэффициенты формы корней древесных пород, представленные в табл. 19, используют для соответствующих расчетов объемов корневой древесины. Для определения коэффициентов формы используют следующие относительные длины корня: 0,1; 0,2; 0,5; 0,7; 0,9, т. е. корень расчленяется на 6 отрезков. Объем каждого отрезка определяют по срединному диаметру и длине. Сумма объемов всех отрезков дает объем всего корня.

Объем корня рассчитывают также по видовому числу — произведение видового числа на площадь сечения корня у его основания и длину корня. Видовое число — отношение фактического объема корня, полученного как сумма отдельных его отрезков, к объему цилиндра с основанием, равным площади сечения основания корня.

Определение объемов корней по секционному методу с применением коэффициентов формы имеет достаточно высокую точность. Сопоставление объемов корней, полученных с применением коэффициентов формы, с объемами, определенными ксилметрическим методом, выявило превышение ксилметрических данных по 147 измерениям корней пихты и 84 измерениям корней ели соответственно на  $2,6 \pm 0,5$  и  $6,6 \pm 0,7\%$ . При этом значительное варьирование полученных данных зависит от характера измеряемого корня. Минимальные различия в показателях измерений наблюдаются для корней с меньшим количеством ответвлений. У отдельных наиболее сильно разветвленных корней объемы, определенные ксилметрическим методом, могут превышать объемы, определенные по видовому числу, на 20—25 %.

## 8.1. ОПРЕДЕЛЕНИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ЭЛЕМЕНТОВ КОРНЕВЫХ СИСТЕМ

Полученные в период многолетних трудоемких исследований данные позволяют без проведения полной раскопки получить многие важные морфологические характеристики отдельных корней и корневых систем, используя ранее выведенные уравнения зависимости, модели роста и развития корневых систем.

**Определение длины материнского корня, протяженности всех его ответвлений и объема корня.** Для определения длины материнского корня и протяженности всех его ответвлений используют уравнения взаимосвязи между этими элементами и диаметром корня у его основания.

После раскопки корней в приствольной зоне измеряют диаметр  $D$  корня у его основания. По формуле уравнения взаимосвязи между диаметром  $D$  и длиной материнского корня  $l$  определяют значение его длины, а по уравнению взаимосвязи между диаметром  $D$  (мм) и общей протяженностью корня  $L$  со всеми его ответвлениями определяют эту величину. В связи с тем что теснота связи между  $D$  и  $l$  намного меньше, чем теснота связи между  $D$  и  $L$ , величину  $l$  целесообразно определять через  $L$  и коэффициент ветвистости.

**Пример.** Для сосны обыкновенной  $L = 0,43 D - 0,53$ . При величине  $D = 50$  мм  $L = 21,50 - 0,53 = 20,97$  м.

Коэффициент ветвистости корней сосны  $\frac{L}{l} = 2,5$ . Отсюда находим  $l = \frac{L}{2,5} =$

$= 8,25$  м. Площадь сечения у основания корня при данном диаметре равна  $19,6$  см<sup>2</sup>. Следовательно, объем корня составляет  $V_K = 19,6$  см<sup>2</sup> ·  $839$  см ·  $f_K$ . Видовое число корней сосны  $0,1159$ , отсюда  $V_K = 16\,444,4 \cdot 0,1159 = 1904,26$  см<sup>3</sup>.

Общую длину скелетных корней дерева можно определить без применения раскопок по диаметру ствола на высоте  $1,3$  м. Для этого используют формулы:

$$\text{для сосны } L = 37,4 + 1,42 D + 25,1 D^2,$$

$$\text{для дуба } L = 94,4 - 43,6 D + 7,9 D^2,$$

$$\text{для ели } L = 48,8 + 9,9 D + 1,9 D^2.$$

Определив длину материнского корня  $l$  и зная его диаметр у основания корня  $d$ , можно с применением видового числа  $f_K$  определить объем корня по формуле

$$V_K = \frac{\pi d^2}{4} l f_K.$$

**Определение массы корней и распределение ее по фракциям толщины.** Определяют массу корней  $y$ , г по диаметру корня у его основания  $d$ , мм, исходя из зависимостей:

$$\text{для сосны } y = 71,1 - 56,0 d + 26,3 d^2,$$

$$\text{для дуба } y = 29,7 + 5,4 d + 0,2 d^2.$$

## 8.2. ОПРЕДЕЛЕНИЕ ОБЪЕМОВ И МАСС КОРНЕВОЙ ДРЕВЕСИНЫ МЕТОДОМ НЕПОСРЕДСТВЕННЫХ ИЗМЕРЕНИЙ

Таксация корневых систем отдельных деревьев выполняется поэтапно. Первый этап заключается в извлечении (препарировании) корневых систем деревьев из почвенной среды (освобождение от земли). Второй этап заключается в проведении непосредственного измерения морфологических характеристик отдельных корней и всей корневой системы.

Для определения массы корневой системы одного дерева сосны обыкновенной в возрасте 50—60 лет необходимо переместить почву из котлована объемом 250—470 м<sup>3</sup>. При применении метода препарирования полной раскопкой или отмывкой берут 3 модельных дерева — по одному из числа лучших, средних и отстающих.

После отбора модельных деревьев на пробных площадях производят полную раскопку или отмывку их корневых систем. Ствол предварительно спиливают заподлицо с землей, затем определяют массу стволовой древесины, ветвей, хвои (листьев). В процессе раскопки замеряют соответствующие биометрические элементы корней и заносят данные в полевой журнал, зарисовывают расположение корней на масштабной бумаге. После первичной обработки освобожденные от земли корни отсекают у их основания с тем, чтобы они не мешали дальнейшей работе.

После окончания раскопки в соответствии с методикой определяют объем каждого корня в отдельности, объем корневой системы в целом, распределение объема по фракциям толщины корня. Одновременно определяют массу корневой древесины путем взвешивания каждого отдельного корня и его прикорневой части (головы). При большой массе головы корня ее предварительно следует распилить на части. Массу корневой древесины определяют в сыром виде. Распределяют ее по фракциям толщины соответственно распределению объемов. Определяют также массу в абсолютно сухом состоянии. Для этого из древесины головы корня и корней каждой фракции толщины берут образцы, после высушивания которых пересчитывают по соответствующим фракциям.

Полученные объемы и массы распределяют на **промышленные и биологические запасы**. Промышленные запасы сосредоточены в наиболее толстых частях корней, не превышающих по длине 0,2—0,3 относительной длины корня. Вся остальная часть корня относится к биологическим запасам.

Определение объема и массы корневой древесины не единицу площади древостоя производят соответствующим пересчетом данных по каждому модельному дереву, перемножая их на количество деревьев соответствующей группы роста (отстающие, средние, лучшие). Затем суммируют по пробной площади и переводят на гектар насаждения.

Проведение расчетов путем получения средних данных из трех модель-

ных деревьев с последующим перемножением их на количество деревьев в древостое не допускается, поскольку фактическое количество деревьев в лучшей и отстающей группах никогда не будет одинаковым.

Данные, полученные методом непосредственного измерения запасов корневой древесины в сосновых насаждениях, приведены в табл. 20.

При использовании метода непосредственных измерений можно учитывать не объем, а массу стволовой и корневой древесины.

### 8.3. ОПРЕДЕЛЕНИЕ ОБЪЕМОВ И МАСС КОРНЕВОЙ ДРЕВЕСИНЫ ПО СООТНОШЕНИЮ С ОБЪЕМАМИ И МАССАМИ СТВОЛОВОЙ ЧАСТИ ДЕРЕВЬЕВ И НАСАЖДЕНИЙ

На основании данных, полученных методом непосредственных измерений, строят графики и вычисляют уравнения зависимости между возрастом и соотношением корневой и стволовой древесины. Исходя из полученных зависимостей, можно без раскопки корней определить их объем и массу на единицу площади насаждения.

По соотношению объемов корневой и стволовой древесины разработаны таблицы, отражающие соотношение корневой и стволовой древе-

20. Запасы корневой древесины в сосновых насаждениях

Возраст, лет	Группа роста деревьев	Количество стволов на 1 га	Диаметр ствола, см	Запасы древесины, м <sup>3</sup>			
				Одно дерево		На 1 га	
				Ствол	Корни	Ствол	Корни
14	Лучшие	400	11,5	0,0252	0,0079	10,1	3,2
	Средние	1000	9,0	0,0138	0,0040	13,8	4,0
	Отстающие	600	5,9	0,0051	0,0017	3,3	1,1
	Всего	2000				27,2	8,3
14	Лучшие	1129	11,3	0,0284	0,0072	32,1	8,1
	Средние	2598	7,0	0,0105	0,0041	27,3	10,5
	Отстающие	699	5,5	0,0061	0,0008	4,2	0,6
	Всего	4426				63,6	19,2
23	Лучшие	750	16,3	0,0936	0,0183	70,2	13,7
	Средние	1457	9,9	0,0343	0,0039	50,0	5,8
	Отстающие	643	6,8	0,0135	0,0022	8,7	1,4
	Всего	2850				128,9	20,9
23	Лучшие	442	17,4	0,1387	0,0281	68,2	13,8
	Средние	880	14,0	0,0725	0,0077	63,8	6,8
	Отстающие	208	7,2	0,0157	0,0028	3,3	0,6
	Всего	1580				135,3	21,2
41	Лучшие	254	20,0	0,2082	0,0438	52,9	13,1
	Средние	810	17,0	0,1238	0,0149	100,3	12,1
	Отстающие	416	10,2	0,0470	0,0038	19,5	1,6
	Всего	1480				172,7	26,8

сины. Эти таблицы позволяют по материалам таксации надземной части древостоев определять запасы фитомассы корневых систем.

#### **Контрольные вопросы**

1. Какие методы можно применить для определения запасов биомассы корней?  
2. Как определяются коэффициенты формы и видовые числа корней? 3. Какие формы корреляционных связей можно использовать для определения объема и массы корней? 4. В чем заключается метод определения массы и объема корневой древесины по массе и объему ствольной древесины? 5. Принципы построения таблиц запасов корневой древесины.

### **Глава 9**

## **ОПТИМИЗАЦИЯ ЛЕСОХОЗЯЙСТВЕННОГО ПРОИЗВОДСТВА НА ОСНОВЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ЗАКОНОМЕРНОСТЕЙ СТРОЕНИЯ ПОДЗЕМНОЙ ЧАСТИ ДРЕВОСТОЕВ**

### **9.1. ЗНАЧЕНИЕ ИССЛЕДОВАНИЙ КОРНЕВЫХ СИСТЕМ ДЛЯ ОПТИМИЗАЦИИ РАБОТ В ЛЕСНЫХ ПИТОМНИКАХ**

Изучение корневых систем деревьев позволяет более глубоко познать биологию леса, научно обосновать и объяснить этапы развития древесных насаждений, понять сложные аспекты взаимовлияния древесных пород при совместном их произрастании, а также описать характер связей между продуктивностью древостоев и факторами окружающей среды.

Полностью с учетом физиологических и морфологических особенностей корневых систем построена технология выращивания посадочного материала в лесных питомниках. Использование регенерационных свойств корней определило возможность формирования компактных жизнеспособных корневых систем саженцев относительно высоких возрастов. Особенности физиологических процессов, свойственных жизнедеятельности корней сеянцев и саженцев, позволили оптимизировать агротехнику выращивания посадочного материала, а также технологию его производства в тепличных условиях. Знание морфологии и физиологии корней легло в основу организации производства посадочного материала с закрытой корневой системой.

Практически все аспекты, все элементы технологических процессов выращивания посадочного материала, каким бы разнообразием они ни отличались, базируется на оптимизации их соответствия физиологическим, морфологическим свойствам корневых систем растений. Способы основной подготовки почвы в лесных питомниках, внесение удобрений, севообороты, агротехнические уходы, технология формирования корневых систем, выкопка и хранение посадочного материала получили научное обоснование с позиций биологии лесных растений, экологии и морфологии их корневых систем.

## 9.2. ОПТИМИЗАЦИЯ ЛЕСОКУЛЬТУРНОЙ ТЕХНОЛОГИИ

В корнедоступном слое почвы происходит постоянное изменение пространственного размещения отдельных корней и корневых систем, смещения положения корней как по отношению к почве, так и относительно друг друга. Выявление и моделирование пространственного взаимопроникновения корней, выделение зон различной биологической напряженности и особенностей возрастной динамики их трансформации позволили дать новое, более глубокое понимание площади питания в его лесобиологическом значении.

Выявление этапов саморегуляции корневых систем позволило разработать новые принципы размещения древесных пород в смешанных культурах: влияния густоты культур на характер корневых систем деревьев; использование корневых систем сопутствующих древесных пород в качестве "подгона" для формирования корневых систем деревьев главной породы.

Практическое осуществление этих принципов должно заключаться в разработке способов и создании культур с разной густотой размещения деревьев участвующих пород на площади. При этом нужно учитывать генотипические особенности формирования корневых систем, свойственные каждому древесному виду, и конкретные лесорастительные условия. Например, целесообразно на обыкновенных малогумусных черноземах создавать культуры дуба с более густым размещением посадочных мест по отношению к сопутствующей породе. А на среднедерново-слабоподзолистых глееватых почвах, где имеются уплотненные прослойки, препятствующие развитию стержневых корней, дуб следует высаживать реже.

Более густая посадка дуба и сопутствующей породы, подобранной соответственно конкретным условиям, обеспечит усиление освоения труднодоступных почвенных горизонтов ее корнями, что после рубок ухода облегчит освоение этих горизонтов корнями главной породы.

В производственных условиях рекомендуются такие схемы смешения пород: С х е м а 1 (на глубоких почвах). Размещение главной породы более густое по сравнению с сопутствующей. Расстояние между рядами 2—3 м, между посадочными местами в рядах главной породы 0,5 м, сопутствующих и кустарников 1 м. Главные породы вводятся чистыми рядами, сопутствующие — чистыми или в смеси с кустарниками. В варианте смешения 2 ряда главных, 3 ряда сопутствующих, посадочных мест на 1 га при ширине междурядий 2 м 7 тыс., в том числе 4 тыс. главной породы, 3 тыс. сопутствующих и кустарников. В варианте смешения 3 ряда главной породы, 2 ряда сопутствующих, посадочных мест на 1 га 8 тыс., из которых главной породы 6 тыс., сопутствующих 2 тыс. С х е м а 2 (на почвах с наличием уплотненных горизонтов). Размещение главной породы менее густое, чем сопутствующих. Расстояние между рядами 2—3 м, между посадочными местами в рядах главной породы 1 м, в рядах сопутствующих пород 0,5 м. Количество посадочных мест на 1 га при ширине междурядий 2 м: в одном варианте 2 ряда

главной породы, 3 сопутствующей — 8 тыс. (в том числе 2 тыс. главной породы и 6 тыс. сопутствующих и кустарников); в другом — 3 ряда главной породы и 2 сопутствующих — 7 тыс. (в том числе главной породы 3 тыс., сопутствующих 4 тыс.).

Регулирование густоты главной и сопутствующих пород при существующих способах создания лесных культур легкоосуществимо путем соответствующего изменения расстояния между посадочными местами в рядах главной и сопутствующих пород. Схема 3. Закономерности строения и формирования корневых систем дают возможность разработать новые схемы смешения при выращивании культур с использованием крупномерного посадочного материала. Одним из вариантов смешения пород при этом может быть следующий. Посадочный материал главной породы — крупномерный, посадочный материал сопутствующих и кустарниковых пород — обычный. Схема смешения — 2 ряда главной породы, 3 ряда сопутствующих и кустарниковых пород. Ширина междурядий 2—3 м, расстояние между посадочными местами в рядах главной породы 2 м, сопутствующих и кустарников 0,5 м. Количество посадочных мест на 1 га при ширине междурядий 2 м — 7 тыс., в том числе главной породы — 1 тыс., сопутствующих и кустарников — 6 тыс. Такое размещение обеспечит быстрое освоение горизонтальными корнями главной породы верхних слоев почвы с заглублением их в последующий период, когда разовьются корневые системы сопутствующих пород.

Выявление особенностей горизонтального и вертикального пространственного размещения корневых систем расширяет возможности направленного воздействия на характер биологического взаимовлияния древесных пород. Одним из примеров решения этой проблемы является технологический прием, обеспечивающий разную глубину рыхления почвы при агротехнических уходах в пределах междурядий, образованных рядами данной породы и породы-конкурента. Этот технологический прием можно выполнять имеющимися почвообрабатывающими орудиями после несложной их реконструкции или рыхлением вдоль рядов породы-конкурента плугом без отвала. При данном приеме глубина рыхления вдоль рядов породы-конкурента в 2—3 раза больше по сравнению с глубиной рыхления остальной части междурядий. Он обеспечивает свободное развитие корневых систем определенной породы по своей ширине междурядий, сдерживая в большей или меньшей степени развитие корней другой породы. Степень сдерживания влияния регулируется различием в глубине рыхления, частотой и длительностью периода их проведения.

Такая технология перспективна при выращивании дубово-ясеневых, дубово-лиственничных культур и культур другого состава, в которых требуется в первые периоды роста снизить отрицательное влияние одной из участвующих пород.

### 9.3. ОПТИМИЗАЦИЯ РУБОК УХОДА

Закономерности формирования корневых систем и площади питания в древостоях разного возраста вносят новые принципы в организацию рубок ухода с целью оптимизации процесса формирования корневых



систем и в конечном счете повышения производительности древостоев. Дальнейшее углубление этого вопроса может привести к разработке новых принципов и методов рубок ухода. Рассмотрим в качестве примера соображения по организации рубок ухода в насаждениях с преобладанием сосны обыкновенной. Насаждения сосны целесообразно в молодом возрасте (12—18 лет) выращивать в относительно густом состоянии, что способствует более усиленному ветвлению корней и освоению более глубоких горизонтов почвы. При используемых в настоящее время схемах создания культур с первоначальной густотой 6—12 тыс. растений на 1 га отсутствует необходимость проведения изреживаний насаждений в этом возрасте. В период, когда интенсивность линейного прироста корней будет приближаться к своему максимальному значению, т.е. в возрасте 20—35 лет, следует снизить биологическую напряженность в корнедоступном горизонте групп роста. В дальнейшем в процессе затухания прироста корней по длине необходимость в рубках с целью их влияния на формирование корневых систем уменьшается.

Наиболее стимулирующее влияние на развитие горизонтальных корней по длине оказывают те рубки ухода, которые проводятся в период наиболее интенсивного роста корней (в 12—24-летнем возрасте). Рост корней по длине в более старшем возрасте сильно замедляется даже в сравнительно редком насаждении. Следовательно, можно обеспечить необходимое пространство для роста корней по длине в более старшем возрасте рубками незначительной интенсивности.

К 40-летнему возрасту прирост корней по длине практически приостанавливается, в то же время прирост общей длины горизонтальных корней интенсивно увеличивается, т.е. развитие горизонтальной корневой системы может в необходимой степени продолжаться в старшем возрасте независимо от проведения рубок ухода. Целесообразен такой режим выращивания основных насаждений, при котором обеспечиваются получение и сохранение в насаждениях старше 40-летнего возраста максимальной полноты (1,0—1,2). Сохранение высокой полноты в этот период способствует дальнейшей интенсификации использования почвенного пространства корневыми системами и позволяет значительно повысить общую продуктивность насаждений.

Определенный интерес для практики лесного хозяйства представляют также вопросы пространственного размещения корневых систем деревьев в насаждении. В зависимости от возраста, состояния насаждения, предшествовавших хозяйственных мероприятий и некоторых других факторов в сосновых насаждениях меняется соотношение степени участия в корненаселенности почвы деревьев разных групп роста. Такое положение требует дифференцированного подхода к отбору деревьев в рубку с относительным увеличением или уменьшением выборки деревьев той группы роста, которая не соответствует оптимальному использованию корнедоступного горизонта почвы.

#### 9.4. ОПТИМИЗАЦИЯ ТЕХНОЛОГИИ ВНЕСЕНИЯ УДОБРЕНИЙ

Большое значение имеют закономерности строения и формирования корневых систем для совершенствования практики применения минеральных удобрений в лесном хозяйстве. При расширении площади применения удобрений все более возрастает требование обеспечения максимального лесохозяйственного эффекта при возможно малом расходе удобрений, т. е. получение максимального увеличения прироста древостоев при минимальных дозах внесения удобрений. Этого настоятельно требуют также природоохранные проблемы. Возникает необходимость разработки технологии внесения удобрений, позволяющей существенно сократить нормы внесения и обеспечить наиболее эффективное и полное усвоение удобрений деревьями.

Наиболее распространенный способ внесения удобрений в лесных насаждениях в настоящее время — разбрасывание их по поверхности почвы. Их можно вносить по всей площади или только местами (локально) — вокруг сеянцев, вдоль рядков и т. д.

Однако существующие способы внесения удобрений не учитывают закономерностей развития корневых систем деревьев. Это не дает возможности обеспечения направленного влияния удобрений на изменение прироста определенной, перспективной группы деревьев насаждения, вследствие чего значительная часть удобрений используется деревьями вспомогательными или отставшими в росте, которые будут в последующем вырублены. Определенная доля удобрений, усвоенная этими деревьями, будет изъята из биологической сферы производства прироста древесины. Следствием этого является снижение эффективности применения удобрений.

Разработка рациональных способов, которые позволят локальным внесением удобрений обеспечить питательными веществами в основном перспективные деревья, позволит сэкономить определенную часть удобрений и расширить за счет этого площадь лесов, на которых они будут применяться. Решение этого вопроса возможно путем использования данных о закономерностях роста и строения корневых систем деревьев в насаждениях с применением моделирования процесса формирования корневых систем. Желаемый эффект будет получен только в результате определения возможности предотвратить или значительно снизить употребление вносимых удобрений неперспективными деревьями. Это возможно при обеспечении первоочередного их поступления к корням деревьев лучшего роста. Минеральные удобрения в почве в той или иной мере подвержены миграции не только в вертикальном, но и в горизонтальном направлениях. Однако пространственные пределы миграции ограничены, а непосредственно в зоне внесения удобрений сохраняется повышенное содержание вносимых питательных веществ.

Задача локально направленного внесения удобрений, таким образом,

сводится к определению зон почвы, доступных корням нужных в лесохозяйственном аспекте деревьев и менее доступных корням остальных деревьев. Поскольку более перспективными для получения прироста являются наиболее развитые деревья, то их надо обеспечить питательными веществами в первую очередь. Исходя из особенностей формирования горизонтальной проекции корневых систем, это условие обеспечивается размещением зон внесения удобрений в насаждения таким образом, чтобы они контактировали с горизонтальными корнями всех деревьев будущего. Корневые системы деревьев более слабых групп роста в максимально возможной степени должны находиться вне зоны внесения удобрений. Это обеспечивается оптимальным расстоянием между лентами (зонами) внесения удобрений и их шириной.

При расстоянии между зонами внесения удобрений, равном двум радиусам площади проекции корневой системы дерева соответствующей группы роста, соседние 2 ленты с удобрениями пересекают площадь распространения корней любого дерева избранной группы на данной территории (рис. 23).

Из групп более слабого роста непосредственно контактирует с зоной удобрений только часть деревьев. Для каждого конкретного насаждения расстояние между лентами удобрений определяется на основании математической модели роста горизонтальных корней в зависимости от возраста насаждений и скорости линейного прироста горизонтальных корней для данных почвенных условий по формуле

$$R_A = A V,$$

где  $R_A$  — радиус проекции корней в возрасте  $A$ ;  $V$  — средняя величина ежегодного линейного прироста горизонтальных корней.

В связи с тем что средний периодический прирост скелетных корней по длине изменяется с возрастом, формула принимает следующий вид:

$$R_A = A_1 V_1 + A_2 V_2 + \dots + A_n V_n,$$

где  $A_1, A_2, \dots, A_n$  — число лет соответствующего периода роста;  $V_1, V_2, \dots, V_n$  — средний периодический прирост скелетных корней.

Конкретные значения расстояний между лентами вносимых удобрений по типам лесорастительных условий даны в табл. 21.

Ширина ленты внесения удобрений зависит от соотношения количества деревьев, которые необходимо подкормить, и количества деревьев группы лучшего роста.

**Пример.** Намечено подкормить 500 деревьев группы лучшего роста на площади 1 га. При пересчете оказалось, что деревьев группы лучшего роста больше 500. В таком случае ширина зоны внесения удобрений должна быть минимальной, ее принимают произвольно — 1 м. Если же деревьев группы лучшего роста оказа-

лось меньше 500, то ширина ленты удобрений должна быть расширена на такую величину, которая обеспечила бы включение в контакт с этой зоной определенного количества деревьев средней группы роста. Степень увеличения ширины ленты удобрений зависит от двух факторов: разницы между выбранным количеством деревьев, намеченных к подкормке, и фактическим их количеством в группе лучшего роста; количества деревьев той группы роста, за счет которой она будет восполнена.

**21. Расстояния между зонами внесения удобрений (м)  
в зависимости от возраста насаждений**

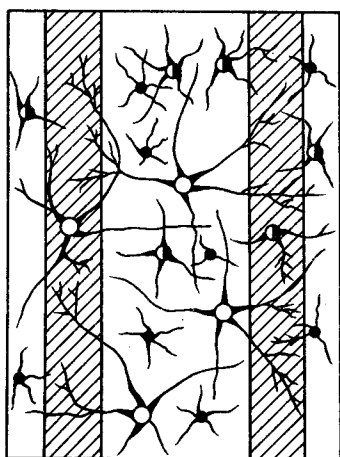
Тип лесорастительных условий	Возрастной период, лет	Средний прирост радиуса проекции корней, см	5 лет	10 лет	15 лет	20 лет	30 лет
$C_2 C_3$	1-12	21,6	2,2	4,4	7,2	10,4	13,7
	13-24	32,2					
	25-36	6,2					
$B_2 B_3$	1-12	21,6	2,2	4,4	7,1	10,2	12,3
	13-24	31,1					
	25-41	3,0					
$A_1$	1-8	18,4	1,8	3,2	3,8		
	9-14	12,4					

Чем меньшее количество деревьев группы лучшего роста контактирует с лентами удобрений, тем более широкими они должны быть.

При локальном внесении удобрений по сравнению со сплошным расход их при одинаковой дозе внесения сокращается в 2,0-6,5 раза в зависимости от возраста насаждения. Это дает возможность тем же количеством удобрений подкормить значительно большую площадь насаждений и соответственно снизить расходы на их подвозку и работы по внесению удобрений. Кроме того, ленточный способ внесения удобрений создает большие перспективы для применения механизации по внесению удобрений в лесные насаждения.

При локальном внесении удобрений наблюдается увеличение прироста только определенной части деревьев. Это вызывает усиление дифференциации деревьев по высоте. Улучшение условий роста части деревьев повышает их биологическую устойчивость, в результате чего они в возрасте 10-20 лет становятся вне конкуренции по отношению к остальной части насаждения, что снимает необходимость проведения рубок ухода в чистых насаждениях при локальном внесении удобрений или позволяет сократить их количество.

Интенсивность роста каждого дерева взаимосвязана с объемом питания, которое оно использует. В средневозрастных и более старших древо-



○ 1 ● 2 ● 3

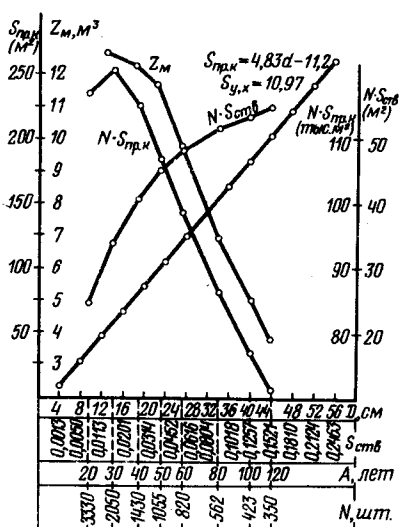


Рис. 23. Полосно-локальный способ внесения удобрений в древесные насаждения (ленты удобрений заштрихованы):

1 — деревья лучшего роста, 2 — средние деревья, 3 — деревья, отстающие в росте

Рис. 24. Номограмма зависимости между площадью проекции корневых систем ( $S_{пр.к}$ ), текущим приростом массы стволовой древесины ( $Z_M$ ) и основными таксационными характеристиками древостоев сосны обыкновенной: А — возраст насаждения, N — количество стволов, D — диаметр ствола,  $S_{ств}$  — площадь сечения ствола

стоях, когда корневые системы деревьев достигают максимальной глубины проникновения, степень обеспеченности деревьев жизненным пространством характеризуется более простым показателем — площадью горизонтальной проекции корневой системы. Между площадью проекции корневых систем деревьев и таксационными характеристиками их надземной части существует тесная прямая корреляционная зависимость (рис. 24).

В процессе отпада деревьев в насаждениях более старшего возраста высвобождается определенное количество жизненного пространства. Оставшиеся деревья в силу своего физиологического состояния не могут полностью освоить это пространство. Вследствие этого в насаждении накапливается резерв жизненного пространства, который используется для повышения текущего прироста. Максимальному значению текущего прироста насаждения соответствует максимальное значение сумм площадей проекции корневых систем всех деревьев насаждения.

Между суммой площадей проекций корней деревьев в насаждении и его текущим приростом существует прямая зависимость. В сосновых насаждениях после кульминационного прироста наблюдается уменьшение суммарной площади проекции корней, соответственно уменьшается текущий прирост насаждений. Повышение суммарной площади проекций корней обеспечивает повышение текущего прироста.

После 36–40-летнего возраста резко снижается прирост горизонтальных корней первого порядка, что вызывает снижение прироста площади проекции корневых систем. Увеличить суммарную площадь проекций систем в приспевающих древостоях можно только за счет увеличения числа деревьев в них.

П р и м е р. Зная суммарную площадь проекции корней насаждения в возрасте его кульминационного текущего прироста  $\Sigma S_K$  и площадь проекции корней среднего дерева насаждения в соответствующем возрасте  $S_a$ , можно определить число деревьев в заданном возрасте  $N_a$ , которое обеспечит получение текущего прироста на уровне максимального:

$$N_a = \Sigma S_K / S_a.$$

Увеличение плотности стояния деревьев в приспевающих насаждениях обеспечивает существенное повышение текущего прироста (табл. 22).

## 22. Оптимальная густота сосновых древостоев Ia класса бонитета

Возраст, лет	Текущий прирост насаждений при полноте 1,0	Число стволов, шт/га	Площадь проекции корней среднего дерева, м <sup>2</sup>	Сумма проекции корневых систем на 1 га		Оптимальная густота по площади корней, шт/га	Дополнительный прирост насаждения, м <sup>3</sup>
				тыс. м <sup>2</sup>	% к сумме проекций в 40-летнем возрасте		
20	—	3330	31,7	105,6	65,3	—	—
30	12,5	2055	75,1	154,3	95,5	2055	—
40	12,3	1430	113,0	161,6	100,0	1453	2
50	11,5	1055	124,2	131,0	81,1	1301	12
60	9,6	860	126,0	108,4	87,1	1282	41
80	6,4	562	161,0	70,8	43,8	1070	163
100	5,0	423	169,1	53,3	33,0	956	313

### Контрольные вопросы

1. Назовите основные закономерности строения и формирования корневых систем древесных пород, которые могут быть использованы для совершенствования лесохозяйственного производства. 2. Пути совершенствования технологии выращивания посадочного материала с позиций строения и формирования корне-

вых систем. 3. Пути и проблемы совершенствования лесокультурного производства. 4. Перспективы совершенствования технологии рубок ухода на основе использования закономерностей строения и динамики формирования корневых систем. 5. Возможность повышения текущего прироста в приспевающих древостоях.

## Глава 10 ОСНОВНЫЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ФУНКЦИИ КОРНЕЙ И КОРНЕВЫХ СИСТЕМ

### 10.1. ПОГЛОЩЕНИЕ ПОЧВЕННОЙ ВЛАГИ

Поглощение воды и растворенных в ней питательных веществ является одной из наиболее важных и сложных функций корня. Корни могут усваивать только жидкую воду, которая присутствует в почве в различных формах: гравитационную, капиллярную, пленочную и гигроскопическую, парообразную.

Вода удерживается в почве с различной силой. Водоудерживающая способность почвы зависит от наличия в ней коллоидных и осмотически активных веществ. Для того чтобы преодолеть водоудерживающие силы почвы, корни развивают в ней сосущую силу, которая должна превышать осмотическое давление почвенного раствора. Наиболее корнедоступной формой почвенной влаги является гравитационная и капиллярная вода. Труднодоступна для растений пленочная вода. Гигроскопическая вода удерживается почвой с силой 101 300 кПа (1000 атм), для растений она практически недоступна.

Различают пассивное и активное поглощение воды корнем. При пассивном поглощении силы, обеспечивающие поступление воды в ткани корня, формируются за счет дефицита воды в тканях растения и наличия ее в свободном состоянии в окружающей почвенной среде. В этом случае корни выполняют пассивную роль передачи воды из почвы в обезвоженные ткани растения.

Механизм пассивного поглощения воды объясняется транспирацией надземных частей растений в основном листьями и хвоей. При этом капилляры осудисто-волоконистых пучков ксилемы обеспечивают большую прочность на разрыв заключенных в них нитей воды. В результате транспирации в листьях и хвое создается дефицит диффузионного давления, что приводит к снижению давления воды в тканях ксилемы. Это снижение давления по законам единой гидростатической системы передается до самых тонких окончаний корней. Сила, поднимающая нити воды в ксилеме, бывает настолько велика, что в период наибольшей интенсивности транспирации, обычно приуроченной к летнему полдню, может наблюдаться уменьшение диаметра ствола до такой степени, что это свободно фиксируется более или менее точными измерительными приборами.

При относительно достаточном наличии воды в почве пассивное поглощение может осуществляться и через старые корни, причем в довольно больших количествах.

При активном поглощении воды силы, обеспечивающие этот процесс, формируются и развиваются в самом корне и проявляются в виде активной сосущей силы. Сосущая сила обеспечивает подачу воды в ткани корня не только при влажности почвы, превышающей влажность тканей растения, но даже тогда, когда степень увлажнения корня выше, чем относительная влажность почвы.

Наличие активного поглощения воды корнями подтверждается явлением корневого давления. Корневым давлением называется сила, которая поднимает воду вверх по сосудам. В результате корневого давления из живых пней или повреждений на стволе дерева может обильно выделяться пасока. Это явление широко используется при добыче сока березы, клена. Активно проявляется оно также весной у ореха, винограда, бука, граба, тополя, ели, лиственницы, сосны и других древесных пород и кустарников. В той или иной степени выделения пасоки свойственно всем древесным породам, однако величина его у различных пород различна. Например, у винограда оно несколько более, чем 1 атм, у березы 2,6 атм (соответственно 101,3 и 263,4 кПа). Эта величина изменяется на протяжении вегетационного периода, времени суток, в зависимости от температуры окружающей среды, состояния экологических и других факторов и коррелирует с интенсивностью поглощения воды корнями из почвенного субстрата.

Существенное влияние при этом имеют наличие и состояние воды в почве. При избытке увлажнения жизнедеятельность корней угнетается в результате недостатка кислорода, что вызывает снижение всасывающей активности корней. При слишком малом количестве почвенной влаги сосущей силы корней может быть недостаточно для того, чтобы преодолеть силы сцепления, удерживающие воду около почвенных частиц. Сосущая сила корней с уменьшением насыщенности почвы водой от полевой влагоемкости до влажности увядания увеличивается от 0,1 до 15 атм (соответственно 10,1 и 1519,5 кПа).

Фактором, уменьшающим интенсивность поглощения воды корнями, является высокая концентрация солей в почвенном растворе. Сильная задержка в росте растений в результате недостатка влаги проявляется, когда осмотическое давление почвенного раствора достигает уровня 2–3 атм (до 303,9 кПа). При этом даже если влажность почвы соответствует полевой влагоемкости, всасывание воды корнями может почти полностью прекратиться. Особенно отрицательно влияет наличие токсичных для молодых корней солей хлоридов и сульфатов.

При определенных условиях сосущая сила корней может стать значительно выше указанных величин. При интенсивной транспирации сосущая сила корней может увеличиться до 50 атм (5065 кПа) и более.



Этот показатель имеет различные значения у различных древесных пород. У некоторых растений — аборигенов полупустынных и пустынных зон сосущая сила корней достигает 80—100 атм (8104—10 130 кПа).

Непосредственное влияние на интенсивность поглощения воды корнями имеет температура почвы. Низкие температуры значительно ее снижают. При этом на корни древесных пород — выходцев из северных широт отрицательное влияние низких температур проявляется несколько слабее.

Высокие температуры почвы также непосредственно снижают интенсивность всасывающей поверхности корней. Отрицательное влияние высоких температур почвы обычно проявляется через иссушение почвы, а также обусловленное этим повышение концентраций солей в почвенном растворе.

Для большинства растений оптимальной температурой, которой соответствуют наивысшие показатели корневого давления, является температура в пределах 15—30 °С. Снижение температуры до 12 °С значительно снижает корневое давление, а повышение более 30 °С вызывает его скачкообразное увеличение с постепенным последующим снижением. При снижении температуры корневой системы до 0 °С поступление воды в растения снижается настолько, что даже если надземная часть растения при этом находится при температуре 20—22 °С, то оно завядает. У древесных пород в отдельные вегетационные периоды это явление приводит к сбрасыванию осенью еще зеленых листьев, не поврежденных морозом.

Основным поставщиком воды в растительный организм являются тонкие сосущие корни, сосредоточенные в корневых мочках. В связи с этим все факторы, отрицательно влияющие на жизнедеятельность сосущих корней, вызывают нарушение влагоснабжения растений. Накопление определенного запаса воды в толстых корнях, стволе и ветвях деревьев в неблагоприятных ситуациях может служить своего рода биологическим буфером, позволяющим смягчить на некоторый период отрицательное воздействие чрезмерного дефицита влаги в почве или временную потерю части всасывающих корней.

В силу медленной миграции воды в почве отдельные участки в зоне расположения корневых мочек оказываются иссушенными в большей степени по сравнению с зонами, менее насыщенными корнями. В таких случаях продвижение осевых ростовых корней обеспечивает освоение корневой системой более увлажненных зон почвы.

При сильном иссушении почвы сосущая сила корней несколько увеличивается в результате повышения осмотического давления в клетках корня за счет накопления сахаров и аккумуляции солей.

## 10.2. ПОГЛОЩЕНИЕ ПИТАТЕЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ

Поглощение водорастворимых солей, содержащих питательные элементы, неразрывно связано с процессом поглощения воды. Однако здесь есть свои закономерности и особенности. Интенсивность поглощения водорастворимых веществ корнями не находится в прямой зависимости от степени концентрации в водном растворе почвы. Наоборот, при излишне высокой концентрации интенсивность поглощения воды корнями снижается.

Кроме того, корни обладают избирательной способностью поглощения веществ. Так, при наличии в почвенном растворе определенного ассортимента питательных веществ корни из всего разнообразия поглощают только отдельные из них, в основном те, которые в данный период особо необходимы для жизнедеятельности растений.

По отношению к элементам минерального питания, так же как и по отношению к воде, почва обладает удерживающей способностью. Значительное количество элементов минерального питания адсорбируется и прочно удерживается коллоидной частью почвы. Совокупность коллоидных частиц, которые обладают таким свойством, называется **почвенным поглощающим комплексом**, а адсорбирование и прочное удерживание им растворимых веществ — ее поглощающей способностью. Корни обладают способностью использовать адсорбированные водорастворимые и даже нерастворимые питательные вещества. При контакте с почвенными частицами корневые волоски способны растворять практически нерастворимые в воде минералы. Следует отметить большое значение выделения корнями  $\text{CO}_2$ . Углекислота, поглощаясь почвенной влагой, значительно повышает ее растворяющие свойства. Этому способствует также выделение корнями различных ферментов.

Таким образом, корневые системы не только пассивно вместе с водой поглощают питательные вещества, растворенные в ней, но вместе с этим оказывают активное воздействие на повышение их содержания в растворе путем превращения соответствующих нерастворимых соединений, содержащихся в почвенных агрегатах, в водорастворимые соединения. Кроме того, корневые выделения, являясь субстратом для многих видов почвенной микрофлоры, способствуют интенсивному ее развитию. В свою очередь, эти микроорганизмы активно преобразовывают ряд трудноусвояемых корнями питательных веществ почвы в легкоусвояемые формы.

## 10.3. ДЫХАНИЕ КОРНЕЙ

Жизнедеятельность корней, так же как и других частей растений, сопровождается соответствующим обменом веществ, конечным результатом которого является дыхание, т. е. поглощение кислорода и выде-

ление углекислого газа. Дыхание корней различных пород происходит с различной интенсивностью (табл. 23).

23. Дыхание корней различных пород деревьев

Лиственные породы	Дыхание корней, мг CO <sub>2</sub> /г	Хвойные породы	Дыхание корней, мг CO <sub>2</sub> /г
Тополь	382	Лиственница	63
Береза	208	Сосна	63
Осина	84	Дугласия	40
Ольха	75	Ель	29
Липа	54	Пихта	18
Бук	30		
Дуб черешчатый	27		
Дуб скальный	21		

Интенсивность дыхания корней изменяется на протяжении вегетационного периода. При этом характер динамики интенсивности дыхания меняется с возрастом дерева. Так, у сосны, дуба, березы на среднедернованных слабоподзоленных почвах у деревьев 14-летнего возраста наивысшая интенсивность дыхания наблюдается в мае (соответственно выделение CO<sub>2</sub> — 32; 45; 38 мг · дм<sup>2</sup>/ч), наименьшая в сентябре—октябре (10; 12; 6 мг · дм<sup>2</sup>/ч). В тех же условиях у деревьев 90-летнего возраста интенсивность дыхания корней минимальна в июне—июле (4; 6; 11 мг · дм<sup>2</sup>/ч), максимальна в сентябре—октябре (18; 9; 27 мг · дм<sup>2</sup>/ч). В среднем за вегетационный период (апрель—декабрь) интенсивность дыхания, т. е. выделения CO<sub>2</sub>, характеризуется следующими данными:

Порода	Мг на 1 га массы тонких корней за 1 ч		Мг на 1 дм <sup>2</sup> поверхности тонких корней за 1 ч	
	14 лет	90 лет	14 лет	90 лет
Сосна обыкновенная	31,6	15,2	17,0	10,2
Дуб черешчатый	24,1	9,8	13,7	6,8
Береза повислая	20,3	6,9	10,1	10,6

#### 10.4. СИНТЕЗ ОРГАНИЧЕСКИХ СОЕДИНЕНИЙ И ЭКЗОСМОС

Кроме выполнения основных физиологических функций, заключающихся в поглощении воды и минеральных веществ, корни обладают способностью синтеза многих сложных органических соединений, необ-

ходимых для нормальной жизнедеятельности всего древесного организма. Эта особенность получила название синтетической функции корневой системы. Корнями различных растений синтезируются аминокислоты, алкалоиды, таниды и другие сложные вещества. Если от надземной части растений отделить корневую систему и обеспечить поступление в нее всех необходимых питательных веществ, рост ее, несмотря на это, приостановится, возобновившись только тогда, когда у отделенной от корней надземной части появятся придаточные корни. В то же время корни, отделенные от надземной части и обеспеченные поступлением питательных веществ, могут расти неограниченное время.

Жизнедеятельность корней, процессы их роста и развития постоянно сопровождаются выделением в окружающую среду определенных органических веществ. Живые корни в почву выделяют соединения, имеющие в своем составе азот, калий, фосфор (в виде фосфорной кислоты), кальций, магний, хлор и другие элементы, которые могут быть поглощены в одной части корневой системы (и даже листьями), а выделены корнями, расположенными в другой ее части. От общего количества поглощенных корнями зольных элементов обратно в почву в конце вегетационного периода выделяется 38 % калия, 32 — кальция, 10 % магния. По отношению к древесным породам состав и абсолютное количество выделяемых веществ исследованы еще далеко не достаточно.

## 10.5. МИКОТРОФНОСТЬ КОРНЕВЫХ СИСТЕМ

Термин "микотрофность" по отношению к корневым системам высших растений означает принадлежность их к группе корней, сосуществующих с определенными видами грибов. Само явление сожительства гриба и корня называется микоризой. Такое сожительство является симбиозом, что означает форму сожительства организмов разных видов, которая обеспечивает им взаимную выгоду. Организмы, которые пребывают в симбиозе, называются симбионтами. Первоначально (в 1840—1850 годы) особого значения в биологии питания деревьев этому явлению не придавалось.

Различают два вида микоризы — эндотрофную и экзотрофную. Иногда выделяют переходный — эндоэкзотрофный вид.

При эндотрофной микоризе гифы гриба проникают внутрь клеток корня первичного строения, где они в зоне первичной коры свободно растут, питаясь за счет соков корня. При этом часть гифов может растворяться и поглощаться клетками корня. В почвенную среду гифы гриба при такой форме микоризы не проникают.

При экзотрофной микоризе гифы гриба-симбионта могут проникать в поверхностные слои клеток коровой паренхимы, однако основное их

количество плотным чехлом окружает окончание корней, а их многочисленные ответвления пронизывают прилегающие зоны почвы.

Для древесной растительности характерной является микориза эктотрофного типа. При наличии микоризы корневые волоски на сосущих корнях не образуются. В то же время гифы гриба-симбионта, проникая в почву, способствуют усилению воздействия корневого окончания на прилегающие слои почвы, более активно растворяют содержащиеся в почве соединения питательных веществ и обеспечивают их поглощение в ткани корня вместе с почвенной влагой. Очевидно, в этом заключается основная положительная функция гриба-симбионта.

В свою очередь, проникая в покровные ткани корня и плотно их окутывая, гриб использует для своей жизнедеятельности органические и минеральные вещества, выделяемые корнем в процессе экзоосмоса. В клетках микориз содержится много сахаров, а в клетках коры корня, где селится гриб, много фосфора и калия.

Физиологические отношения между грибами и деревьями имеют очень сложный характер. Микориза обеспечивает значительное увеличение поглощающей способности корневой системы, снабжает высшие растения элементами минерального питания, способствует регулированию их водоснабжения. Кроме того, различные ферменты и другие органические вещества, выделяемые грибом, активизируют жизнедеятельность и физиологическую активность корневой системы деревьев.

Эктотрофные микоризы в определенной степени обеспечивают высшие растения через корни органическими соединениями, добываемыми гифами гриба из почвы.

Роль каждого симбионта в микоризе неоднозначна, она меняется в зависимости от сочетания вида гриба и породы дерева, от конкретных лесорастительных условий, возраста дерева, колебаний влажности и температуры, а также ряда других факторов. Некоторые виды грибов-микоризообразователей способны образовывать плодовые тела только в сожительстве с деревьями и не обладают этим качеством при отсутствии контакта с корнями деревьев.

Значительное количество древесных пород являются микотрофными. Сеянцы, зараженные микоризой, лучше растут и более активно усваивают из почвы зольные элементы и азот по сравнению с сеянцами, не имеющими микоризы.

Сложные микрохимические исследования процессов обмена веществ в микоризах дали противоречивые результаты, свидетельствующие в одном случае о преобладании паразитизма грибов, а в другом — об их положительном влиянии на деревья. Это одно из сложных биологических явлений, в котором встречаются полярно противоположные конечные результаты. В зависимости от складывающегося комплекса лесобиологических, почвенно-климатических и других условий происходит усиление или ослабление той или иной полярности. Таким образом,

положительное значение микоризы в некоторых условиях может приобретать отрицательный оттенок.

Древесные породы обладают различной степенью микотрофности. Выделено три группы растений по этому признаку: растения **высокомикотрофные**, **немикотрофные** и **микотрофные в слабой степени**, т. е. переходные между первой и второй группами.

К высокомикотрофным породам относятся дуб, ель, лиственница, сосна, бук, граб, пихта. Эти породы в самых разнообразных лесорастительных условиях всех возрастных диапазонов обычно имеют микоризу эктотрофного типа. Микориза у них имеется практически на всех типах почв: дерново-подзолистых, перегнойно-карбонатных, торфяно-болотных, бурых горно-лесных, горно-луговых, серых лесных, черноземах, темно- и светло-каштановых. Сухость почвы и избыточность увлажнения также не являются препятствием для формирования микоризы. Она образуется и в сухих степных условиях, и во влажных субтропиках и функционирует постоянно. Не препятствует развитию микоризы кислотность почвы, ее наличие установлено в условиях pH водной вытяжки от 3,8 до 8,0. Глубина нахождения микоризы обычно ограничивается до 1,5 м. Ограниченность зоны проникновения микоризы в глубь почвы объясняется тем, что грибы являются аэробными организмами.

К противоположной группе пород — **немикотрофной** — относятся ясени, бересклеты, породы семейства бобовых и многие кустарники.

К группе пород, занимающих промежуточное положение, относятся береза, вяз, груша, ива, ильмовые, клен, лещина, липа, ольха, осина, тополь, рябина, черемуха, яблоня. Эти породы в лесных условиях имеют эндотрофные микоризы, но в других условиях их не образуют. Они могут нормально развиваться без микоризы.

Грибы микоризы чаще всего относятся к классу базидиомицетов, главным образом это гименомицеты, иногда гастеромицеты. Активными симбионтами выступают многие съедобные грибы, в том числе широко известные подберезовики и подосиновики.

### Контрольные вопросы

1. Охарактеризуйте основные закономерности поглощения почвенной воды корнями дерева. 2. Как происходит поглощение питательных веществ корневыми системами? 3. Какие аспекты жизнедеятельности корней отражает дыхание корней? Как оно проявляется? 4. В чем проявляется процесс экзоосмоса? 5. Охарактеризуйте отдельные древесные породы по степени их микотрофности.

## Глава 11. МЕТОДЫ И МЕТОДИКИ ИССЛЕДОВАНИЙ КОРНЕВЫХ СИСТЕМ ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД

### 11.1. ОСОБЕННОСТИ ИССЛЕДОВАНИЯ КОРНЕВЫХ СИСТЕМ

Спецификой корней и корневых систем является то, что в естественном состоянии они скрыты от визуальных наблюдений толщей почвы той или иной мощности. Любые непосредственные исследования требуют предварительного извлечения (препарирования) корней из почвы. При этом в силу плотного контактирования с частицами почвы корни обрываются, в результате чего часть их остается в почве. Будучи извлеченными из почвы, корни растений быстро обезвоживаются и теряют жизнеспособность. Оптимальной влажностью почвенного воздуха, контактирующего с корнями, является относительная влажность более 90 %. Для того чтобы сохранить жизнедеятельность корня, его можно извлечь из почвы только на очень короткое время и только в периоды, когда надземная часть растений находится в покое, т. е. с осени после листопада до весеннего распускания почек. При этом можно исследовать только те морфологические элементы корней, доступ к которым не требует физического разрушения корня. Поэтому очень важные аспекты, такие, например, как весовые характеристики, анатомические данные и многие другие, остаются неизученными. Полное кратковременное извлечение корня из почвы возможно только по отношению к молодым древесным растениям — сеянцам, саженцам. У растений старшего возраста так можно исследовать только незначительную часть корневой системы, которая не всегда дает представление о всей совокупности корней. К тому же полное извлечение из почвы корневой системы взрослых деревьев неизбежно вызывает их гибель. В отличие от надземной части деревьев, корни нельзя исследовать дважды или несколько раз через определенные промежутки времени.

Изучение всей корневой системы взрослого дерева очень трудоемко, поскольку корни деревьев занимают довольно значительное почвенное пространство. Например, корневая система сосны I класса бонитета занимает 240—360 м<sup>3</sup> почвы (в зависимости от типа).

### 11.2. ИССЛЕДОВАНИЕ МОРФОЛОГИИ КОРНЕВЫХ СИСТЕМ

Первоначально разработка методов исследования корней деревьев была подчинена требованиям получения достоверных данных по отдельным фрагментарным аспектам корневых систем. Конкретный выбор этих аспектов определялся в зависимости от постановки задачи и цели изучения корней, что привело к разработке и применению различных методов и модификаций, дающих зачастую несопоставимые результаты.

Разнообразие используемых приемов, разнородность задачи и целей (иногда наличие принципиальных методических различий) сделали затруднительной классификацию даже самих методов исследования корней.

Всей совокупности методов и методик исследования морфологии корней присущи 2 предопределяющих элемента, по которым можно осуществлять их сравнительную характеристику. Это метод **препарирования корневых систем** и корней от земли и **методики исследования препарированных корней** в лабораторных условиях. После полного извлечения из почвы корневой системы дерева должна быть дана ее описательная характеристика, затем определена ее масса и проведены биометрический и анатомический анализы.

Принципиальную систематизацию наиболее известных методических приемов удобно осуществить по методическим группам, объединяющим приемы и методы, однородные по технике препарирования корней и корневых систем.

**Метод скелета.** Получил свое название от специфики препарирования корней. Он заключается в полной раскопке скелетных корней всей корневой системы или части ее, в зарисовке, замере длин, фотографировании корней, определении их массы.

Метод скелета позволяет определить характер размещения корневой системы, глубину проникновения скелетных корней, ярусность их распределения в почве, получить данные о длине отдельных корней и суммарной длине, определить количество корней.

**Метод монолитов.** Метод скелета не дает информации о тонких корнях корневой системы. Материалы, характеризующие эту часть корневой системы, можно получить, применяя метод монолитов. Суть метода монолитов заключается в отграничении (вырезе) определенного объема почвы (монолита) с заключенными в нем корнями растений. В таком монолите одновременно могут находиться корни различных древесных пород и трав, разной толщины и всех групп: тонкие (всасывающие), полускелетные, скелетные. Препарируют корни от почвы, отмывая водой. Отмывку проводят послойно, т. е. по горизонтам почвы. Техника отмывки предусматривает использование специальных решет, отличающихся размерами отверстий, с таким расчетом, чтобы на решетках уловить самые тонкие корни. Горизонты могут быть установлены произвольно (например, 0—10, 11—20 см и т. д.) или в увязке с генетическими горизонтами почвенного профиля. Основание монолита может иметь форму круга или квадрата. Обычно применяют форму квадрата размером 1,0x1,0 или 0,5x0,5 м. Глубина монолита может соответствовать глубине проникновения корней, однако она может быть и меньшей, если ставится соответствующая задача исследований.

Камеральное изучение корней после их отмывки заключается в отделении корней деревьев различных древесных пород и травянистой расти-



тельности по каждому слою. Затем эти корни разделяют по фракциям толщины с выделением фракции тонких корней. По каждой фракции измеряют длину корней, затем определяют их массу в сыром и абсолютно сухом состоянии.

В конечном результате получается комплекс данных, включающих следующие показатели: общее количество по длине и массе корней в данном монолите по каждой древесной породе, присутствующей в данном древостое; количество корней каждой участвующей породы по соответствующим горизонтам почвы; количество (длина, масса) корней различных фракций толщины по горизонтам почвы и по каждой присутствующей в данном древостое древесной породе (рис. 25).

Известно более 30 модификаций метода монолитов, разработанных в период с конца прошлого столетия до современного периода В.Г. Ротмистровым, А.П. Модестовым, Н.А. Качинским, И.Н. Рахтеенко, П.С. Погребняком.

Применение метода монолитов позволило получить ранее неизвестные данные о характере размещения корней деревьев в почвенном пространстве, о соотношении корней деревьев различных древесных пород в соответствующих горизонтах почвы и соотношении корней различных фракций толщины. Тем не менее существуют объективные недостатки метода монолитов. Первый — неравномерное размещение в почвенном пространстве корневых систем деревьев. Это приводит к значительной вариабельности получаемых данных при закладке серии монолитов, что затрудняет получение статистически достоверных результатов и дает низкий показатель точности. Высокая вариабельность не позволяет получить желаемый показатель достоверности даже при закладке значительного количества монолитов. Обычно закладывают по 3—4 повторности монолита, ограничиваясь средними показателями по данным монолитам.

Второй — монолит закладывают в междурядьях или между деревья-

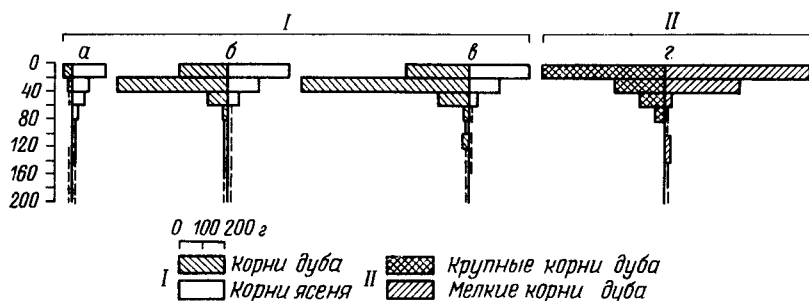


Рис. 25. Корненаселенность горизонтов почвы (данные получены методом монолитов в смешанных дубово-ясеневых культурах 19-летнего возраста)

ми. При этом, как правило, он не включает стержневые корни, поэтому при определении массы корней в целом для данного древостоя получаются заниженные показатели. Существует значительное количество модификаций метода монолита, разработанных в течение длительного периода (с 1899 по 1968 год) Г.Н. Высоцким, А.П. Тольским, В.А. Колесниковым и др. авторами. Наиболее подробная модификация для исследования корневых систем деревьев была разработана И.Н. Рахтеенко и его последователями. Широко применял этот метод П.С. Погребняк, модифицировав его в направлении получения наряду с традиционными характеристиками данных о поверхности тонких корней. Применение специальных буров для взятия монолитов позволяет проводить исследования с большим количеством повторностей, что повышает возможность применения математических методов при анализе данных.

**Метод среза (профиля), или траншейный.** Этот метод дает относительное представление о размещении корней в почве и интенсивности их присутствия. Первоначально на определенном расстоянии от дерева или группы деревьев выкапывают траншею. Затем зачищают соответствующую стенку траншеи и на ней учитывают выходы корней деревьев по их количеству и диаметру (или площади сечения среза корней). Обычно для этого применяют зарисовку на масштабной бумаге. По количеству выходов корней, площади сечений их срезов на стенке траншеи делают выводы о характере и интенсивности размещения корней в почве. Метод не претендует на получение количественных характеристик корней и корневых систем, однако дает хорошо результаты для сравнительного анализа.

**Метод стационар скелета.** Предусматривает выращивание корней в специальных ящиках, оранжереях, домиках. Наблюдение ведут через смотровые приспособления без раскопки. Метод позволяет изучать скорость роста корней, направление роста, ветвление, переход корня из первичного строения во вторичное, регенерацию корней, влияние микроклиматических условий на их рост, процессы отмирания корней. Метод стационар скелета известен еще под названием **стационара, или стекл.** Обычно это дорогостоящий метод, поскольку требует для своего осуществления более или менее стационарных сооружений. Техника его заключается в том, что в специальных корневых домиках (лабораториях) устанавливаются приспособления, имеющие стеклянные (или из другого прозрачного материала) пластины, через которые можно наблюдать за ростом корней. Такие пластины (оконные рамы) могут иметь довольно большие размеры. Применяются рамы размером 101x122 и 107x122 см. Учет изменений в состоянии корней проводят при помощи специальной маркировки стекл или зарисовки положения корней на стенке.

Метод обладает комплексом недостатков, в той или иной мере искажающих результаты. Стеклянные панели неизбежно влияют на изменение

естественного направления роста корней. При установке панелей необходима укладка почвы в зоне, контактирующей с плоскостью стекла, что приводит к изменению естественного состояния почвенно-гидрологических условий, корни растут в этой зоне более интенсивно. В процессе роста корни появляются и отходят от стекла, выходя из доступного для наблюдений состояния. При этом сама зона наблюдения ограничена размерами смотровой панели. Все это обуславливает присутствие фактора случайности в возможности фиксации интересующего наблюдателя аспекта роста и состояния корней.

**Метод вольного монолита.** Метод был разработан В.А. Колесниковым в 1947 г. Теоретическим обоснованием метода является установленное автором сходство ряда принципиальных особенностей в строении всей корневой системы и отдельных ее частей (сеток). Это сходство относится к таким элементам, как средняя длина корня, количество порядков ветвления, динамика роста корней. Эти закономерности (Колесников, 1972), проявляясь в частном, дают ясное и убедительное представление об общем, т.е. данные по исследованию небольшой части корневой системы могут быть перенесены на всю корневую систему дерева. Изучить небольшую часть корневой системы сравнительно легко, что позволяет проводить исследование с большим количеством повторов. Обычно изучают типичное (среднее) дерево.

Результаты, полученные при помощи различных методов, практически не могут быть сопоставлены. Методы, входящие в одну методическую группу, как правило, обладают принципиальными оригинальными особенностями, в результате чего полученные данные также носят локальный характер (решает частные задачи, характеризуя ту или иную особенность строения корневых систем) и во многом не могут быть обобщены. Принадлежность отдельных модификаций к определенной методической группе не дает основания считать их равноценными в методическом отношении.

Большинство методов отличаются огромной трудоемкостью, что ограничивает объем эксперимента.

Тем не менее каждый описанный метод может достаточно полно решить частную задачу при определении особенностей и свойств корней деревьев.

### **11.3. БИОМЕТРИЧЕСКИЙ И СТЕРЕОМЕТРИЧЕСКИЙ МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ КОРНЕВЫХ СИСТЕМ**

Корневая система дерева является сложным морфологическим органом. Для математического выражения закономерностей строения и формирования корневой системы служит биометрический метод, заключающийся в проведении соответствующих измерений каждого морфологического элемента корневой системы.

Основными признаками, параметры которых необходимо измерять, являются диаметры, длины, массы корней различных порядков ветвления, диаметры на соответствующих относительных длинах корней. Большая вариабельность таких показателей, объективно присущая природе корней и усиливающаяся под влиянием экологических условий, требует для получения более или менее достоверных данных проведения большого количества измерений. Проведение таких измерений возможно только при условии предварительного полного препарирования корневой системы от почвы. Биометрический метод предполагает полное извлечение корневых систем из земли и последующую сложную систему измерений в лабораторных условиях. Полное отделение корневой системы от почвы может быть выполнено путем сухой раскопки или отмывкой корней водой. Сухая раскопка более трудоемка, и часто наиболее тонкие корни остаются не извлеченными из почвы и не учтенными. Отмывка корневой системы струей воды с использованием мотопомп более эффективна. Однако при этом способе зона исследований ограничивается возможностью подачи воды к мотопомпе из водоема.

Полная раскопка или отмывка корней деревьев представляет сложный в технологическом аспекте и чрезвычайно трудоемкий процесс. К тому же полное извлечение корневых систем деревьев из почвы приводит к гибели не только исследуемого дерева, но и ряда деревьев, расположенных в непосредственной близости от него, что существенно нарушает целостность древостоя. Поэтому возникает необходимость в строгом научном обосновании отбора модельных деревьев, предназначенных для исследования корневых систем.

Организация проведения работы по исследованию корневых систем деревьев с использованием методов биометрического и стереометрического анализов включает следующие этапы:

работы по отбору модельных деревьев;

полная раскопка или отмывка корневой системы;

биометрические исследования (измерения) всех элементов корневой системы с определением их массы;

стереометрические исследования пространственной ориентации корневой системы;

биометрические исследования надземной части модельного дерева.

Содержание и методические подходы к выполнению отдельных этапов исследовательских работ в изложенной последовательности сводятся к следующему.

**Отбор модельных деревьев.** Отбирают дерево, которое как можно полнее отражает характер насаждения в целом, т. е. отбирают среднее дерево. Оно представляет определенную часть насаждения, заключенную в пределах  $\pm 0,7$  стандартного отклонения признака. Особенности строения корневых систем деревьев, расположенных в левой и правой частях кривой распределения, останутся при этом неизученными.

Наиболее простой и доступный вариант заключается в отборе для насаждений трех моделей, расположенных по высоте и диаметру в левой, средней и правой частях кривых распределения и характеризующих деревья трех групп роста: лучших, средних и отстающих (иначе говоря, максимальных, средних, минимальных). Для разбивки деревьев на группы роста используют лимиты распределения деревьев по диаметру: минимальный  $d$  и максимальный  $D$ . По этим диаметрам определяют величину ступени, ограничивающую положение деревьев каждой группы роста ( $p$ ), по формуле

$$p = \frac{D - d}{3}.$$

Деревья рассматриваемых групп роста имеют следующие диаметры: минимальные — от  $d$  до  $d + p$ , средние — от  $d + p$  до  $d + 2p$  и максимальные — от  $d + 2p$  до  $d + 3p$  или от  $d + 2p$  до  $D$ .

Для деревьев каждой группы роста определяют средние диаметры и высоты, по которым отбирают модельные деревья.

**Раскопка и классификация корней.** Раскопку корневой системы начинают с горизонтальных корней. Наиболее длинные из них обычно располагаются ближе к поверхности почвы. Препарирование корней от земли проводят от ствола дерева к периферии. Все скелетные корни раскапывают до их окончаний (корневого чехлика). В процессе раскопки корни зарисовывают в соответствующем масштабе. Выделяют основной (стержневой) корень, который является продолжением ствола дерева. От основного корня отходят корни первого порядка, затем корни второго порядка, от них — корни третьего порядка и т. д. От горизонтальных корней могут отходить ответвления вертикально в глубь почвы. Из них развиваются якорные корни. Иногда корни первого порядка отходят от основного корня под острым углом, т. е. не имеют четко выраженного горизонтального или вертикального направления. Такие корни классифицируются как косовертикальные.

Морфологические корни подразделяются на основной корень, горизонтальные корни первого и последующих порядков, вертикальные ответвления от горизонтальных корней (якорные корни), вертикальные ответвления от основного корня первого и последующих порядков, косовертикальные корни.

У основания каждого корня штангенциркулем измеряют диаметр с точностью до 0,1 мм. Для учета характера эллипсоидальности строения корня измерения проводят в вертикальном и горизонтальном направлениях. Для всех других анализов и сопоставлений берут только горизонтальный диаметр. Длину корня измеряют рулеткой с точностью до 1 см.

Вертикальные ответвления от горизонтальных корней первого порядка классифицируют как корни второго порядка, от горизонтальных

корней второго порядка — как корни третьего порядка и т. д. При анализе основного корня его ответвления начинаются с первого порядка.

Исследуемые корни взвешивают в сыром состоянии. Для определения процента влажности отбирают по 5—10 образцов из толстой, средней и самой тонкой частей корней. Величина навески 50—60 г. После высушивания устанавливают средний процент влажности, а затем определяют сухую массу корней для каждой категории крупности.

При камеральной обработке данных полевого журнала определяют длины основных корней первого порядка, а также общую протяженность их скелетных ответвлений.

**Определение коэффициентов формы, видового числа и объема корня.** Коэффициенты формы корня определяют на его относительных длинах, равных 0,1; 0,2; 0,5; 0,7; 0,9 всей его длины, как отношение диаметра корня на данной относительной длине к диаметру его основания. При этом корень как бы расчленяется на шесть отрезков, из которых первый, второй и шестой отрезки имеют длину 0,1, третий — 0,3, а четвертый и пятый — 0,2 длины корня. Коэффициенты формы корня на всех относительных длинах значительно варьируют. С увеличением относительной длины коэффициент вариации увеличивается. Для получения показателя точности опыта в пределах  $\pm 5\%$  при определении коэффициента формы на 0,1; 0,2 относительной длины с применением методов вариационной статистики необходимо исследовать 25—30 корней (3—5 модельных деревьев). При этом показатель точности опыта для более удаленных участков корня составляет 8—10%. Коэффициенты формы стержневых корней определяют по фактическому числу раскопанных корневых систем.

**Средний прирост корня по длине.** Определяют делением длины корня на его возраст, вычисляемый по количеству годовичных колец у основания корня. Линейный прирост устанавливают методом анатомического анализа корней. Для этого берут поперечные срезы корня через 20 или 50 см в зависимости от его длины. На срезах подсчитывают количество годовичных колец, после чего производят анализ хода роста корня по длине.

**Исследование динамики ветвления корня.** При анализе процесса ветвления данного корня устанавливают его возраст, а также возраст каждого участка в момент появления ответвлений. Для этого ниже каждого ответвления в непосредственной близости к нему делают поперечный разрез корня и методом подсчета годовичных колец определяют возраст участка корня, на котором имеется ответвление. Анализ поперечного среза ответвления, взятого у его основания, дает его возраст, возраст участка корня в момент появления на нем ответвлений и возраст материнского корня также в момент появления ответвлений. Для определения степени разветвленности недостаточно знать только количество

ответвлений от него, необходимо учитывать также развитие этих ответвлений, т. е. их длину.

**Определение показателей характера зависимости между отдельными элементами корня.** Важными характеристиками корня являются показатели полноты связи между диаметром основания корня и его длиной, а также между диаметром основания корня и суммарной длиной данного корня и его ответвлений.

**Стереометрический анализ и моделирование строения корневых систем.** Площадь проекции горизонтальных корней на поверхность почвы определяют по схеме расположения корней, выполненной на масштабной бумаге. Затем вычисляют площадь полученного многоугольника. Вычисление площади проекции корней по радиусу, равному средней длине корня нецелесообразно в связи с тем, что размещение корней в почве, как правило, не является симметричным.

Площадь проекции горизонтальных корней на поверхность почвы является выражением площади питания дерева. Площадь питания дерева определяется проекцией корневой системы на поверхность почвы, ее размер не является функцией густоты насаждения. Асимметричность расположения и большое различие в длине отдельных корней дерева приводят к тому, что определение площади питания как функции среднего по длине корня дает довольно значительные отклонения от истинного значения. Более точный показатель можно получить при определении проекции корневой системы графически по схеме ее расположения. При этом средний радиус площади проекции корней рассчитывают по формуле площади круга. Среднегодовой прирост радиуса проекции корневой системы для каждой древесной породы и условий местобитания определяется экспериментально.

Большинство древесных пород в почвенно-гидрологических условиях, характеризующихся отсутствием факторов, препятствующих росту стержневых корней в глубину почвы, в первый период жизни (продолжительность которого зависит от биологических свойств данной породы) образует габитус корневой системы, по форме приближающийся к конусу. В следующем возрастном периоде, когда прекращается прирост стержневого корня и часть якорных корней достигает его глубины проникновения в почву, габитус корневой системы принимает форму, которую условно можно отождествить с усеченным конусом.

В почвенно-гидрологических условиях, включающих факторы, ограничивающие рост стержневого корня в глубину почвы (оглеенный горизонт, ортштейновый горизонт, уплотненный горизонт, "белоглазки" на южных черноземах, близкий уровень грунтовых вод или подстилающих гранитных пород и т. д.), конусообразный габитус корневой системы сохраняется до того возраста, в котором корень достигает этого препятствия. В дальнейшем формируется габитус корневой системы, также имеющий форму усеченного конуса.

**Моделирование процесса изменения объема почвенного питания с возрастом.** Глубина проникновения стержневого корня на данный возраст зависит от скорости его роста. Радиус проекции корневой системы на поверхность почвы зависит от средней скорости роста горизонтальных корней.

**Суммарный объем питания деревьев всех групп роста.** В насаждениях нормальной густоты суммарный объем почвенного питания деревьев всегда значительно больше физического объема корнеобитаемого горизонта почвы в данном возрасте насаждения. Соотношение суммарного объема питания деревьев и объема корнеобитаемого горизонта почвы дает три показателя: коэффициент обеспеченности объема питания, коэффициент взаимопроникновения корневых систем, потенциальный коэффициент обеспеченности.

**Моделирование свободной части корнеобитаемого слоя почвы.** При взаимопроникновении корневых систем конусообразной формы в корневом горизонте почвы неизбежно образование зоны обитания корней деревьев всех групп роста, зоны обитания корней деревьев среднего и лучшего роста и зоны, в которую проникают только корни деревьев лучшего роста. В зависимости от густоты размещения деревьев этой группы в почве могут образовываться пространства, свободные от корней и этих деревьев. Площадь корнеобитаемого горизонта почвы, еще не занятая корневыми системами, может служить показателем жизнеспособности и интенсивности корненоселенности почвы в данном насаждении.

**Определение степени корненоселенности объема питания.** Линейные характеристики корневых систем, дающие общую протяженность скелетных корней, в сочетании с величиной объема питания дерева и групп деревьев, составляющих насаждение, позволяют определить показатель, отражающий интенсивность корненоселенности объема питания дерева и насаждения в целом, как отношение длины корней, находящихся в данном объеме почвы, к его значению.

Разработка математических моделей корневых систем деревьев имеет большое значение для познания биологических и лесоводственных особенностей древесных пород, процессов и законов их взаимодействия, а также решения задач направленного воздействия на формирование насаждений.

Данные экспериментальных исследований строения и процессов развития корневых систем позволяют выразить математическими формулами следующие характеристики и процессы: объем пространства, занимаемого корневой системой в почве (объем почвенного питания); свободную часть корнеобитаемого слоя почвы (ризосферы), формирующуюся в процессе роста насаждения; процесс изменения площади проекции корневых систем на поверхность почвы (площади питания дерева).



#### 11.4. НЕРАЗРУШАЮЩИЕ МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ КОРНЕВЫХ СИСТЕМ

Большую привлекательность представляет идея разработки методов исследования корневых систем без предварительного извлечения их из почвы. Сделаны первые попытки разработки и применения таких методов. По своей принципиальной сущности их можно подразделить на четыре группы:

методы с использованием радиоактивных изотопов;

методы нерадиоактивных индикаторов;

электрометрический метод;

метод культур в почвенных сосудах, ящиках, горшках и водные культуры;

метод с использованием закономерностей математически описанных взаимосвязей между отдельными биометрическими элементами корней, а также между таксационными элементами надземной и подземной морфологических частей деревьев.

**Метод с использованием радиоактивных изотопов.** Один из радиоактивных изотопов углерода, фосфора или другого элемента методом инъекции вводят в ткани корня или ствола растения-донора. Затем исследуют появление введенного изотопа в других морфологических частях данного дерева, в тканях соседних деревьев. Полученные результаты дают возможность установить наличие срастания корней отдельных деревьев без их раскопки. Введение изотопа в растение-донор может быть осуществлено путем погружения отдельного корня в питательный раствор, содержащий изотоп данного элемента.

**Метод нерадиоактивных индикаторов.** Вместо радиоактивных изотопов применяют нерадиоактивные соли лития, бора, стронция, меди. Обычно их используют в качестве красителей, позволяющих проследить движение питательных растворов корня-донора к другим корням или частям растений.

**Электрометрический метод.** Разработан Б.И. Якушевым в 1972 г. В основу положено использование различной электропроводности корней растений и почвы. Метод требует предварительной разработки переводных коэффициентов от показателя электрического сопротивления корней к их объему или массе. Эти коэффициенты определяют экспериментальным способом непосредственно для каждого исследуемого вида в данных почвенно-гидрологических условиях.

Для определения сопротивления корневой системы Б.И. Якушев разработал прибор, состоящий из источника тока, микроамперметра и четырех проводов с электродами на концах. Для определения массы или объема корней прибором у корневой шейки крепят один электрод в контакте с живой тканью луба, три других электрода контактируют с почвой вокруг ствола дерева. В последующем с миллиамперметра

снимают отсчеты сопротивления и по соответствующим формулам рассчитывают массу или объем корневой древесины.

**Метод культур в почвенных сосудах, ящиках, горшках и водные культуры.** Растения выращивают в заранее смоделированных и созданных условиях, отличающихся градиентами изучаемого фактора. Метод позволяет изучить влияние того или иного фактора на рост корней, а также сравнить реакцию корней разных пород на такие изменения.

Недостатком метода является ограниченность возраста (2–3 года) растений.

Хорошие результаты по исследованию реакции древесных растений в ювенильном периоде их развития дает метод водных культур. Метод заключается в том, что корни растений, развивающихся из семян, сразу же оказываются в заранее подготовленной водной среде с определенной концентрацией питательных веществ. Для устранения кислородного голодания производят периодическую продувку питательного раствора кислородом или атмосферным воздухом. Темный экран, закрывающий сосуд с водным раствором, периодически открывают и фиксируют изменения в состоянии корневой системы. После окончания экспозиции выращивания, ограниченной двумя-тремя неделями, растения вынимают из сосуда, расчленяют на морфологические органы, которые и исследуют в лабораторных условиях весовым методом и методом химического анализа.

Недостатком метода является ограниченность периода наблюдений, а также изменение среды развития корней растений по сравнению с почвенной средой. К тому же в условиях водной среды на корнях не образуются корневые волоски.

**Метод использования взаимосвязей между биометрическими элементами корневых систем и надземной частью дерева.** Заключается в том, что, используя имеющиеся в природе растительного организма закономерности соотношений между морфологическими элементами, параметры корневых систем определяют по соответствующим формулам и моделям.

#### **Контрольные вопросы**

1. Перечислите методы исследований корневых систем деревьев. 2. В чем сущность метода монолитов? 3. Особенности применения метода радиоактивных изотопов для исследования корневых систем. 4. Принципиальные положения биометрического метода исследования корневых систем.

Нормативы для таксации корневой древесины

Показатель	Класс бонитета	Возраст древостоев, лет									
		10	20	30	40	50	60	70	80	90	100
Объем корневой древесины, % стволового запаса В том числе промышленные запасы Из них запасы пней древесины	Ia	35	21	17	15	15	15	14	14	14	14
	III	38	24	18	16	16	16	16	16	15	15
	II	37	27	20	18	17	17	17	17	17	17
	III	46	41	31	25	22	21	21	21	21	21
	Ia	31	17	14	13	13	13	13	13	13	13
	I	34	21	16	15	15	15	15	14	14	14
	II	29	23	19	17	17	17	16	16	16	16
	III	31	30	25	22	20	20	20	20	19	19
	Ia	6	5	4	4	4	4	4	4	4	4
	I	8	7	6	6	5	5	5	5	5	5
II	9	7	6	6	6	6	6	6	6	6	
III	13	10	9	8	7	7	7	7	7	7	
Объем корневой древесины, % стволового запаса В том числе промышленные запасы	Ia, I	81	23	17	16	15	14	14	14	14	14
	II, III	84	27	23	19	18	17	16	16	15	15
	Ia, I	68	19	15	13	12	12	12	12	12	12
	II, III	76	22	19	16	15	14	14	14	14	14
	Ia, I	64	42	25	18	17	16	15	15	14	14
	Ia, I	28	22	18	17	15	13	13	13	13	13

*Сосновые древостои*

*Дубовые древостои*

*Еловые древостои*

Примерные варианты исследований корневых систем древесных пород

№ п/п	Тема исследований	Метод исследований	Объект исследований	Цель исследований
1	Особенности формирования корней древесных и кустарниковых растений в питомниках	Препарирование полной расколкой с отмывкой и последующим биометрическим анализом	Сеянцы различных древесных пород 1,2,3-летнего возраста Саженцы 1 + 1,1 + + 2,1 + 3-летнего возраста. Варианты с различной технологией ухода. Варианты с различными нормами и видами удобрений	Определить параметры корневых систем, соотношения масс, их возрастную динамику Определить оптимизированное соотношение масс подземной и надземной частей Определить оптимизированную технологию ухода Определить наиболее оптимальные нормы и наиболее эффективные виды удобрений
2	Возрастная динамика коренаселенности почвы в культурах	Монолитов	Культуры определенного состава, но разного возраста	Характер взаимовлияния корневых систем древесных пород по горизонтам почвы. Изменения их с возрастом
3	Влияние состава культур на характер взаимоотношений др. пород в области корневых систем	"	Культуры одного возраста, но разного состава	Определить оптимальное соотношение древесных пород в культурах для данного возраста
4	Изучение строения корневых мочек лесообразующих пород	Раскопка отдельных корней	Отдельные древесные породы в культурах. Варианты: разное плодородие почв различная густота культур различный состав культур разный возраст	Дать сравнительную морфологию корневых мочек древесных пород. Установить характер изменения строения корневой мочки под влиянием плодородия почвы: густоты культур состава культур возраста
5	Особенности распределения корней древесных пород в почве	Среза (почвенного профиля)	Лесные культуры и естественные насаждения различного состава Варианты: различный возраст древостоев при одинаковом составе и типе почв	Выяснить особенности распределения участвующих древесных пород в зависимости от возраста, состава и типа почв

№ п/п	Тема исследований	Метод исследований	Объект исследований	Цель исследований
6	Комплексная биометрическая и стереометрическая характеристика корневых систем древесных пород	Препарирование полной отмывкой с последующим биометрическим и стереометрическим анализом	Насаждения различного возраста, состава в различных типах леса, почвенных и гидрологических условиях в соответствии с конкретными задачами исследований	Получить комплексную биометрическую и стереометрическую характеристику корневых систем исследуемых древесных пород для конкретного возраста или возрастной динамики в данных почвенно-гидрологических условиях Выяснить влияние почвенно-гидрологических условий на строение, структуру и другие биометрические и стереометрические характеристики корневых систем

## Приложение 3

## Перечень слов иностранного происхождения, использованных в тексте

Апекс (верхушка)	— зона побега или корня, представляющая их окончание
Архитектоника	— определенный порядок размещения частей морфологического органа в пространстве
Аэробный организм	— организм, требующий для своей жизнедеятельности наличия кислорода воздуха
Базальная часть	— часть морфологического органа, расположенная в его основе или в направлении основы
Геотропизм	— явление изменения направления роста морфологического органа в направлении к центру Земли
Гипокотиль	— название подсемядольного колена
Зигота	— клетка, образованная в результате слияния мужской и женской половых клеток
Инициальный (начальный)	— живые делящиеся клетки меристемы
Каллус	— наплыв, образующийся в месте повреждения корня, побега, ствола

Классификация	— распределение предметов по общим признакам с образованием определенной системы классов (типов) данной их совокупности
Ксилема	— проводящая ткань древесины
Меристема	— ткань растения, составленная делящимися клетками
Метаксилема (метафлоэма)	— не полностью сформировавшаяся ткань ксилемы и флоэмы
Морфология	— наука о закономерностях строения и процессах формирования организмов в их историческом развитии
Онтогенез	— индивидуальное развитие организма с момента зарождения до отмирания
Перибема	— наружный слой клеток, представляющий покровную ткань в зоне деления корня
Перицикл	— наружный слой клеток стелы
Пластичность	— способность корневой системы изменять свое строение и структуру под влиянием окружающих условий
Плерома	— скопление клеток в зоне деления корня
Прокамбий	— первичный камбий (камбий — вторичная образовательная ткань)
Регенерация	— восстановление поврежденной части органа
Ризодерма	— один слой живых клеток, образующих покров корневого окончания
Ризоид	— корневидное образование в виде волосков или нитей
Стела	— центральная часть стебля и корня высших растений
Структура	— определенный порядок размещения и соотношения частей морфологического органа
Таксон	— классификационные единицы в систематике предметов
Телом	— название своего органа ринии
Тип	— соответствующий, наиболее часто встречающийся в данных условиях вариант строения, структуры и архитектоники корневой системы
Трансверсальное направление	— горизонтальное направление (поперечное геотропическому)
Флоэма	— проводящая лубяная часть коры
Экзогенный	— зарождение нового органа внешне по отношению к определенному морфологическому органу
Экзодерма	— наружный слой первичной коры
Эндогенный	— зарождение нового органа внутри тканей материнского морфологического органа
Эндодерма	— внутренний слой первичной коры
Эпидерма	— покровная ткань молодых корней
Эталон	— соответствующий образец строения, структуры и архитектоники корневой системы, используемый для характеристики других сравниваемых корневых систем
Модификация	— в понимании большого количества измененных (преобразованных) основных методов исследований

## СПИСОК РЕКОМЕНДУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Гузь Н.М. Использование метода отмывки при исследовании корневых систем лесных деревьев // Лесн. хоз-во. — 1982. — № 12.
- Калинин М.И. Моделирование лесных насаждений. — Львов: Вища школа, 1978. — 206 с.
- Калинин М.И. Формирование корневых систем деревьев. — М.: Лесн. пром-сть, 1983. — 151 с.
- Калинин М.И., Яцюк В.И., Яцюк О.З. Особенности формирования корневых систем дуба черешчатого // Сб. Лесн. хоз-во, лесн., бумажн. и деревообраб. пром-сть. № 17, Киев: 1986. — С. 5—7.
- Колесников В.А. Методы изучения корневой системы древесных растений. — М.: Лесн. пром-сть, 1972. — 152 с.
- Лир Х., Польстер Г., Фидлер Г. Физиология древесных растений. — М.: Лесн. пром-сть, 1974. — 421 с.
- Лобанов Н.В. Микотрофность древесных растений. — М.: Лесн. пром-сть, 1971. — 216 с.
- Мелехов М.С. Лесоведение. — М.: Лесн. пром-сть, 1980. — 406 с.
- Мякуш И.И., Дебринюк Ю.М. Особенности пространственной структуры и корневых систем деревьев // Изв. высш. учебн. заведений. Лесн. журнал. — 1988. — № 4. — С. 123—125.
- Рахтеевко И.Н. Корневые системы древесных и кустарниковых растений. — Минск: Изд-во АН БССР, 1963. — 138 с.
- Рахтеевко И.Н., Якушев Б.И., Мартинович Б.С. Регулирование роста, развития и питания растений в фитоценозах // Наука и техника. — 1982. — 230 с.
- Родин А.Р., Теодоронский В.С., Шапкин О.М. и др. Эффективное средство защиты корневых систем от иссушения // Лесн. хоз-во. — 1980. — № 10. — С. 33—35.
- Савальева Л.С. Устойчивость деревьев и кустарников в защитных лесных насаждениях. Устойчивость деревьев. — М.: Лесн. пром-сть, 1975. — 168 с.
- Сытник К.М., Книга Н.М., Мусатенко Л.И. Физиология корня. — Киев: Наукова думка, 1972. — 356 с.

## ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

- Архитектоника корневой системы (см. пространственная структура корневой системы) 69, 70
- Базальная часть корня 19
- Биомасса корней деревьев (фитомасса) 87, 88, 90, 91, 128
- Вертикальные ответвления 19, 20, 21, 22, 41, 42
- Ветвление корней 22, 24, 25
- Возрастные периоды формирования корневых систем 61, 70
- Вторичное строение корня 11, 12, 14 24
- "Живые" пни 53, 54
- Зародышевый корешок 5, 14
- Зоны роста корня 7, 14
- Категории (группы) корней 21, 22, 54
- Корневая система (определение) 56
- березы повислой 109, 123
  - бука лесного 110, 112, 124
  - дуба черешчатого 110, 112, 124
  - ели европейской, или обыкновенной 103, 104, 105, 123
  - каштана съедобного 119, 126
  - клена явора 116, 117
  - ореха грецкого 118, 125
  - пихты белой 102, 104, 105, 122
  - сосны Банкса 126
  - сосны обыкновенной 106, 108, 123
- Корневой волосок 8, 9, 14, 15, 19
- Корневой чехлик 6, 7, 12, 13
- Корневые мочки 13, 21
- Корневая система 18, 54, 56
- Корнеобеспеченность 67
- Корнеродный бугорок 19, 22
- Корни стержневые 18, 21, 37
- обрастающие 20
  - полупроводящие 12, 22, 54
  - полускелетные 12, 19, 22
  - придаточные 21, 24
  - проводящие 12, 22, 54
  - ростовые 20
  - скелетные 12, 19, 22, 26
  - сосущие 20, 22, 54
- Корни стеблеродные 21
- Корня якорные 19
- Коэффициент ветвистости корня 27, 28
- Коэффициент компактности (см. коэффициент напряженности) 75, 76
- Коэффициент напряженности 74, 75
- Материнский корень 19, 23, 44
- Обрастающие корни 20
- Объем почвенного питания 73, 74
- Объемное пространственное взаимопроникновение корневых систем 78
- Первичное строение корня 11, 12, 24
- Пластичность корневых систем 59, 60
- Полярность частей растений 5
- Порядок ветвления корня 19
- Пространственная ориентация корней 19
- Пространственная структура корневой системы 69, 70
- Пространственное взаимопроникновение корневых систем 71
- Разветвленность корней 22, 30



Регенерация корней 47, 48, 51, 52

Ризоиды 5

Рост корней 30, 31, 34, 35, 36

Смыкание корневых систем 80

Срастание корней 52

Строение корневой системы (определение) 56

Структура корневой системы (определение) 56, 101

Тип корневой системы 62, 63, 64, 98, 99, 100

Тилы срастания корней 53

Тропизмы корня 19

Уравнения зависимости 16, 57, 70, 93, 94, 95, 96, 97, 131

Функции корней дерева 4, 143

Эталон корневой системы 67

## СОДЕРЖАНИЕ

Введение . . . . .	3
<b>Глава 1. Формирование и функции корней . . . . .</b>	<b>4</b>
1.1. Формирование корня из зародыша семени . . . . .	4
1.2. Морфология и функции корневого окончания . . . . .	6
1.3. Формирование вторичного строения корня . . . . .	11
1.4. Интенсивность развития корневых окончаний у древесных и кустарниковых пород . . . . .	13
1.5. Соотношение массы и длины корней различных фракций толщины в корнях древесных пород . . . . .	15
Контрольные вопросы . . . . .	18
<b>Глава 2. Образование корневой системы дерева . . . . .</b>	<b>18</b>
2.1. Классификация корней дерева . . . . .	18
2.2. Ветвление и разветвленность корней дерева . . . . .	22
2.3. Влияние экологических условий на рост корней . . . . .	30
2.4. Особенности роста корней по длине и диаметру . . . . .	36
2.5. Соотношение диаметра и длины . . . . .	43
Контрольные вопросы . . . . .	46
<b>Глава 3. Регенерация и срастание корней . . . . .</b>	<b>47</b>
3.1. Механизм регенерации корней деревьев . . . . .	47
3.2. Регенерация корней саженцев в питомнике . . . . .	48
3.3. Регенерация корней деревьев в культурах . . . . .	51
3.4. Срастание корней деревьев . . . . .	52
Контрольные вопросы . . . . .	54

<b>Глава 4. Морфология корневых систем дерева</b> . . . . .	<b>54</b>
4.1. Корни и корневая система дерева . . . . .	54
4.2. Особенности структуры корневых систем деревьев . .	56
4.3. Пластичность корневых систем . . . . .	59
4.4. Формирование корневых систем . . . . .	61
4.5. Соотношение корней и ассимиляционного аппарата деревьев . . . . .	67
Контрольные вопросы . . . . .	68
<b>Глава 5. Стереометрические характеристики корневых систем деревьев и древостоев</b> . . . . .	<b>69</b>
5.1. Моделирование пространственной структуры корневых систем деревьев . . . . .	69
5.2. Горизонтальная и вертикальная проекции кор- невых систем деревьев . . . . .	70
5.3. Объем почвенного пространства, занимаемого кор- невой системой дерева . . . . .	73
5.4. Пространственное взаимопроникновение корневых систем деревьев . . . . .	76
5.5. Структура использования корнеобитаемого горизон- та почвы . . . . .	78
5.6. Периоды формирования подземной и надземной частей древостоев . . . . .	80
Контрольные вопросы . . . . .	84
<b>Глава 6. Распределение фитомассы по частям дерева и в корневой системе</b> . . . . .	<b>85</b>
6.1. Факторы влияющие на распределение фитомассы . .	85
6.2. Распределение органической массы корневой сис- темы по корням различных категорий . . . . .	89
6.3. Распределение фитомассы корней по фракциям толщины . . . . .	90
6.4. Особенности взаимосвязей между морфологичес- кими элементами корней и надземной частью деревьев . .	92

Контрольные вопросы	97
<b>Глава 7. Морфология корневых систем основных лесообразующих пород европейской части СССР</b>	<b>98</b>
7.1. Принципы классификации корневых систем деревьев	98
7.2. Биометрическая классификация корневых систем деревьев	98
7.3. Корневые системы деревьев хвойных пород	102
7.4. Корневые системы деревьев лиственных пород	109
7.5. Биоморфологические формулы корневых систем древесных пород	120
7.6. Особенности строения корневых систем сосен обыкновенной и Банкса	126
Контрольные вопросы	127
<b>Глава 8. Запасы биомассы корней деревьев</b>	<b>128</b>
8.1. Определение морфологических элементов корневых систем	131
8.2. Определение объемов и масс корневой древесины методом непосредственных измерений	132
8.3. Определение объемов и масс корневой древесины по соотношению с объемами и массами стволовой части деревьев и насаждений	133
Контрольные вопросы	134
<b>Глава 9. Оптимизация лесохозяйственного производства на основе использования закономерностей строения подземной части древостоев</b>	<b>134</b>
9.1. Значение исследований корневых систем для оптимизации работ в лесных питомниках	134
9.2. Оптимизация лесокультурной технологии	135
9.3. Оптимизация рубок ухода	136
9.4. Оптимизация технологии внесения удобрений	138
Контрольные вопросы	142

<b>Глава 10. Основные физиологические функции корней и корневых систем</b> . . . . .	143
10.1. Поглощение почвенной влаги . . . . .	143
10.2. Поглощение питательных веществ . . . . .	146
10.3. Дыхание корней . . . . .	146
10.4. Синтез органических соединений и экзоосмос . . . . .	147
10.5. Микотрофность корневых систем . . . . .	148
Контрольные вопросы . . . . .	150
<b>Глава 11. Методы и методики исследований корневых систем древесных пород</b> . . . . .	151
11.1. Особенности исследования корневых систем . . . . .	151
11.2. Исследование морфологии корневых систем . . . . .	151
11.3. Биометрический и стереометрический методы исследования корневых систем . . . . .	155
11.4. Неразрушающие методы исследования корневых систем . . . . .	161
Контрольные вопросы . . . . .	162
Приложение 1 . . . . .	163
Приложение 2 . . . . .	164
Приложение 3 . . . . .	165
Список рекомендуемой литературы . . . . .	167
Предметный указатель . . . . .	168

Учебное издание

Калинин Михаил Иванович

**КОРНЕВЕДЕНИЕ**

Зав. редакцией А. Н. Мешков  
Художественный редактор Н. Н. Кондратьева  
Технический редактор В. В. Соколова  
Оператор Т. А. Ермакова  
Корректор Н. А. Соколова

ИБ № 7322

Подписано в печать 24.04.91. Формат 60x88/16. Бумага писчая № 1. Гарнитура  
"Универс". Печать офсетная. Усл. печ. л. 10,78. Усл. кр.-отт. 11,15. Уч.-изд. л. 11,72.  
Тираж 1400 экз. Заказ 1282 . Цена 1 руб.

Ордена "Знак Почета" издательство „Экология“, 101000, Москва, ул. Кирова, 40а

Московская типография № 9 НПО "Всесоюзная книжная палата" Госкомиздата.  
109033, Москва, Волочаевская ул., 40.

**ВНИМАНИЮ СТУДЕНТОВ  
ЛЕСОТЕХНИЧЕСКИХ ВУЗОВ,  
УЧАЩИХСЯ ТЕХНИКУМОВ  
И ПРОФТЕХУЧИЛИЩ**

В августе 1991 года на базе издательства "Лесная промышленность" было создано издательство "Экология", специализирующееся на выпуске литературы по природоохранной и лесотехнической тематике.

В 1991 году издательство "Экология" выпустит следующую учебную литературу, освещающую различные вопросы лесного хозяйства:

**АНУЧИНА Н.П. ЛЕСОУСТРОЙСТВО:** учебник для вузов. — 2-е изд. — 28 л. — 2 р. 80 к.

В учебнике излагаются современные методы лесоустройства: государственного учета лесов, организации лесного хозяйства, установления оптимальных оборотов рубки леса и пользования им, лесоустроительные методы.

2-е издание (первое вышло в 1962 г.) переработано с учетом требований "Основ лесного законодательства Союза ССР и союзных республик".

Для студентов лесотехнических вузов.

**ВОРОНЦОВ А. И., МОЗОЛЕВСКАЯ Е.Г., СОКОЛОВА Э.С. ТЕХНОЛОГИЯ ЗАЩИТЫ ЛЕСА.** — 24 л. — 2 р. 00 к.

Изложены теоретические и практические вопросы организации защиты леса, надзора за появлением и распространением вредных организмов и патологических явлений в лесах, учета численности вредителей. Описаны средства и методы обнаружения, учета численности, контроля санитарного состояния лесов, профилактики и борьбы с вредителями и заболеваниями леса.

Рассмотрена технология защиты главнейших эколого-производственных объектов лесного хозяйства.

Для студентов лесохозяйственных факультетов вузов.

**КОСАРЕВ В.П., ТАРАНКОВ В.И. ЛЕСНАЯ МЕТЕОРОЛОГИЯ.** — 15 л. — 1 р. 00 к.

В учебном пособии приводятся основные сведения о зеленой атмосфере, ее строении, составе, компонентах и свойствах, о физических процессах и явлениях, происходящих в ней, о факторах, влияющих на погоду и климат. Описаны радиационный, тепловой и гидрологический режимы атмосферы и земной поверхности, рассказано о давлении, ветре и воздушных течениях. Изложены основы климатологии и метеорологической службы, показана взаимосвязь погоды, климата и леса.

Для студентов лесохозяйственных факультетов вузов.

**МЕТАЛЬНИКОВ М.С. МАШИНЫ ДЛЯ ЛЕСНОГО ХОЗЯЙСТВА. – 17 л. – 1 р. 70 к.**

В книге в соответствии с учебными планами и программами рассматриваются основные технологические процессы в лесохозяйственном производстве и машины, используемые для их выполнения. По каждой технологии приводится перечень соответствующих машин, их конструкции и технические характеристики.

Для учащихся СПТУ по специальности тракторист-машинист, лесник.