

19486

На правах рукописи

Т. В. ВЕЩИКОВА

**ФОРМИРОВАНИЕ И СЕЗОННЫЙ РОСТ
КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ ЕЛИ ЕВРОПЕЙСКОЙ
(PICEA ABIES (L.) KARST)
В УСЛОВИЯХ ЛЕСНОЙ ЗОНЫ
ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР
(ОТ ТАЕЖНОЙ ЗОНЫ ДО ЮЖНОЙ ГРАНИЦЫ
РАСПРОСТРАНЕНИЯ ЕЛИ)**

**Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук**

**Научный руководитель
доктор биологических наук,
профессор И. Г. СЕРЕБРЯКОВ**

МОСКВА — 1966

Cell.

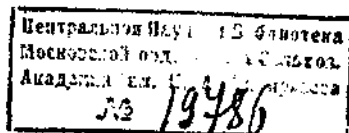
На правах рукописи

Т. В. ВЕЩИКОВА

ФОРМИРОВАНИЕ И СЕЗОННЫЙ РОСТ
КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ ЕЛИ ЕВРОПЕЙСКОЙ
(*PICEA ABIES* (L.) KARST.)
В УСЛОВИЯХ ЛЕСНОЙ ЗОНЫ
ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР
(ОТ ТАЕЖНОЙ ЗОНЫ ДО ЮЖНОЙ ГРАНИЦЫ
РАСПРОСТРАНЕНИЯ ЕЛИ)

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель
доктор биологических наук,
профессор Н. Г. СЕРЕБРЯКОВ



МОСКВА — 1966

Работа выполнена на кафедре ботаники МГПИ им. Потемкина, на Северном стационаре Института леса АН СССР (1935—1957 гг.), на кафедре ботаники и физиологии растений Университета дружбы народов им. П. Лумумбы и в лесничествах Московской обл. (1962—1964 гг.).

*Защита диссертации состоится на заседании
Ученого Совета медицинского и сельскохозяйствен-
ного факультетов _____ 1966 г.*

Адрес: 5 Донской проезд, 7.

Целью работы было изучение закономерностей морфогенеза и сезонной ритмики роста корневой системы ели европейской — *Picea abies* (L.) Karst. — в процессе ее индивидуального развития от проростка до отмирания.

Ель является одной из основных лесообразующих пород лесной зоны Европейской части СССР и имеет большое хозяйственное значение. Поэтому изучение ее биологии и, в частности, корневой системы является необходимым при решении вопросов рационального использования и ведения лесного хозяйства.

Сбор материала проводился в течение двух вегетационных периодов (1955—1956 гг.) в средне-таежной зоне, в Харовском районе Вологодской области; летом 1962 г. на территории Московской области (Шаховской и Пушкинский р-ны) и на южной границе распространения ели — по левому берегу реки Оки в районе городов Озеры — Кашира.

При изучении морфогенеза корневых систем была использована методика В. А. Колесникова (1960), которая сводилась к полной раскопке корневой системы дерева с поверхности. Раскапывание корней проводилось следующим образом. У основания ствола ели снимался поверхностный слой почвы так, чтобы было видно направление наиболее крупных корней дерева. Затем каждый корень постепенно освобождался от почвы по мере его распространения от ствола до корневых окончаний. В каждом случае производилось описание почвы, растительности, отмечалась высота дерева, его возраст, диаметр ствола, проекция кроны и высота ее прикрепления. При описании корневых систем отмечались диаметр корня у его основания, длина, направление, порядок ветвления главного, боковых и придаточных корней, глубина залегания. Повторность была десятикратной на каждой пробной площади.

Территория Харовского района Вологодской области относится к средне-таежной подзоне (А. П. Шенников, 1940). В связи с относительно суровым климатом, непродолжитель-

ным вегетационным периодом, обилием осадков, вызывающим заболоченность лесных площадей, леса характеризуются медленным ростом и малой производительностью.

Господствующей формацией являются еловые леса, сложенные елью европейской и частично елью сибирской и представленные рядом типов. В подлеске еловых лесов в малом количестве имеются широколиственные породы: *Tilia cordata* Mill, *Ulmus scabra* Mill.

Еловым лесам свойственен хорошо развитый травяно-кустарничковый ярус и сплошной покров зеленых мхов, главным образом, *Hylacomium splendens* и *Pleurozium schreberi*. Сформирован более или менее развитый ярус из черники с примесью брусники и хорошо выраженным ярусом таежного мелкотравья, состоящего из *Oxalis acetosella*, *Majanthemum bifolium*, *Linnaea borealis*, *Trientalis europaea* и других бореальных растений. Вообще, ельники имеют две особенности: 1) обогащенность покрова дубравными растениями: *Aegopodium podagraria*, *Stellaria holostea*, *Pulmonaria obscura*, *Veronica chamaedrys*, *Milium effusum* и др. и 2) карбонатность почвенно-грунтовых вод, что создает неблагоприятные условия для развития сфагновых и политриховых мхов.

Почвы Харовского района развивались под влиянием преимущественно хвойных лесов, главным образом, еловых (К. А. Гаврилов и В. Г. Карпов, 1962): Основным типом являются подзолистые почвы. Но из-за местных особенностей (характер почвообразующей породы, рельеф, степень дренированности) подзолистые почвы на территории района работы имеют сравнительно ограниченное распространение. Почвы здесь сформировались в условиях повышенного увлажнения жесткими водами вследствие карбонатности почвообразующих пород. Поэтому преобладают торфянисто-перегнойные, в различной степени оподзоленные почвы, торфянисто-глеевые и низинные торфяники.

Для изучения морфогенеза и динамики роста корневой системы ели нами было выбрано пять пробных площадей в разных типах леса и на различных почвах, характерных для района:

1. Ельник травяно-зеленомошный на торфянисто-перегнойной, глеевой, суглинистой почве на карбонатно-валунном суглинке.
 2. Ельник осоково-сфагновый на торфянистой, подзолистой, глеевой, суглинистой почве.
 3. Ельник-черничник на сильно подзолистой, супесчаной почве.
- Из производных типов выбраны:
4. Березняк-черничник с подростом ели на сильно подзо-

листой, глееватой почве с подстиляющей породой — карбонатным суглинком.

5. Лесосека, 5 лет, тип почвы такой же, как и в березняке.

Территория Московской области относится к подзоне смешанных лесов. И только самая южная ее часть принадлежит к подзоне широколиственных лесов. Шаховской район (В. В. Алексин, 1947) входит в Клинско-Волоколамский район еловых лесов. Здесь господствуют еловые, елово-березовые, а на понижениях рельефа — мелколиственные леса.

Почвы преобладают подзолистые; в понижениях — дерновые и болотные; по механическому составу главным образом суглинистые, реже супесчаные. Пробная площадь была заложена в ельнике-зеленомошнике на слабо подзолистой, суглинистой почве на лёссовидном суглинке.

Район южной границы распространения ели относится по В. В. Алексину (1947) к Подольско-Коломенскому району широколиственных лесов. Ель здесь встречается довольно редко, образует или небольшие участки елово-березового леса с участием дуба, или играет роль примеси.

Почвы представлены главным образом серыми лесными почвами с разным механическим составом. В восточной части района почвы подзолистые. Здесь был выбран участок елово-березового леса и ельника-зеленомошника на подзолистой, опесчаненной почве с подстиляющей породой — лёссовидным суглинком.

Морфогенез корневой системы *Picea abies*(L.) Karst в ельниках осоково-сфагновом и травяно-зеленомошном Вологодской обл.

Прежде чем перейти к изложению морфогенеза корневых систем ели, необходимо отметить, что материал распределялся по главам в зависимости от сходства морфогенеза на разных пробных площадях.

Ель возобновляется семенами. Семена яйцевидной формы, заостренные, бурые, до 4 мм длиной и снабжены пленчатым крылышком.

Многие исследователи отмечали, что всходы ели приурочены обычно к повышениям микрорельефа (М. Е. Ткаченко, 1911, Г. Ф. Морозов, 1924, И. С. Мелехов, 1933, В. А. Скорин, 1948). Это явление особенно характерно для влажных и тяжелых почв северных ельников. Распределение всходов по микроповышениям (на кочках, старых стволах и т. д.) связано с тем, что всходы ели очень чувствительны к выжиманию морозом, неблагоприятным условиям аэрации. Кроме того, на микроповышениях всходы ели не испытывают конкуренции со стороны корней крупных деревьев.

Смена ели прорастают надземно. Из семени вначале появляется главный корень, который вытягивается и углубляется в почву. Затем из семени вырастает гипокотиль, который несет на вершине 5—8 семядолей и верхушечную почку. Гипокотиль внешне отличим от главного корня — светлее по цвету и несколько толще его. Наши наблюдения над прорастанием ели показали, что длина гипокотыля значительно колеблется в зависимости от напочвенного покрова.

1. В осоково-сфагновом ельнике, где большая часть семян прорастает в сфагнуме, длина гипокотыля проростков оказалась наибольшей (от 5 до 8 см). При прорастании семян на сплошном моховом покрове корни проростков проходят между стебельками мха и вынуждены питаться теми бедными водными растворами, которые содержит в себе моховой покров. Проростки ели, выросшие в таких условиях, несут на себе следы угнетения.

2. В ельнике травяно-зеленомошном в местах с напочвенным покровом из лесной подстилки проростки ели имели длину гипокотыля не более 3—5 см.

3. Проростки, собранные в лесном питомнике, на вскопанных грядах, свободных от напочвенного покрова, имели наименьшую длину гипокотыля — 2,0—2,7 см.

Гипокотиль выносит семядоли проростка выше окружающего напочвенного покрова. Поэтому на свободном от напочвенного покрова участке проростки имели самый короткий гипокотиль. Наоборот, на участке с сравнительно высоким затеняющим напочвенным покровом (мхи, трава) — гипокотиль самый длинный.

Через полтора-два месяца после прорастания на главном корне появляются едва заметные сосущие корешки, имеющие вид бугорков и превращающиеся затем в боковые корни II порядка (главный корень принимается за I порядок).

К концу первого вегетационного периода образуются боковые корни III порядка.

На первом же году, осенью, особенно на богато гумусированных и влажных почвах, боковые корни заражаются микоризным грибом. Заражение корней проростка микоризным грибом осенью имеет большое биологическое значение. Как показали исследования Л. А. Иванова (1916), ростовые окончания корней иммунны по отношению к микоризному грибу и не заражаются им. В корневой системе проростка до осени (с весны до августа-сентября), т. е. до момента заражения микоризным грибом, уже успевает образоваться несколько боковых ответвлений корней с типичными ростовыми окончаниями и, таким образом, обеспечивается дальнейшее формирова-

ше корневой системы ели. Всасывание воды и минеральных солей осуществляется неопробковевшими окончаниями главного и боковых корней. На следующий год и во все последующие годы микоризные чехлы на сосущих окончаниях корней формируются в обычные сроки (конец мая — начало июня).

К концу первого года проростки ели имеют главный корень длиной 3—7 см и боковые корни в числе 10—15, более или менее равномерно расположенные по всей длине главного корня.

Корневая система проростков самосева и сеянцев, выросших на обработанной почве (в питомнике) отличается по своему развитию. Корневая система сеянцев развита сильнее. У самосева число боковых корней II порядка на первом году не превышает 10—15, в то время как у сеянцев их развивается от 13 до 35 и более. Ветвление корневой системы самосева доходит до II—III порядка, а у сеянцев образуются корни IV порядка.

Таким образом, к концу первого года жизни всходы ели имеют главный корень и систему боковых корней. В надземной сфере имеются семядоли, верхушечная почка, из которой иногда образуется побег 5—10 мм длиной. В таком виде проростки ели остаются зимовать.

После перезимовки, на втором году жизни, продолжается рост надземной и подземных органов растения. Главный корень ели продолжает углубляться в почву, давая прирост от 3 до 5 см. На главном корне в акропетальном порядке возникают новые боковые корни II и III порядков. На боковых корнях появляются типичные микоризные окончания. Боковые корни второго порядка достигают длины от 0,2 до 3—7 см, иногда 10 см. Можно предположить, что длина боковых корней находится в обратной пропорциональной зависимости с богатством почвы питательными веществами. Чем богаче почва, тем меньше длина корней, и наоборот. Так, максимальной длины достигают корни елей, выросших на валежнике, на полуразложившихся пнях и т. д.

При слабом заражении микоризой в корневой системе четко выделяется главный корень, он вырастает до 3—8 см. Но в случае заражения микоризой главного корня, что бывает редко, последний ослабляет свой рост, и тогда начинают усиленно расти боковые корни.

Гипокотиль и нижняя часть побега у двухлетних елей нередко изгибаются, иногда происходит полегание всего побега. П. К. Красильников (1951) считает, что этот изгиб вызывается действием снежного покрова. В результате часть надземного побега оказывается засыпанной лесной подстилкой и

погруженной в слой мохового покрова. Это имеет большое биологическое значение, так как облегчается образование в дальнейшем придаточных корней.

Надземный побег двухлетней ели остается еще не разветвленным, а в корневой системе ветвление доходит до III порядка.

На третий год число боковых корней II порядка увеличивается до 40—45, кроме того, образуется много корней III—IV порядков.

В течение первых трех лет главный корень растет быстрее боковых корней. На третий год боковые корни начинают обгонять в росте главный корень. При этом корневая система приобретает другой характер: она становится поверхностной. Это усиливается еще тем, что главный корень, имеющий длину 4—10 см, приобретает горизонтальное направление. Боковые корни второго порядка имеют длину от 5 до 10—12 см и на третьем году жизни начинают превосходить главный корень и по длине, и по диаметру. В случае отмирания главного корня его заменяют один-три боковых корня, которые образуются вблизи отмершего конца корня и продолжают его направление.

В надземной сфере трехлетней ели продолжает расти только главная ось. Боковые побеги в условиях затенения обычно не образуются, хотя боковые почки закладываются ежегодно вблизи верхушечной почки.

Таким образом, у ели трехлетнего возраста функционирует система главного корня.

У елей трех-пяти лет начинают образовываться придаточные корни.

Первоначально придаточные корни у ели образуются на нижней части стволика в числе 2—4. Придаточные корни имеют, как и боковые, эндогенное происхождение (Л. А. Иванов, 1939). Возникновение корневого зачатка происходит в месте пересечения камбиального слоя с первичным сердцевинным лучом.

Благоприятными условиями для образования придаточных корней являются: 1) изоляция прикорневой части ствола от света и 2) наличие влажной среды вокруг стебля (соприкосновение с влажным комом земли, со мхом и т. п.); необходимыми условиями появления придаточных корней являются: 3) достаточная аэрация среды (А. Л. Кошечев, 1953 и 4) соответствующая температура почвы.

Без этих условий придаточные корни не развиваются, и корневые зачатки находятся в покоящемся состоянии. Такую задержку в развитии придаточных корней можно рассмат-

ривать как результат своеобразного приспособления к меняющимся условиям среды. Зная все эти закономерности, можно искусственно вызвать или задержать развитие придаточных корней.

У трех-пятилетних елей придаточные корни чаще всего возникают на границе между гипокотилем и стеблем, точнее, на семядольном узле. Вначале возникновение придаточных корней строго приурочено к пазухам листьев, но впоследствии они могут образовываться в любом месте стебля, а также и на гипокотиле.

Как отмечалось выше, у елей этого возраста наряду с системой главного корня начинает функционировать система придаточных корней. В дальнейшем главный корень начинает замедлять свой рост и приобретает горизонтальное направление.

Бюсен (1902) отмечал, что искривление корня ведет к ухудшению его питания, поэтому всякое искривление неблагоприятно для прироста в длину. Выше места искривления накапливается большое количество пластических веществ, что способствует новообразованию и усиленному росту боковых корней. Как правило, эти корни образуются на выпуклой стороне изгиба (Ф. О. Нолль, 1900), и нередко их рост происходит в направлении первоначального роста главного корня, что в некоторых случаях способствует замене главного корня боковым.

У елей 5-10-летнего возраста главный корень редко превышает длину 10 см, чаще всего главный корень имеет длину 5—6 см.

В надземной сфере рост главной оси сопровождается раскрытием боковых почек и развитием из них ветвей II порядка. Ветвление побегов у пяти-шестилетних елей проходит медленно. И. Г. Серебряков (1962) этот этап развития характеризует как период роста только главной оси.

Корневая система в этом возрасте вступает во второй период развития — функционирования системы главного корня наряду с системой придаточных корней.

В возрасте 10—15 лет ель живет за счет одинаково развитых систем главного корня и придаточных корней. В этом возрасте корни часто располагаются двумя ярусами — придаточные корни и система главного корня разделены гипокотилем.

Ежегодное нарастание мохового покрова и постепенное погружение корневой системы в слои почвы, перенасыщенные влагой и бедные кислородом, обуславливают образование придаточных корней в поверхностных слоях почвы. Система

главного и боковых корней оказывается, таким образом, в худших, неблагоприятных условиях. Перенасыщенность влагой и, следовательно, слабая аэрация, ведут к постепенному отмиранию вначале главного, а затем и боковых корней. Особенно ярко это явление выражено в сильно увлажненных ельничках — осоково-сфагновом, менее — в травяно-зелено-мошном.

После 10 лет система главного корня начинает ослабевать. Главный корень, имеющий в это время горизонтальное направление, постепенно прекращает рост в длину и толщину и отмирает. Отмирание системы главного корня начинается с корней высшего порядка, прогрессивно увеличиваясь. Число порядков ветвления в системе главного корня уменьшается до 3—2.

У 15-летних елей система придаточных корней начинает обгонять в развитии систему главного корня. К 15—20 годам у ели функциональная значимость системы главного корня резко снижается, а иногда она к этому времени почти полностью отмирает. Функция почвенного питания и водоснабжения переходит к системе придаточных корней. Длина придаточных корней у 15-летних елей становится равной 10—30 см, а диаметр достигает 2—6 мм.

У елей к двадцати годам образуются не только гипокотильные придаточные корни, но и типично стеблевые. Придаточные корни интенсивно нарастают в длину и ветвятся. По интенсивности своего роста они не только не уступают боковым корням, но значительно их превосходят. Причем, в дальнейшем, с увеличением возраста эта разница в приростах придаточных корней, с одной стороны, и боковых корней, с другой, становится все более заметной.

В надземной сфере в этом возрасте рост главной оси немного превышает рост боковых ветвей, которые образуют к этому времени три—четыре мутовки. Это период ширококрасного дерева (И. Г. Серебряков, 1962).

К двадцати годам ель имеет хорошо сформированную систему придаточных корней, состоящую из 3—7 крупных по длине и диаметру корней и большого числа мелких корней. На крупных корнях II порядка располагаются ответвления III—IV, иногда V порядков. Обычно это короткие, сбежистые корни, несущие микоризные, сосущие окончания. Основная масса этих корней распределяется в средней части корней II порядка, несколько ближе к их вершине. Корни IV—V порядков обычно заражены микоризой, что в значительной степени зависит от физико-химических свойств почвы (И. И. Доброгаев, 1939, А. П. Ахромейко, 1950).

Что касается дифференциации корней по функциям, направлению и скорости роста, то для ели полностью применимо деление корней на три типа, предложенное Л. А. Ивановым (1916, 1953), А. П. Тыртиковым (1954) и др.

В корневой системе древесных пород можно выделить три основные группы корней (А. П. Тыртиков, 1954, А. Я. Орлов, 1955, И. Б. Шинкаренко, 1955 и др.), позволяющие еще полнее использовать почву.

В первую группу входят ростовые корни с диаметром у конуса роста равным 1,5—3 мм — это завоеватели площади питания и основные передатчики питательных веществ. Они очень интенсивно нарастают в длину и толщину, из-за чего достигают значительных размеров. Годовой прирост этих корней у ели, по нашим наблюдениям, равен в среднем 500, а иногда 800—900 мм. Их жизнедеятельность исчисляется десятками лет. Основная их функция — распространение корневой системы вширь, что осуществляется их интенсивным ростом.

Ко второй группе относятся мелкие проводящие корни, или корни, осваивающие площадь питания. Они отмирают и заменяются новыми корнями в процессе формирования и жизнедеятельности корневой системы. Диаметр у меристематического конуса нарастания 0,7—1,5 мм. Скорость их роста меньше, чем у первых. Основная их функция — проведение питательных веществ.

Третью группу составляют мелкие — сосущие, или питающие корни, расположенные на корнях первой и второй групп. По данным А. Я. Орлова (1960) сосущие корни ели обычно развиваются на молодых ростовых корнях и располагаются вблизи точки роста. Сосущие корни могут вырастать и на старых проводящих корнях. Основная их функция — всасывание. Сосущие корни недолговечны. В одних случаях сосущие корни довольно быстро прекращают свой рост и не дают боковых ответвлений. Обычно сосущие корни растут в течение двух-четырех вегетационных периодов.

После 30 лет в корневой системе ели редко наблюдается наличие главного корня. Если в 30—40 лет морфологически еще можно различить главный корень, то обычно он уже не функционирует, это отмерший корень.

Отмирание системы главного корня наступает раньше у подростка ели, выросшего в условиях сильного затенения материнским пологом. Угнетенный подрост в возрасте 20—30 лет представляет собой слабо развитые деревья (высота не превышает 15—20 см), стволы очень часто полегают. Этот сильно угнетенный подрост дает слабый прирост и обычно

рано отмирает, не образуя в дальнейшем господствующего яруса в лесу. Нередко отмирание системы главного корня захватывает и базальную часть стебля. Происходит загнивание и гибель ствола. Система придаточных корней также не получает здесь большого развития. Длина придаточных корней II порядка достигает, как правило, не более 10 см. Ветвление корневой системы редко превышает IV порядок. В надземной сфере формируется «зонтиковидная» крона. Главная ось дает небольшой прирост, ветвление также доходит до IV, редко до V порядка.

У 30-40-летних елей корневая система представлена хорошо развитыми придаточными корнями. В 30—35 лет ель имеет 4—6 крупных придаточных корней II порядка, отходящих от ствола равномерно во все стороны, охватывающих большую часть поверхностного слоя почвы вокруг дерева. Все корни обычно располагаются в верхних слоях почвы — чаще всего в лесной подстилке. Глубина их залегания от 2 до 7 см, но нередко в затененных и переувлажненных местах корневые окончания выходят почти на поверхность почвы (лишь немного бывают прикрыты травяным покровом или подстилкой). Общее углубление корневой системы вместе с еще сохранившимся отмершим главным корнем не превышает 25—30 см. Длина крупных придаточных корней II порядка составляет от 0,4—0,75 до 1,5—2,5 м. Выше этих придаточных корней II порядка по стволу на протяжении 14—15 см расположены более мелкие придаточные корни тоже II порядка (их длина 18—40 см). Общее число придаточных корней II порядка в этом возрасте составляет 15—20. Эти корни несут на себе корни III—V—VI порядков. Длина придаточных корней III порядка составляют 10—20 см, диаметр — 2—4 мм; длина корней IV порядка — 3—5 см, V—VI порядка — 1—1,5 мм.

У 20-30-летних елей наблюдается увеличение прироста главной оси в надземной сфере. Этот третий период в жизни ели И. Г. Серебряков назвал периодом узкокронного островершинного дерева. Высота ствола у елей 30—40 лет в ельнике-зеленомошнике Вологодской области составляет 1,5—2,5 м, в ельнике осоково-сфагновом — 1,4—2,0 м; проекция крош соответственно равна $1,6 \times 1,5$ м и $1,43 \times 1,24$ м.

Как уже указывалось выше, ветвление корней у 30—40-летних елей обычно доходит до V, редко до VI порядка, но в случае отмирания корня и замены его боковыми порядок ветвления, естественно, повышается. При неоднократной такой замене ветвление может доходить и до VII—IX порядков.

В дальнейшем, после 40 лет характер корневой системы ели не изменяется, но формирование ее на этом не останавли-

ливается. Придаточные корни функционируют в течение 15—20 лет. По мере увеличения слоя мохового покрова ранее образованные придаточные корни оказываются на такой глубине, где мало кислорода вследствие избыточного увлажнения и низкая температура. Температура этих слоев почвы не поднимается в самое жаркое время года (середина июля) выше $+6^{\circ}$, $+8^{\circ}$ С. Эти корни, оказавшись в крайне неблагоприятных для роста условиях, приостанавливают свой рост и постепенно отмирают.

В это же время выше отмирающих корней происходит образование новых придаточных корней. Они располагаются в более поверхностных, лучше аэрируемых и достаточно прогреваемых, слоях и характеризуются быстрым ростом в длину (от 20 до 30 см ежегодно) и вначале небольшим диаметром (до 1—2 см). Эти длинные, шнуровидные корни слабо ветвятся, до III порядка. Их длинные ростовые окончания (от 7 до 20 см длиной), а также микоризные окончания приурочены обычно к отмершей части мохового покрова (к очесу), нередко они располагаются и у самой поверхности, в живой части сфагнума.

Шнуровидная форма придаточных корней возникает, по всей вероятности, из-за бедности субстрата питательными веществами. На 2—3 год жизни на этих придаточных корнях появляются микоризные окончания.

Ниже расположенные, еще не отмершие корни изгибаются так, что их деятельная часть также оказывается расположенной в поверхностных слоях. Такое расположение ростовых и всасывающих окончаний вблизи поверхности, где температура выше и больше кислорода, необходимого для дыхания корней, является характерной чертой для сильно увлажненных ельников.

В ельнике травяно-зеленомошном в поверхностных слоях (подстилке) заключается 92—95% проводящих корней. Все это свидетельствует о крайне жестких условиях жизнедеятельности корневых систем ели в рассматриваемых типах леса.

На смену отмершим корням образуются новые придаточные корни выше по стволу, располагаясь в поверхностных, хорошо аэрируемых горизонтах почвы. Так происходит регулярная смена стеблевых придаточных корней в течение периода максимального роста дерева у ели. Смена придаточных корней и новообразование их может происходить у ели до 60—70 лет, иногда новообразование придаточных корней наблюдается и у деревьев в 90—100 лет. Скорость отмирания при-

даточных корней и замена их новыми находится в прямой зависимости от степени увлажнения почвы.

60—70-летние ели имеют лучисто расположенные придаточные корни с живыми окончаниями. Они достигают длины от 1,2 до 7 м, нередко 8—9 м. Глубже располагаются в большом количестве, часто сильно изогнутые отмершие корни. Максимальная глубина расположения корневой системы ели в ельнике травяно-зеленомошном — 25—30 см, в осоково-сфагновом — 20—25 см.

В надземной сфере продолжается период большой интенсивности роста главной оси. Этот период по И. Г. Серебрякову (1962) наиболее длителен в жизни дерева (от 20—30 до 80—100 лет).

У 60-70-летних елей высота ствола достигает 2,5—4—5 м в ельнике травяно-зеленомошном и 2,5—3,5 м в осоково-сфагновом ельнике.

В более старом возрасте, от 90 лет и выше, способность образовывать новые придаточные корни утрачивается. Придаточные корни II порядка, расположенные поверхностно, значительно нарастают в длину и толщину. Однако утолщение по вертикали и горизонтали происходит неравномерно. Вертикальный диаметр значительно превышает горизонтальный. Например, у ели 210 лет, выросшей в травяно-зеленомошном ельнике, один из придаточных корней II порядка имел диаметр по вертикали — 37 см, а по горизонтали лишь 12 см. В результате неравномерного нарастания образуются уплощенные с боков, досковидные корни. Образование таких досковидных корней, характерных для ели во всех местообитаниях, придает дереву большую устойчивость, уменьшая ветровальность. Еще большую ветроустойчивость дереву придает симметричное, лучистое расположение горизонтальных корней. Но в некоторых случаях симметричное расположение поверхностных корней нарушается в зависимости от ряда факторов.

У деревьев старшего возраста (от 90—100 до 200 лет) от ствола отходят 5—7 больших «лап» придаточных корней с ясно выраженными толстыми (до 5—14,5 см в ширину и 9—37 см в высоту) эллиптическими основаниями. Эти придаточные корни занимают поверхностные слои почвы, располагаясь в подстилке и в торфянистом горизонте. Обычно крупные корни лежат на поверхности минерального горизонта, несколько вдавливаясь в него. В минеральный слой проникают лишь тонкие корни, диаметром не более 3—4 мм, образующие как бы негустую «кайму», отходящую от нижней части более крупных корней.

Крупные придаточные корни расположены в радиусе от 4,5—6 до 10—20 м вокруг дерева. Длина корней II порядка у 210-летней ели в ельнике травяно-зеленомошном равнялась: 1) 7,2 м, 2) 9,8 м, 3) 7,5 м, 4) 9 м, 5) 8,3 м, 6) 10,93 м, 7) 9,5 м. Высота ствола 24,7 м, диаметр на уровне груди 28,2 см, диаметр основания ствола 31,7 × 37,5 см. Проекция кроны 5,7 × 5,9 м. По развитию кроны ели этого возраста относятся И. Г. Серебряковым (1962) к четвертому периоду — ширококромного стареющего дерева с последующим появлением суховершинности.

Способность ели образовывать придаточные корни, а также изменять направление роста при изменении внешних условий имеет огромное биологическое значение. Эта способность позволяет ели сравнительно быстро приспособиться к условиям заболоченности.

Подводя итог всему сказанному, можно отметить, что формирование корневых систем ели европейской на торфянисто-перегнойных (в ельнике травяно-зеленомошнике) и на торфянистых почвах (в ельнике осоково-сфагновом) идет в основном сходно и складывается из следующих этапов.

I этап. Формирование и функционирование системы главного корня (от прорастания семени до 3—5 лет).

II этап. Начало образования и функционирования системы придаточных гипокотильных и ствольных корней; постепенное замедление роста и отмирание системы главного корня (от 3—5 до 20—30 лет, изредка до 40 лет).

III этап. Интенсивный рост придаточных корней. Функционирование только системы придаточных корней; смена старых, отмирающих, придаточных корней в глубоких плотных и слабо аэрируемых слоях почвы новыми, расположенными выше по стволу в верхних богатых и рыхлых слоях почвы (от 30—40 до 70—90 лет).

IV этап. Потеря способности к новообразованию придаточных корней. Формирование в начале этапа крупных 5—8 «лап» корней досковидной формы. Последующее ослабление роста корней, уменьшение порядков ветвления и, в связи с этим, сокращение площади корневого питания, что приводит к отмиранию дерева (от 90—100 до 200—250 лет и далее).

Наблюдение за формированием корневой системы *Picea abies* и выделение четырех этапов морфогенеза согласуется с анализом онтогенеза ели, как жизненной формы дерева, проведенным И. Г. Серебряковым (1962). Первому этапу соответствует период роста только главной оси (от проростка до 4—6 лет), второму этапу (одновременному функционированию систем главного корня и придаточных корней) — пе-

риод ширококромного дерева (от 4—6 до 15—20 лет), третий этап согласуется с периодом узкокромного дерева с преобладающим ростом главного ствола (от 20—30 до 80—100 лет) и, наконец, заключительному четвертому этапу онтогенеза дерева соответствует сокращение площади корневого питания и суховершинность кроны, приводящие к отмиранию.

Разумеется, в морфогенезе корневых систем, так же как и надземной сферы, в связи с изменением конкретных условий произрастания (микрорельеф, степень освещенности и т. д.), могут наблюдаться различные отклонения от описанных этапов и возрастной периодизации.

В диссертации приводятся таблицы с морфологической характеристикой елей разного возраста.

Морфогенез корневой системы ели европейской в ельнике-черничнике, березняке, на лесосеке Вологодской области и в ельнике-зеленомошнике Московской области

Ельник-черничник, березняк с подростом ели и лесосека, образовавшаяся после вырубki, расположены на склонах моренной гряды на сильно подзолистой, супесчаной почве. Почва ельника-зеленомошника Московской области — слабо подзолистая, суглинистая.

В первые годы жизни (от 1 до 3 лет) формирование корневой системы протекает так же, как и в типах леса, описанных выше.

Проростки, выросшие на местах со слабо выраженным травянистым покровом под пологом ели в ельнике — черничнике и зеленомошнике, имеют небольшой гипокотиль, от 1,5 до 2,5 см, и 5—8 семядолей 0,8—1,0 см длиной. Проростки ели, выросшие в лучших условиях освещения — на лесосеке и в березняке, развиты заметно лучше: гипокотиль имеет большую высоту — от 2,5 до 3,0 см, а семядоли достигают длины 2,5 см и 1,5—1,8 мм толщины. Лучшие условия освещения сказываются положительно на развитии надземной сферы. В середине лета (июль) у этих проростков открывается верхушечная почка, и образуется небольшой побег, высотой до 3,0 см на лесосеке и в березняке.

В подземной сфере развивается главный корень, достигающий 3—7 см и углубляющийся в подстилку до 5 см. К концу первого лета (август — сентябрь) на главном корне образуются боковые корни II порядка, вырастающие от 0,1 до 1,5 см. Ветвление в корневой системе обычно не превышает II порядка.

В три года корневая система представлена хорошо развитым главным корнем (от 5 до 12 см) и системой боковых корней. Боковые корни II порядка в этом возрасте редко превышают в своем развитии главный корень. Число боковых корней II порядка на третьем году доходит до 40. Ветвление в корневой системе достигает обычно IV порядка, иногда V. Более мощное развитие корневой системы на этих площадях обусловлено более благоприятными почвенными условиями (хороший дренаж и отсутствие застойного увлажнения).

У трехлетних елей на рассматриваемых площадях еще не образуется системы придаточных корней, что обычно наблюдается в более увлажненных ельниках Вологодской области. Кроме того, особенностью развития ели в хороших условиях освещения (в березняке, на лесосеке) является то, что не происходит полегания побега. Очевидно, это объясняется более мощным развитием надземной сферы.

С одной стороны, хорошие условия дренирования, с другой — неполегание побега, слабое развитие лесной подстилки, т. е. отсутствие необходимых условий по А. Л. Кошечеву (1953), обусловили более позднее возникновение придаточных корней.

С возраста 6—8 лет у ели начинается образование придаточных корней. Первоначально придаточные корни возникают на границе между стеблем и гипокотилем, т. е. приурочены к первой мутовке. В результате образуется как бы два яруса корней — придаточные корни и система главного корня разделены гипокотилем.

Из вышесказанного следует, что в первые годы жизни ели в описанных условиях (от 1 года до 6—8 лет) доминирует система главного корня. В надземной сфере продолжается рост главной оси, а также начинается ветвление.

Интенсивный рост и новообразование придаточных корней начинается с 9-10-летнего возраста. К 20 годам значение главного корня становится второстепенным. В 10—12 лет придаточные корни вырастают до 10—15 см, ветвление идет обычно до IV—V порядка. Система главного корня и система придаточных корней развиты примерно в одинаковой степени.

У 20-30-летних елей система главного корня уже не развивается. Главный корень еще функционирует, но нередко в этом возрасте отмирает. Последнее наблюдается при значительном углублении главного корня в минеральные слои. Придаточные корни в этом возрасте хорошо нарастают в длину, ветвятся, обрастая питающими корнями. Придаточные корни по своему положению в почве всегда находятся в более поверхностных горизонтах по сравнению с главным. Если

главный корень почти всегда располагается близ границы горизонта A_0 — A_2 , т. е. на глубине 7—10, реже 15—20 см, то придаточные корни, особенно их ростовые окончания, располагаются под живым напочвенным покровом на глубине до 5—7 см, т. е. в наиболее прогреваемом слое почвы. Вероятно, поэтому они обладают более интенсивным ростом в длину и толщину.

В более старшем возрасте (от 40 до 60 лет) корневая система ели имеет хорошо развитую систему придаточных корней. Иногда морфологически сохраняется и главный корень, правда в отмершем состоянии. Придаточные корни II порядка несут на себе массу корней III порядка, на последних расположены корни IV—VII порядков. Корни последних порядков обычно являются микоризными окончаниями. Крупные корни II порядка распространяются на расстояние от 1,3 до 4,5 м.

Так проходит формирование корневой системы у подростка ели, выросшего в более благоприятных условиях — в «окнах», в березняке и т. д. Следует заметить, что в худших условиях освещения и на более увлажненных местах развитие ели проходит несравненно хуже. Угнетенный подрост этого возраста имеет характерную «зонтиковидную», слабо охвоенную крону с большим числом сухих ветвей. Корневая система развита слабо. Хуже всего выглядит подрост в более старшем возрасте, после 40 лет. Угнетенный подрост живет до 50—60 лет, затем суховершинит и гибнет. Отмирание подростка можно объяснить связанными между собой причинами: 1) неблагоприятными условиями освещения под господствующим пологом хорошо развитых деревьев и 2) недостатком элементов минерального питания вследствие перехвата последних корнями взрослых деревьев. Если же подрост ели оказывается в более благоприятных условиях освещения после вырубki, то он способен к более энергичному развитию.

Особенностью развития придаточных корней в этих типах леса является то, что вследствие лучших условий дренирования отмирания глубже расположенных придаточных корней и регулярной смены их не происходит.

Ели старшего возраста (от 65 и до 200 лет), развивают крупные придаточные корни («лапы»), расположенные поверхностно и имеющие горизонтальное направление роста. В 65—75 лет у ели может еще происходить новообразование придаточных корней. Они обладают в первые два года большим приростом — до 50—100 см в год — и почти не ветвятся. К 90 годам эта способность утрачивается.

В 80—85 лет ели развивают ствол до 10—15 м высотой с

диаметром при основании 12—15 см. Проекция крон достигает 2,0—2,5 м. Корневая система имеет 5—9 мощно развитых придаточных корней, имеющих эллиптическое сечение и несущих много боковых отвлений. Ветвление достигает VII—X порядков.

У взрослых деревьев (старше 90—100 лет) нередко наблюдается срастание корней между собой, которое утрачивается с возрастом. Срастание наблюдается главным образом у толстых корней недалеко от основания дерева (0,7—1,2 м). Причем срастаться могут корни одного и того же дерева, а также с корнями соседней ели.

Поскольку срастание наблюдается только у толстых корней старых деревьев и не встречается у молодых елей, причину срастания, очевидно, надо искать в механических факторах (трещины, давление корней в силу их большой массы).

Таким образом, в морфогенезе корневой системы ели европейской, произрастающей в ельнике-черничнике, в березняке и на лесосеке Вологодской области и в ельнике-зеленомошнике Московской области, можно выделить 4 этапа.

I этап. Формирование и функционирование системы главного корня (от проростков до 6—7 лет).

II этап. Начало образования и рост придаточных корней наряду с ростом главного и боковых корней. Доминирование вначале системы главного корня, постепенное замедление развития и отмирание системы главного корня (от 6—7 до 40 лет, иногда до 50 лет).

III этап. Функционирование только системы придаточных корней. Развитие густой сети питающих корней (от 40—60 до 90 лет).

IV этап. Формирование мощных «лап» придаточных корней, утрата способности к новообразованию придаточных корней.

Морфогенез корневой системы ели европейской *Picea abies* (L.) Karst. на южной границе ее распространения

В целях сравнения морфогенеза корневых систем ели в разных экологических и географических условиях нами был выбран один из южных районов Московской области, в смешанном лесу с большим или меньшим участием ели.

По мнению П. А. Смирнова (1958), южная граница ели проходит в пределах Московской области по левому берегу реки Оки в районе городов Серпухов — Озёры, далее идет севернее г. Бронницы и затем опять идет на юг. На правом берегу Оки обитание ели носит случайный, сорный характер.

Наши площадки находились примерно посередине участка г. Кашира — г. Озёры.

Формирование корневой системы изучалось на экземплярах всех встреченных возрастных групп. Морфогенез корневой системы ели на южной границе произрастания в первые годы жизни идет в основном сходно с таковым у ели в более северных районах.

Вначале, как обычно, развивается система главного корня. У трехлетних елей корневая система представлена главным корнем, имеющим длину 3—5 см. Главный корень имеет вертикальное направление роста. От него более или менее равномерно отходят боковые корни, самые крупные из них (длиной до 2,5—3 см) ответвляются вблизи корневой шейки.

Ели 10—12 лет имеют хорошо развитую систему главного корня. По мере роста главный корень часто принимает горизонтальное направление, да и большая часть боковых корней также принимает горизонтальное направление. Характерной особенностью при формировании молодых елей является в этих условиях отсутствие на первых годах жизни изгиба гипокотыля и полегания стволика. Ветвление в корневой системе редко превышает V—VI порядки. Главный корень достигает длины 8—10 см. В этот период боковые корни II порядка в своем развитии догоняют главный корень; их размеры примерно одинаковы, отчего корневая система из типично стержневой становится поверхностной. Максимальное углубление корневой системы в этом возрасте составляет 7—10 см (в горизонтах A_0 — A_1).

В первые годы жизни (от семени примерно до 10—12 лет) в корневой системе ели европейской происходит формирование главным образом лишь системы главного корня. Следует обратить внимание на следующую особенность корневой системы ели на ее южной границе обитания: в течение 10—12 лет не происходит образования придаточных корней, которое так характерно для елей в более северных районах произрастания.

После 10 лет у ели начинается формирование системы придаточных корней как гипокотильных, так и стеблевых. Этим начинается новый период в формировании корневой системы ели. Образование и рост придаточных корней приводит впоследствии к снижению функциональной значимости системы главного корня, а затем и к отмиранию последнего.

Корневая система 15-летних елей представлена системой главного корня и системой придаточных корней. Главный корень сильно извивается, углубляется на 13 см. Ветвление в системе главного корня достигает VI—VII порядка.

В области корневой шейки образуются придаточные корни, превосходящие по своему развитию главный корень. Они имеют много боковых ветвей III порядка, подавляющее большинство которых заканчивается микоризными окончаниями.

15-20-летние ели имеют корневую систему, в которой система главного корня уступает в своем развитии системе придаточных корней. Все основные функции почвенного питания и водоснабжения переходят к системе придаточных стеблевых корней.

К 40 годам у ели европейской развивается хорошо сформированная система придаточных корней. Ель в 40 лет имеет крону с проекцией 1,5—1,8 см. Высота дерева — 2—2,65 м. Системы главного корня уже нет, ее сменяет система придаточных корней. Обычно от ствола отходят от 3 до 5 крупных корней тонких тяжей и достигают влажных горизонтов, где заканчиваются с диаметром у ствола 3—5 см. Длина самых больших придаточных корней составляет 3,5—5 м. Длина других придаточных корней II порядка составляет 1—2 м. На расстоянии 30—40 см от ствола корни II порядка ветвятся. При этом часть корней III порядка продолжает расти поверхностно, горизонтально и образует систему корней V—VII порядка с мочками микоризных корешков. Другие же корни направляются вглубь и растут вертикально вниз, углубляясь на 1,5 м и глубже. Это так называемые якорные корни. Эти корни имеют меньший диаметр, чем поверхностные корни, ветвление их доходит до III—IV порядка. Они тянутся в виде тонких тяжей и достигают влажных горизонтов, где заканчиваются разветвлением тонких корешков.

В корневых системах елей Вологодской области и Шаховского района Московской области таких якорных корней не наблюдалось. На южной границе распространения ели в условиях мощных супесчаных почв, хорошо дренированных, в корневых системах в возрасте 35 лет и старше, помимо поверхностно расположенных корней, формируются якорные корни, углубляющиеся в почву в вертикальном направлении. Якорные корни в более северных районах иногда образуются в корневых системах ели, но они обычно не углублялись более, чем на 20—25 см, причем окончания их были отмершими.

Образование глубинных корней у ели объясняется большой сухостью почвы. Влажность почвы является одним из важнейших факторов, и ее распространение регулирует рост и распространение корней и глубину залегания их в естественных условиях (И. В. Красовская, 1925).

У деревьев более старшего возраста (100—120 лет) корне-

вая система имеет то же строение, что и у 40-летних елей, и отличается лишь своей развитостью в связи с возрастом дерева. Она состоит из двух четко выраженных частей: системы поверхностных придаточных корней и системы корней, уходящих вглубь.

Поверхностные придаточные корни распространяются вокруг дерева на расстояние 5—8 м, образуя сплошную сеть корней более высоких порядков. Вертикальные корни достигают максимальной глубины 3—4 м. Ветвление якорных, глубинных корней слабее, чем у поверхностных. Только близ окончания эти корни ветвятся до IV, иногда V порядка.

Такая корневая система, смешанного типа, дифференцированная на горизонтальную и вертикальную части, отмечалась у других древесных пород. Такая форма корневых систем большинства древесных пород вполне понятна, так как она позволяет дереву более полно использовать все горизонты почвы. Верхние гумусированные горизонты, как правило, богаты питательными веществами, нижние — влагой.

Кроме того, значение якорных корней велико, поскольку они увеличивают механическую устойчивость дерева.

Из всего вышесказанного следует, что формирование корневой системы ели европейской на южной границе распространения имеет следующие особенности по сравнению с таковыми в более северных районах:

1. Система главного корня функционирует до 40 лет, а иногда и дольше. В более северных районах произрастания система главного корня отмирает к 20—30 годам.

2. Образование придаточных корней происходит позже, не с 3—5 лет, а в 12-15-летнем возрасте. Это связано с отсутствием необходимых условий образования придаточных корней (изоляция прикорневой части ствола от света, наличие влажной среды вокруг стебля и др.), что объясняется лучшими почвенными условиями (дренированность). Последнее обстоятельство еще раз подчеркивает приспособительный характер образования придаточных корней.

3. В связи с хорошим дренированием почвы и, следовательно, отсутствием переувлажненности, регулярной смены придаточных корней, глубже расположенных, новыми поверхностными корнями не происходит. Однако это не исключает регенерацию корней при их механическом повреждении или отмирании по другим причинам.

4. Последней особенностью, также связанной с особенностями почвенных условий, является образование якорных корней, использующих влагу глубоких горизонтов и, кроме того, придающих ели ветроустойчивость.

Сезонный рост корней *Picea abies*(L.) Karst

Закономерности сезонного роста древесных растений давно привлекали внимание многих исследователей. Однако полученные результаты довольно разноречивы.

Большинство исследователей (Энглер, 1903, Бюсен, 1902, А. П. Тольский, 1904—1907, Н. В. Лобанов, 1949 и др.) считают, что рост корней складывается из двух периодов роста (весеннего и осеннего максимумов роста) и двух периодов покоя (летнего и зимнего минимумов роста).

Другие (Ладефогед, 1939, В. А. Колесников, 1953) считают, что периодов покоя может и не быть, если почвенные условия благоприятны для роста корней.

Для выяснения динамики роста корней ели европейской в разных экологических условиях мы пользовались методикой, предложенной Ладефогедом (1939). Этот метод заключается в периодическом откапывании одного или нескольких поверхностных корней дерева, измерении от определенной метки и закладывании корня почвой. Метод Ладефогеда позволяет наблюдать рост большого количества корней в естественных условиях и дает сравнимые количественные показатели. Измерения роста проводились через 10 дней с десятикратной повторностью на каждой пробной площади. Параллельно измерялась температура почвы.

Наблюдения за динамикой роста корней ели показали, что в первый год работы (1955 г.) рост корней протекал в два периода: весенне-летний (конец мая — до середины июля), затем наступал период покоя, в августе начинался второй период роста, который заканчивался в сентябре. Ход роста корней ели в 1956 г. отличался от хода роста в 1955 г. в Вологодской области.

Летом 1956 г. рост корней протекал непрерывно. Хотя интенсивность роста была неодинаковой в течение сезона, однако остановки роста не было. Особенно большой прирост у корней ели был, как и в 1955 г., в первую половину лета, когда условия были наиболее благоприятны — влажность и температура почвы были достаточно высоки.

Такое различие в ходе роста корней летом 1955 и 1956 гг. можно объяснить различными почвенными условиями. Периодичность роста корней летом 1955 г. вызвана уменьшением влажности почвы. Так, с середины июля наступил сравнительно засушливый период, который длится 2—2,5 недели. Температура воздуха достигала +30°, иногда +35° С, а температура почвы на глубине залегания измеряемых корней повысилась до +12°, +14° С. Связанное с этим уменьшение влажности почвы и вызвало перерыв в росте корней.

Влажность подстилки во второй половине вегетационного периода значительно понизилась в ельнике травяном зеленомошнике до 150—170%, в ельнике-черничнике — до 120—140%, а в березняке до 43—58% (на сухую навеску). С наступлением дождей корни вступили во второй период роста и прекратили рост с понижением температуры почвы до +4, +6°С, хотя почва была достаточно увлажнена. Высокая влажность почвы летом 1956 г., вызванная частыми и длительными дождями, обусловила непрерывный рост корней.

Даже в наиболее сухой период этого года влажность почвы в ельнике травяном зеленомошнике не была ниже 300%, в ельнике-черничнике — 180—200%, а в березняке влажность была 120—150%.

Рост корней прекратился лишь осенью с наступлением холодов.

Как показали наши наблюдения, возраст дерева не влияет на ход роста корней. Но следует заметить, что толстые ростовые окончания ($d = 3—5$ мм) дают больший прирост в длину, чем корни меньшего диаметра.

В Московской области лето 1962 г. было обильно дождями, поэтому недостатка во влаге не было. Корни ели росли без заметного перерыва. Правда, рост корней начинался раньше, с первой половины мая, когда температура почвы была выше +5, +7°С. В начале октября рост прекратился при температуре почвы около +5°С.

В результате изучения динамики роста корней ели нам удалось установить следующее.

1. Рост корней *Picea abies* (L.) Karst. в условиях Вологодской и Московской областей начинается на всех пробных площадях при температуре почвы не ниже +5, +6°С и прекращается с понижением температуры до +4°С. Рост корней протекает в два периода при понижении влажности в середине лета (от 43—58% в березняке, до 150—170% на торфянистых почвах). Если же влажность почвы в течение вегетационного периода более или менее постоянна, рост корней протекает непрерывно.

2. Сезонная ритмика роста корней ели не зависит от возраста дерева.

3. Интенсивность роста корня в длину пропорциональна интенсивности прироста его в толщину.

ОБЩИЕ ВЫВОДЫ

1. В формировании корневой системы ели европейской в условиях таежной зоны (Вологодская область) и в условиях влажных ельников Московской области, несмотря на разное

географическое и экологическое положение, можно выделить 4 этапа:

I этап. Формирование и функционирование системы главного корня.

II этап. Образование и рост придаточных корней. Функционирование двух систем: системы главного корня и системы придаточных корней. Постепенное отмирание системы главного корня.

III этап. Функционирование только системы придаточных корней. В заболоченных ельниках смена старых придаточных корней, расположенных в глубоких плотных и слабо аэрируемых слоях почвы, новыми корнями в верхних богатых и рыхлых слоях почвы. Формирование густой сети питающих корней.

IV этап. Формирование системы крупных придаточных корней II порядка («лап») досковидной формы. Потеря способности к новообразованию придаточных корней. Последующее ослабление роста корней, уменьшение порядков ветвления и, в связи с этим, сокращение площади корневого питания, что приводит к отмиранию дерева.

2. Формирование корневой системы *Picea abies* (L.) Karst. на южной границе распространения отличается от морфогенеза корневых систем в северных районах и имеет следующие особенности:

а) Более длительное функционирование системы главного корня (до 40 лет). В северных районах отмирание системы главного корня происходит к 20—30 годам.

б) Более позднее образование придаточных корней (в 12-15-летнем возрасте). На севере первые придаточные корни возникают в 3-5-летнем возрасте.

в) В связи с хорошим дренированием почвы и, следовательно, отсутствием переувлажненности нет смены придаточных корней.

г) Образование наряду с поверхностно расположенными придаточными корнями якорных корней, использующих влагу глубоких горизонтов и, кроме того, придающих ели ветроустойчивость.

3. Наблюдение за формированием корневой системы ели и выделение четырех этапов морфогенеза согласуется с анализом онтогенеза ели, как жизненной формы дерева, проведенным И. Г. Серебряковым (1962):

— первому этапу соответствует период роста только главного осн дерева (от проростка до 4—6 лет);

— второму этапу (одновременному функционированию систем главного и придаточных корней) — период ширококронного дерева (от 4—6 лет до 15—20 лет);

— третий этап согласуется с периодом узкокронного дерева с преобладающим ростом главного ствола (от 20—30 лет до 80—100 лет);

— четвертый, заключительный этап онтогенеза дерева — сокращение площади корневого питания и сухoverшинность кроны, приводящие к отмиранию.

4. Изменение конкретных условий произрастания (микрорельеф, степень освещенности и т. д.) могут вызывать отклонения от описанных этапов и возрастной периодизации.

5. Раннее образование придаточных корней в условиях заболоченности (с 3—5 лет) является несомненно приспособительным признаком, имеющим большое биологическое значение, помогающим ели сравнительно быстро приспособиться в раннем возрасте к условиям заболоченности и впоследствии успешно бороться с ними.

6. Вопреки широко распространенному в литературе мнению о поверхностном характере корневой системы у ели, в зависимости от почвенных условий, может сформироваться система якорных, глубинных, корней, использующих влагу глубоких горизонтов, наряду с поверхностными корнями. Это свидетельствует об известной пластичности корневой системы.

7. Изучение морфогенеза корневых систем ели европейской позволяет сделать вывод о том, что оптимальными условиями для развития корневой системы являются хорошо дренированные, без избыточного застойного увлажнения, почвы.

8. Наблюдения за динамикой сезонного роста корней ели европейской показали, что на рост корней влияют в первую очередь основные почвенные условия — температура и влажность. Рост корней начинается при температуре почвы от $+4$ до $+6^{\circ}\text{C}$ и прекращается с понижением температуры ниже $+4^{\circ}\text{C}$ осенью. При повышении летом температуры почвы до $+14^{\circ}$ — $+16^{\circ}\text{C}$ и с уменьшением влажности рост прекращается и возобновляется с наступлением дождливого периода. Рост корней может протекать непрерывно в течение всего вегетационного периода при благоприятных условиях температуры и влажности.

9. Сезонная ритмика роста корней *Picea abies* не зависит от возраста дерева.

10. Интенсивность роста корня в длину пропорциональна интенсивности прироста его в толщину.

**ОСНОВНЫЕ ВОПРОСЫ ДИССЕРТАЦИИ ОСВЕЩЕНЫ
В СЛЕДУЮЩИХ ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТАХ.**

1. «Сезонный рост и формирование корневой системы ели европейской в таежной зоне Европейской части СССР». Бюллетень МОИП, отд. бот., т. 69, 1, 1964.

2. «Некоторые данные по формированию корневой системы ели европейской». Труды Ун-та дружбы народов им. П. Лумумбы, т. 14, вып. 1, сельскохозяйственные науки, 1966.

Л 50379 2/VIII-66 г.

Объем 1,75 п. л.

Зак. 1154

Типография Университета дружбы народов имени Патриса Лумумбы
Москва, 5-й Донской проезд, 7.