

УДК 630.181.36

А.С. Чиндяев, А.Н.Грозин
(Уральский государственный лесотехнический университет)

ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИИ СКЕЛЕТНЫХ КОРНЕЙ ПОДРОСТА ЕЛИ НА ОСУШАЕМЫХ НИЗИННЫХ БОЛОТАХ

Известно (Калинин, 1983), что 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 и в образовании корней более низких порядков ветвления по отношению к ранее сформировавшимся корням. В результате образования корней более высоких порядков ветвления увеличивается интенсивность разветвленности корней. При этом повышается морфологический уровень разветвленности корневой системы, который целесообразно определять в соответствии с наличием корней наиболее высокого порядка ветвления (2-го, 3-го, 4-го и т. д.). Однако при наличии определенного числа разветвленных корней первого порядка от стержневого корня могут образовываться новые корни первого порядка, а на корнях первого порядка при наличии разветвленных корней второго порядка могут образовываться новые, молодые корни второго порядка. В результате наблюдается явление, когда при наличии корней более высоких порядков ветвления, например 4-го, 5-го, возникают новые корни 1-го, 2-го, 3-го порядков ветвления. В этом случае морфологический уровень разветвленности корневой системы сохраняется прежним, но интенсивность ее усиливается за счет увеличения корней низших порядков ветвления.

Процесс формирования корневых систем включает в себя одновременное проявление указанных особенностей ветвления, т. е. на протяжении жизни корневой системы происходит увеличение порядков ветвления и числа корней более низких порядков ветвления. Данное положение возможно благодаря свойственному древесным организмам сложному биологическому механизму образования ответвлений, обеспечивающему сохранение способности возникновения ответвлений не только в процессе роста молодых корней, но и на участках корней более старшего возраста.

Очень часто последующие ветвления приводят к образованию систем, значительно превосходящих по мощности систему материнских корней. Протяженность боковых ответвлений лесобразующих древесных пород может значительно превышать длину материнского корня (Калинин, 1978).

Биологическая особенность древесного организма — обеспечивать развитие основной части корневой системы в результате многочисленных ответвлений от материнских корней — имеет особое значение и в теоретическом отношении, и для практики исследования вопросов механизма образования зародышей боковых корней, трансформации их в макрокорень и дальнейшего развития. Современные данные анатомии и физиологии растений показывают, что точки роста боковых корней образуются перициклом — внешним слоем корнеродной ткани, окружающим паренхиму центрального цилиндра корня первичного строения (Васильев, Воронин и др., 1988). При этом достаточно определенно указывается зона закладки боковых корней — несколько выше зоны корневых волосков или в ее пределах. Обосновывается и то положение, что инициальные клетки (апексы) боковых корней закладываются еще в апексе материнского корня (Рахтеенко, 1952). Дальнейшее развитие зародыша обеспечивает довольно сложный процесс прохождения зачатка бокового корня через первичную кору и выхода его за пределы материнского корня. Это предопределяет то положение, что боковые ответвления обязательно должны иметь возраст, одинаковый с возрастом участка корня, на котором они расположены. Следует признать, что наряду с указанным способом возникновения боковых ответвлений существуют и другие, обусловленные тем, что взрослый корень не теряет способность образовывать новые зародыши в результате деления камбиальных клеток.

В связи с тем, что вторичное строение взрослого корня анатомически сходно со строением ствола дерева, боковые корни, появившиеся на сформировавшихся материнских корнях, иногда называют придаточными. Тем самым отождествляются придаточные (адвентивные) корни, возникающие в нижней части ствола дерева в местах его поражения, в наплывах каллюса с боковыми корнями, из зародышей, образовавшихся в результате деятельности участков камбия. Между тем установлено, что не все участки камбия способны давать начало росту нового бокового корня. Этой способностью обладают камбиальные клетки перициклического происхождения (Васильев, Воронин и др., 1988).

Наши исследования выполнены на стационаре «Мостовое» (Чиндяев, Иматов, Матвеева, 1995; а также см. статью А.С. Чиндяева и А.Н. Грозина в данном сборнике).

Для изучения было выкопано более 80 экземпляров подроста ели. Полная раскопка исследуемых деревьев производилась по методу скелета (Колесников, 1972) на всю глубину залегания корневых систем.

При анализе боковых ответвлений и участков материнского корня в месте их расположения у подростка ели нами были зафиксированы только единичные случаи одновозрастности этих корней. Основная масса боковых ответвлений имела возраст значительно меньше возраста данного участка

материнского корня. Аналогичные данные были получены и другими исследователями морфологии корневых систем (Калинин, 1978, 1983; Рахтенко, 1952). Это явление позволяет признать способность зародышей боковых корней, образованных перициклом первичного корня, находиться долгое время в зачаточном состоянии. При этом в тканях материнского корня ежегодно откладывается сосудистая ткань, образовавшаяся в процессе роста зародыша. Благодаря этому точка роста (апекс) бокового корня всегда находится у поверхности материнского корня непосредственно под коровым слоем. Эти спящие точки роста могут под влиянием определенных причин внутреннего и внешнего характера активизироваться, выйти на поверхность материнского корня и тронуться в рост через много лет после формирования зародыша.

Отсутствие на материнском корне большого количества ответвлений, вышедших наружу в год образования зародыша в зоне ростового окончания, может быть объяснено фактом массового их отпада к концу вегетационного периода, в котором они образовались (Калинин, 1983).

Многочисленными исследованиями процесса корнеобразования растений древесных пород установлено, что они в молодом возрасте образуют очень большое количество ответвлений (Калинин, 1983; Колесников, 1972). Однако скелетные корни и скелетные ответвления от них представлены сравнительно небольшим количеством. По-видимому, в процессе естественного отмирания корней их первоначальное количество уменьшается, в результате чего уже в 3-5-летнем возрасте формируется относительно устойчивая в морфологическом отношении скелетная основа корневой системы с характерными особенностями для каждой древесной породы. Естественно, что с повышением возраста растений количество скелетных ответвлений увеличивается. Данные о количестве скелетных ответвлений у подростка ели показывают, что с увеличением возраста происходит накопление корней второго и последующего порядков (табл. 1), а интенсивность разветвленности корневой системы подростка на осушаемом участке выше в 1,5-2,5 раза, чем на контрольном (неосушенном) участке. Кроме того, у подростка на осушенных площадях количество корней высоких порядков ветвления больше, чем у подростка на контроле. Как известно, корневые мочки - самые важные в процессе питания растения участки корневой системы, располагаются в основной своей массе именно на скелетных корнях самых высоких порядков ветвления. Таким образом, подрост ели на осушенном участке имеет более мочковатую корневую систему, а следовательно, интенсивнее питается, чем подрост ели на контроле.

Ветвление корней является важной биологической особенностью растений, позволяющей активно осваивать и использовать первоначально занятый объем почвы.

Таблица 1

Группа высот под- роста		Интенсивность разветвленности корневых систем подроста ели на низинном болоте				Число ответвлений на одну корневую систему, шт.				
		Средние показатели растений		Высо- та, см	Диаметр корне- вой шейки, см	Всего	Горизонтальных ответвлений, из них порядок ветвления			Вертикальных ответвлений
		Возраст, лет	0,7				1-й	2-й	3-й	
Вблизи канала										
1	9	36	0,7	57-256	2-4	31-126	15-87	3-18	6-21	
2	12	71	1,7	504-947	9-16	219-443	160-273	82-155	34-60	
3	18	123	3,0	816-1447	13-27	372-611	245-420	139-296	47-93	
4	22	170	3,8	1119-2260	19-38	480-925	341-756	227-403	52-138	
На середине между каналами										
1	10	34	0,6	36-202	3-5	22-109	9-63	0-11	2-14	
2	13	70	1,4	359-732	15-28	180-339	102-210	45-123	17-32	
3	20	120	2,8	585-1157	21-42	275-480	193-356	74-210	22-69	
4	24	157	3,5	817-1698	24-72	363-714	240-521	147-309	43-82	
Контроль										
1	15	27	0,5	24-100	7-10	13-48	4-27	0-7	0-8	
2	23	63	1,1	202-458	21-43	127-211	46-131	8-56	0-17	
3	28	111	2,3	298-622	30-69	171-298	73-182	24-73	-	
4	34	145	2,9	511-1052	42-106	270-430	143-325	56-191	-	

Чем больше ответвлений имеет материнский корень, тем полнее будут им использованы для питания прилегающие почвенные зоны. Эффективность участия в усвоении питательных веществ почвы и влаги каждого ответвления зависит от его развития, т. е. его длины. Более длинный дочерний корень осваивает большую почвенную зону, использует питательные элементы в более отдаленных от материнского корня объемах почвы.

Очевидно, что один длинный корень может быть более продуктивным, чем два-три слабо развитых. Поэтому, оценивая суммарную эффективность ветвления материнского корня, необходимо учитывать не только количество ответвлений, но и их длину.

Сложность биометрической оценки эффективности степени ветвления в таком аспекте очевидна. Удобно для этой цели использовать показатель суммарной длины ответвлений данного корня L , который включает в себя и количество ветвлений n , поскольку $L = \sum l$, где l — длина каждого отдельного ответвления. Относительная оценка интенсивности ветвления материнского корня невозможна без учета степени его развития (Калинин, 1983).

Из двух материнских корней одинаковой длины большая степень разветвленности будет у того из них, у которого суммарная длина больше. Отношение общей длины корня со всеми его ответвлениями к длине материнского корня характеризуется как коэффициент ветвистости K_v , который хорошо отражает изложенные выше особенности. Коэффициент ветвистости может быть определен для любого уровня порядка ветвлений. Это означает, что при его вычислении в расчет общей длины корня могут включаться корни только до определенного, заранее намеченного порядка: 3-го, 4-го, 5-го и т. д. Чем меньший порядок корней будет включен в исследование, тем более стабильно проявит себя исследуемая часть корневой системы. Однако увеличение порядка корней, включаемых в исследование, повышает ценность характеристики корней. В сравнительно молодом возрасте целесообразно вычисление K_v производить на уровне корней меньшего порядка; в старших возрастах порядок корней, включаемых в расчеты, увеличивается. Для обеспечения возможности сравнения корневых систем деревьев разного возраста следует ограничиваться уровнем порядка корней, наиболее соответствующим более молодым деревьям. Для 10-30-летних деревьев можно ограничиться корнями 3-го и 4-го порядков, 30-60-летних деревьев — 5-го и 6-го порядков, 60-90-летнего — 6-го и 7-го порядков (Калинин, 1978). Количество порядков может быть и меньшим, если ставится задача анализа коэффициента ветвистости на уровне корней соответствующего порядка (2-го, 3-го и т. д.).

В табл. 2 приведены данные, характеризующие коэффициент ветвистости скелетных горизонтальных корней подроста ели на уровне корней 4-го порядка.

Таблица 2

Интенсивность ветвления скелетных корней подроста ели на низинном болоте

Группа высот подроста	Возраст подроста, лет	Исследовано скелетных корней, шт.	Коэффициенты ветвистости												Средний коэффициент ветвистости								
			1,0	1,1-2,0	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		20,1-25,0							
1	9	15	1	3	6	3	2	Вблизи канала												2,71			
	12	25	-	4	12	5	3	1													2,95		
	18	35	-	2	5	10	6	4	2	1	2	1	1	1	1	1	5,09						
	22	45	-	2	6	13	9	6	2	2	2	1	1	1	1	1	5,28						
													На середине между каналами										
1	10	15	2	4	8	1													2,14				
2	13	25	1	6	14	2	2													2,49			
3	20	35	-	4	8	12	4	2	2	1	1	1	1	1	1	1	3,92						
4	24	45	-	3	9	14	7	5	3	2	1	1	1	1	1	1	4,22						
													Контроль										
1	15	15	4	6	5													1,39					
2	23	25	3	12	8	2													1,96				
3	28	35	1	10	13	8	2	1													2,65		
4	34	45	-	11	12	10	7	2	2	1													3,26

Из приведенных данных видно, что корневая система подроста ели, не обладая свойством глубоко проникать в почву (табл. 3), способна интенсивно разветвляться.

Исследования достаточно большого количества корней, препарированных от почвы, показали, что средний коэффициент ветвистости корней подроста ели 1-й и 2-й групп высот, произрастающего вблизи канала, составляет соответственно 2,71 и 2,95, т. е. на каждом метре скелетного корня 1-го порядка образуется соответственно 1,71 и 1,95 м ответвлений 2-го, 3-го и 4-го порядков. Подрост 3-й и 4-й групп высот, произрастающий в тех же условиях, имеет коэффициент ветвистости соответственно 5,09 и 5,28. Близкие значения среднего коэффициента ветвистости имеет подрост ели 1-й и 2-й групп высот, произрастающий на середине между каналами, соответственно 2,14 и 2,49. Средний коэффициент ветвистости подроста 3-й и 4-й групп высот гораздо ниже, чем у подроста вблизи канала, и составляет соответственно 3,92 и 4,22. Подрост ели, растущий на контроле, имеет следующие средние коэффициенты ветвистости: по группам высот с 1-й по 4-ю: 1,39, 1,96, 2,65 и 3,26.

Таблица 3

Средняя глубина проникновения, см корней подроста ели на осушаемом низинном болоте при разном удалении от каналов

Группа высот подроста	Местоположение деревьев		
	вблизи ка- нала	на середине меж- ду каналами	неосушенный участок
1	12 (7-15)	10 (6-13)	4 (2-5)
2	17 (10-22)	15 (8-19)	8 (5-10)
3	24 (18-27)	21 (14-25)	13 (9-15)
4	30 (22-33)	26 (18-29)	16 (11-19)

Примечание. В скобках даны пределы колебаний глубины проникновения корней.

Важным для понимания процесса формирования корневых систем и конечного выражения его результатов является выявление интенсивности и роли в возрастной динамике отмеченных выше двух сторон процесса корнеобразования: образования корней относительно низших порядков ветвления и образования корней более высоких порядков ветвления. От интенсивности этих видов корнеобразования зависит характер строения полностью сформировавшейся корневой системы. Если в процессе роста корневой системы будет преобладать образование корней низших порядков ветвления, то эти же группы корней будут преобладать и в общем количестве и протяженности корней. Если же корни 1-го и 2-го порядков образуются только в начальный период формирования корневой системы, то

следует ожидать, что в зрелом возрасте деревьев в строении их корневых систем будут преобладать корни высоких порядков ветвления.

Исследования показали (см.табл.1), что в динамике развития корневых систем подроста ели относительное число корней 2-го, 3-го и 4-го порядков значительно увеличивается с возрастом растений и не зависит от условий местопрорастания, но в основном преобладают корни 2-го порядка ветвления.

Таким образом, степень разветвленности корней у подроста ели одной группы высот, произрастающего в одинаковых условиях, варьирует в очень широких пределах. Подрост ели на осушаемом участке имеет корневую систему в 1,5-2,5 раза более разветвленную, чем подрост на контроле. Наибольшее количество корней у подроста на осушаемом участке имеют коэффициент ветвистости 2,1-4,0, в то время как на контроле - лишь 1,1-3,0.

В целом же осушение способствует более интенсивному ветвлению корней подроста ели как предварительной, так и последующей генераций. Это в совокупности с благоприятными почвенно-гидрологическими условиями дает возможность корневым системам подроста интенсивнее осваивать занимаемый ими объем почвы.

Библиографический список

Васильев А.Е., Воронин Н.С. и др. Ботаника: Морфология и анатомия растений: Учеб. пособие для студ. пед. ин-тов. 2-е изд., перераб. М., 1988. С. 151-172.

Калинин М.И. Моделирование лесных насаждений. Львов, 1978, 206 с.

Калинин М.И. Формирование корневой системы деревьев. М., 1983. 152 с.

Колесников В.А. Методы изучения корневой системы древесных растений. М., 1972. 152 с.

Рахтеенко И.Н. Корневые системы древесных и кустарниковых пород. М., 1952. 105 с.

Чиндяев А.С., Иматов А.Р., Матвеева М.А. Лесоводственно-мелиоративная характеристика лесоболотного стационара «Мостовое» // Опытное лесохозяйственное предприятие Уральской лесотехнической академии: Сб. информ. материалов. Екатеринбург, 1995. С. 67-80.