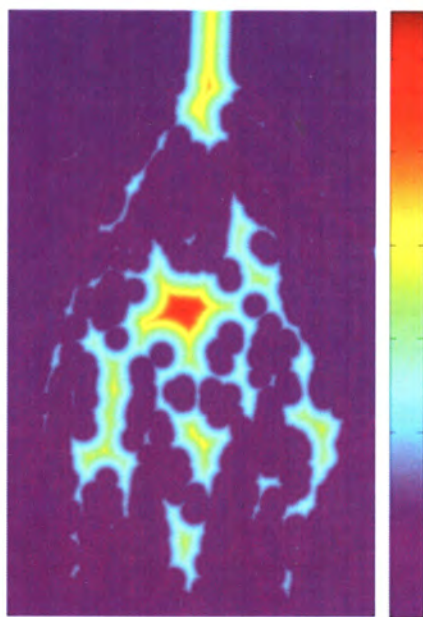
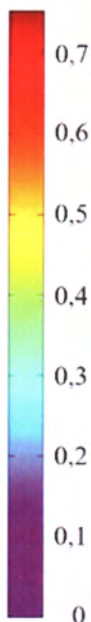
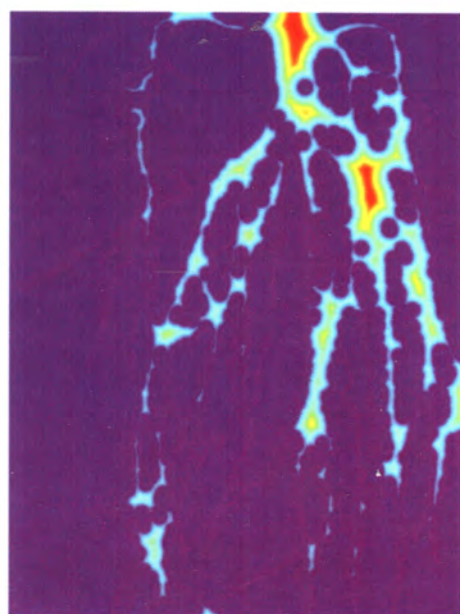


В. А. Усольцев

**Моделирование биомассы
и морфологии корней растений.
Экологические аспекты**



МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

Федеральное государственное бюджетное образовательное
учреждение высшего образования
«Уральский государственный лесотехнический университет»
(УГЛТУ)

В. А. Усольцев

**МОДЕЛИРОВАНИЕ БИОМАССЫ
И МОРФОЛОГИИ КОРНЕЙ РАСТЕНИЙ.
ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ**

Монография

Екатеринбург
УГЛТУ
2025

УДК 630.164.3.001.57

ББК 43-2в6

У76

Рецензенты:

кафедра ботаники, плодовоовощеводства и лесного хозяйства Алтайского государственного аграрного университета, профессор, д-р с.-х. наук *А. А. Маленко*;

Н. С. Иванова, д-р биол. наук, ведущий научный сотрудник Ботанического сада УрО РАН

Усольцев, Владимир Андреевич.

У76 Моделирование биомассы и морфологии корней растений. Экологические аспекты : монография / В. А. Усольцев ; Министерство науки и высшего образования Российской Федерации, Уральский государственный лесотехнический университет. – Екатеринбург : УГЛТУ, 2025. – 195 с.

ISBN 978-5-94984-953-8

При изучении биологической продуктивности лесов и разработке соответствующих нормативов наименее исследованы экологические аспекты моделирования биомассы и морфологии корней деревьев. При этом представляет интерес выявление эколого-ценотических закономерностей в соотношениях надземной и подземной биомасс, в основе которых лежат так называемые корне-лиственные функциональные связи, характеризующие рост и жизнедеятельность растений. В монографии дан перечень методических вопросов оценки биомассы скелетных и тонких корней, описаны методы идентификации тонких корней на миниризованных изображениях на основе машинного многокомпонентного обучения и сверточных нейронных сетей. Дан анализ архитектуры корневых систем, глубины их проникновения в почвогрунт и ее экологической роли. Описаны экспоненциально убывающие закономерности вертикально-фракционного распределения корней и модели двухфакторного регрессионного анализа вертикально-фракционного распределения биомассы корней. Предложены аллометрические модели для оценки биомассы корней лесообразующих родов Евразии как по диаметру ствола, так и по диаметру кроны и высоте дерева. Даны модели относительных показателей биомассы корней в климатических градиентах Евразии.

Для специалистов в области разработки и управления лесным кадастром, разработки систем лесного мониторинга и экологических программ разного уровня, а также для преподавателей, аспирантов и студентов по специальности «Лесное хозяйство».

Издается по решению редакционно-издательского совета Уральского государственного лесотехнического университета.

Иллюстрация на обложке взята из статьи (Next generation shovelomics: set up a tent and REST / T. Colombi, N. Kirchgessner, C. A. Le Marié [et al.] // Plant and Soil. 2015. Vol. 388. P. 1–20. URL: <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2379-7>)

УДК 630.164.3.001.57

ББК 43-2в6

ISBN 978-5-94984-953-8

© ФГБОУ ВО «Уральский государственный лесотехнический университет», 2025

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	5
<i>Глава 1.</i> Некоторые методические вопросы	9
1.1. Краткий перечень методов определения биомассы скелетных корней	9
1.2. Перечень методов определения биомассы и чистой первичной продукции тонких (сосущих) корней	11
<i>Глава 2.</i> Идентификация корней на миниризотронных изображениях	31
2.1. Общие положения	31
2.2. Идентификация корней на миниризотронных изображениях методом машинного многокомпонентного обучения (MIL)	39
2.3. Идентификация корней на миниризотронных изображениях на основе сверточных нейронных сетей	43
2.4. Автоматическая сегментация корней на основе улучшенной семантической платформы OCRNet	54
2.5. Сверточная нейронная сеть против ручной регистрации корней на миниризотронных изображениях	64
2.6. Преобразование данных миниизотрона в показатели биомассы корней	70
<i>Глава 3.</i> Архитектура корневых систем	76
3.1. Общие положения	76
3.2. Оценка и анализ 3D-архитектуры корневых систем деревьев	78
3.3. Оценка и анализ 3D-архитектуры корневых систем сельскохозяйственных культур	88
3.4. Архитектура корней деревьев в условиях загрязнений	97
<i>Глава 4.</i> Глубина проникновения корней деревьев и ее экологическая роль	100
4.1. Общие положения	100
4.2. Фактологические аспекты	102
4.3. Генетические аспекты	104
4.4. Водный режим	106
4.5. Химизм почвогрунтов	112
<i>Глава 5.</i> Моделирование вертикально-фракционного распределения биомассы корней	114
5.1. Экспоненциально убывающие закономерности вертикально-фракционного распределения корней	114

5.2.	О бимодальности вертикально-фракционного распределения биомассы корней	118
5.3.	Моделирование кумулятивного распределения биомассы корней по вертикальному профилю	120
5.4.	Двухфакторный регрессионный анализ вертикально- фракционного распределения биомассы корней	122
<i>Глава 6.</i>	Аллометрические модели биомассы корней	129
6.1.	Аллометрические модели для оценки биомассы корней наземными методами	129
6.2.	Аллометрические модели для оценки биомассы корней дистанционными методами	134
<i>Глава 7.</i>	Модели относительных показателей биомассы корней	137
7.1.	Взаимосвязи относительной биомассы корней с таксационными и экологическими показателями	137
7.2.	Модели относительных показателей биомассы корней в климатических градиентах Евразии	139
Заключение		143
Библиографический список		146

ВВЕДЕНИЕ

Сценарии глобального изменения климата, связанные с попытками увеличить поглощение углерода в экосистемах для снижения уровня CO_2 в атмосфере, вызвали большой интерес к обобщению данных о лесной фитомассе, особенно после того, как было высказано предположение, что леса играют важную роль в контроле глобальных накоплений и потоков углерода (Carbon pools..., 1994; Review of root dynamics..., 1996). Разрабатывается множество моделей для оценки влияния деятельности человека на запасы углерода и его потоки в крупных регионах (Aber, Federer, 1992; Landsberg, Linder, McMurtrie, 1995), но их разработке препятствует неполнота имеющихся данных по некоторым экосистемам и их компонентам (Taylor, 1993; Review of root dynamics..., 1996). Поскольку предполагается, что на продукцию корней приходится около половины ежегодного круговорота углерода в глобальных лесах (Review of root dynamics..., 1996) и около 33 % мировой чистой первичной продукции (Jackson, Mooney, Schulze, 1997), важно иметь точные оценки подземной биомассы (Process modeling..., 1990; Analysis of some direct..., 1998).

В экологии растений наименее изучены их корневые системы, несмотря на то, что корни в не меньшей степени, чем листва, определяют продукционный потенциал растения. Это связано с известной трудностью для исследователя работать в «подвалах биосферы». Методы оценки биомассы существенно различаются для скелетных и тонких (сосущих) корней (Root biomass..., 1977), несмотря на то, что четкой грани между ними не существует: она варьирует в пределах от 1 до 5 мм (рис. 1).

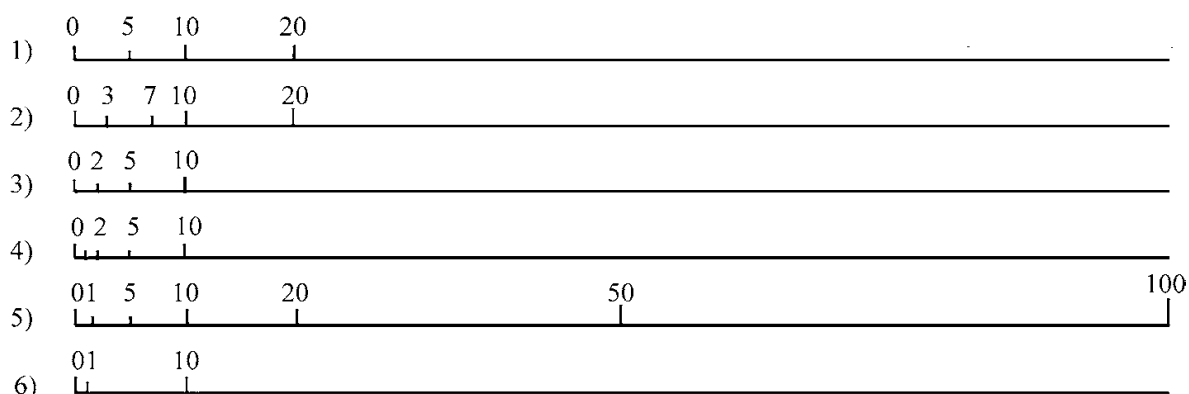


Рис. 1. Примеры различных схем деления корней по их толщине (мм), используемых при изучении биомассы корней: 1 – Harris, Goldstein, Henderson..., 1973; 2 – Аткин, 1984; 3 – Jeník, 1971, Biomass distribution..., 1981; 4 – Верзунов, 1980, Крепкий, 1987; 5 – Vyskot, 1983, Benčat, 1989; 6 – Haland, Brække, 1989

Формальному анализу распределения корней уже более 250 лет, и его истоки лежат в изучении корневых систем сельскохозяйственных культур (Hales, 1727). При этом преобладали водоструйные методы отмывки корней (Schubart, 1857), наблюдения за ростом корней на фоне стеклянной панели (Sachs, 1873) и усовершенствованные методы выкапывания корней (Weaver, 1925). Начиная с 1950-х гг., методы трассировки стали мощным инструментом для оценки функциональных зон укоренения, включая радиоизотопы, стабильные изотопы и стабильные индикаторы (A tracer technique..., 1953; Dansgaard, 1964). В последнее время значительные усовершенствования в области видеозаписи и обработки изображений привели к широкому использованию миниризотронов для изучения роста корней и их демографии *in situ* (Taylor, 1987). Несмотря на эти усовершенствования, наиболее часто используемым методом оценки биомассы остается извлечение кернов из почвы и последующее отделение корней (Böhm, 1979).

Исторически в изучении корней деревьев выделяют три этапа (Santantonio, Hermann, Overton, 1977). Почти все ранние исследования ограничивались анатомическим и морфологическим описанием корней (1-й этап) (Duhamel du Monceau, 1760; Dieskau, 1776; Willdenow, 1798; Borkhausen, 1800; Mohl, 1862; Тольский, 1904a). Постепенно исследователи сосредоточили свои усилия на изучении экологических и физиологических факторов, влияющих на рост и распространение корней (2-й этап) (Karizumi, Tsutsumi, 1958; Weller, 1965; Röhrig, 1966; Lyr, Hoffmann, 1967; Köstler, Brückner, Bibelriether, 1968; Sutton, 1969). Растущий интерес к динамике и биопродуктивности лесных экосистем выявил необходимость изучения биомассы корней как части всей экосистемы и определил 3-й этап исследований, начиная с 1940-1960-х гг. (Дзенс-Литовская, 1946; Ремезов, Быкова, 1953; Мина, 1955; Ovington, 1962; Молчанов, 1964; Hatiya, Tochiaki, Fujimori, 1966) по настоящее время (Iversen, McCormack, 2021; Global root traits (GRooT) database, 2021; Fine roots..., 2024).

Корневые системы являются составной частью лесных насаждений с точки зрения накопленной биомассы и ежегодного ее прироста. Биомасса корней составляет от 15 до 20 % от общей биомассы лесов в Соединенных Штатах (Birdsey, 1992), от 19 до 36 % от общей биомассы, согласно углеродному бюджету лесного сектора Канады (Kurz, Beukema, Apps, 1996), 49 % в зоне многолетней мерзлоты в Сибири (Above- and belowground biomass..., 1999) и на мировом уровне около 30 % от надземной биомассы (Biomass distribution..., 1981; Root distribution of trees..., 1996). Доля биомассы корней зависит от вида и экологических условий, но она также может зависеть от проводимых лесоводственных мероприятий и изменений окружающей среды. Ее важность для моделирования круговорота углерода очевидна, но включению ее в модели препятствует недостаток имеющихся данных. Сбор данных о распределении биомассы корней – очень трудоемкий процесс, включающий выкапывание, промывку, просеивание, разделение на виды и классы толщины, высушивание и взвешивание (Polomski, Kuhn, 1998).

Из-за трудностей, связанных с изучением динамики корней растений в полевых условиях, обычно получают данные о биомассе корней и их распределении в почвенном профиле (Böhm, 1979; Vogt, 1991). Такой подход уместен при изучении экосистемной роли корней в круговороте углерода в лесах, однако он не позволяет оценить влияние корней на биологическую и химическую активность почвы, или роль микоризы в продуцировании корней (Caldwell, 1979; Eissenstat, Van Rees, 1994; Van Noordwijk, 1983; Vogt, Bloomfield, 1991). Корневые системы могут также реагировать на изменения окружающей среды, увеличивая поступление экссудатов или летучих органических соединений в почву (Schwab, Menge, Leonard, 1983) или изменяя интенсивность дыхания (Lambers, Poorter, 1992; Van der Werf, Poorter, Lambers, 1994). Этот вклад корней в экосистемные углеродные пулы и потоки обычно игнорируется в полевых условиях из-за отсутствия необходимого инструментария для измерения этих процессов. Аналогичным образом из-за трудностей с отбором проб при полевых оценках подземной продукции не учитывается поступление углерода к грибковым или бактериальным симбионтам в корневых системах (Fogel, Hunt, 1983; Rygielwicz, Andersen, 1994; Mycorrhizal role..., 1982).

Отсутствие надежных датчиков, приборов и методов для полевых измерений корней сдерживает решительный и быстрый прогресс в области лесной экологии. В настоящее время доступно лишь несколько методов визуализации корней в полевых условиях, а те, что существуют, являются трудоемкими и/или ограничены в возможностях. Поскольку корневые системы растений участвуют в поглощении питательных веществ и воды, понимание их свойств, динамики и поведения важно для широкого круга дисциплин, включая лесную экологию. При разработке устойчивых методов управления экосистемными услугами, крайне важна информация о корневой системе, поскольку корни вносят основной вклад в накопление органического вещества в почве, а также играют важную роль в снижении выбросов парниковых газов за счет усиления связывания углерода в почве (Root identification..., 2020).

Наряду с опадом, корни обеспечивают основной приток органического углерода в почву (Raich, Nadelhoffer, 1989), что очень важно, поскольку подземные запасы углерода вдвое превышают наземные (Schlesinger, 1991). Характеристики корней, такие как глубина проникновения в почву, диаметр, длина и структура ветвления, влияют на динамику углерода в почве посредством взаимодействия корней с почвой и разложения органического вещества. Исследования в области взаимодействия корней с почвой охватывают различные научные области, включая агрономию, экологию, почвоведение и физиологию растений. Однако необходимы дополнительные исследования, чтобы понять сложные взаимодействия между корнями, почвенной биотой и органическим веществом почвы в изменяющихся условиях окружающей среды (Srivastava, Yetgin, 2024).

Несмотря на долгую историю исследований по распределению биомассы корней, понимание закономерностей их распределения и подземных процессов в целом остается недостаточным. Пробелы в знаниях включают распределение корней, их продукцию, демографию, участие в почвенных процессах, поддержание разнообразия почвенных организмов и их роль в экосистемных процессах (Jackson, Caldwell, 1993). Во многих нелесных экосистемах доля растительной биомассы, содержащейся в почве, превышает 80 % от общей биомассы растений. Даже если учитывать только леса, подземная первичная продукция корней часто составляет 60...80 % от общей чистой первичной продукции (Annual carbon budget..., 1980). Тонкие корни обеспечивают большую часть подземной продукции, а продолжительность их жизни колеблется от нескольких недель до нескольких лет в зависимости от вида и условий окружающей среды (Vogt, Bloomfield, 1991; Hendrick, Pregitzer, 1993). Крупные корни живут гораздо дольше, в некоторых случаях они имеют возраст самого растения (Vogt, Bloomfield, 1991).

Глава 1

НЕКОТОРЫЕ МЕТОДИЧЕСКИЕ ВОПРОСЫ

Детальный анализ прямых методов определения биомассы скелетных корней, а также тонких корней и их массооборота, был выполнен ранее (Усольцев, 2007, 2018). Поэтому здесь ограничимся кратким анализом методов определения биомассы скелетных корней, а в раздел методов определения биомассы и чистой первичной продукции тонких (сосущих) корней включены материалы, не вошедшие в ранее опубликованные обзоры (Усольцев, 2007, 2018).

1.1. Краткий перечень методов определения биомассы скелетных корней

1. Метод прямой раскопки корневой системы дерева

Метод имеет давнюю историю, начиная с XVIII (Duhamel du Monceau, 1760; Dieskau, 1776; Willdenow, 1798) и XIX (Borkhausen, 1800; König, 1820; Loudon, 1823; Agardh, 1832; Treviranus, 1838; Dove, 1846; Mohl, 1862; Resa, 1878) вв., и затем исследования с применением метода раскопок стали применяться все более активно (Тольский, 1904а, б; Whittaker, Marks, 1975; Ker, Raalte, 1981; Fogel, 1983; Лыхмус, Оя, 1983; Калинин, 1991; Le Goff, Ottorini, 2001; Growth and carbon stocks..., 2002).

Поскольку тонкие корни и часть скелетных корней при их раскопке не подлежат учету (теряются), для их оценки применяются расчетные методы (Whittaker, Woodwell, 1971; Whittaker, Marks, 1975; Santantonio, Hermann, Overton, 1977). *Метод простой регрессии* состоит в том, что измеряются диаметры и количество окончаний сломанных корней и одновременно – диаметры и масса интактных корней, рассчитываются взаимосвязи последних и по рассчитанным зависимостям определяют массу не извлеченных корней по их базальным диаметрам (Whittaker, Woodwell, 1968; Protocol for sampling..., 2002). *Метод совмещенных регрессий* предусматривает оценку массы корней, дифференцированных по их крупности. Вначале находится зависимость суммарной массы всех корней от их базальных диаметров по интактным фрагментам корневой системы, затем – зависимости относительных масс крупных и мелких корней от диаметров и, наконец, по полученным зависимостям на интактных корнях оценивается масса оставшихся в почве корней по диаметрам их корневых окончаний (Le Goff,

Ottorini, 2001). Наконец, *метод фрактальной модели* применяется на скальных породах и описывает ветвящуюся структуру корней по принципу самоподобия с разделением на соподчиненные подсистемы, повторяющие общую схему в последовательно уменьшающихся масштабах (Mandelbrot, 1983; Barnsley, 1988; Peitgen, Saupe, 1988; Zeide, 1991; *Peltophorum pterocarpa – a tree...*, 1991; Van Noordwijk, Spek, de Willigen, 1994; *Root distribution...*, 1996; Spek, van Noordwijk, 1994; Eshel, 1998; *Protocol for sampling...*, 2002; Salas, Ozier-Lafontaine, Nygren, 2004; Усольцев, 2007).

2. Метод раскопки с 2-стадийной оценкой массы корней

На первой стадии корневая система выкапывается на некоторой площади, например, ограниченной проекцией кроны, и делится на комель, стержневой корень и боковые корни, которые взвешиваются. На второй стадии путем взятия почвенных кернов учитывается масса периферийных корней, выходящих за пределы проекции кроны (Newbold, 1967; Саурина, Каменецкая, 1969; *Allometric relationships...*, 2000; *Protocol for sampling...*, 2002). Кроме 2-стадийной процедуры, применяются ее модификации, в частности, 3-стадийная схема оценки массы корней (*Protocol for sampling...*, 2002).

3. Электрометрический метод (Якушев, 1972, 1988)

Метод основан на разной электропроводности тканей растений и почвы. Прибор для определения массы корней состоит из микроамперметра, включенного в цепь между основанием дерева и тремя электродами заземления. У соседнего дерева берутся отрезки корней, измеряется их масса, путем замера их проводимости выполняется калибровка, и ее результаты экстраполируются на показание микроамперметра для всей корневой системы. В отличие от метода раскопок, электрометрический метод дает возможность получать массовые данные о биомассе корней. Проверка метода была выполнена путем раскопки, отмывки и взвешивания корней среднего дерева в древостое на глубину их проникновения на площади среднего дерева, определяемой путем деления площади пробы на число деревьев. Случайная ошибка составила 4,8 %, смещение + 0,07 % (Усольцев, Крепкий, 1984). Столь высокая точность оценки массы корней дерева электрометрическим методом обусловлена тем, что при сплошном перекрытии корней в сомкнутых древостоях масса корней, выходящая за пределы траншеи, равна массе корней, проникающих в пространство траншеи от соседних деревьев. Недостаток метода состоит в невозможности вычленения массы сосущих корней из общей массы, но главное – в возможности завышения оценок за счет срастания корней. Впрочем, при срастании показание прибора может в 1,5...2 раза превысить ожидаемое значение, и такие деревья просто не включаются в расчет.

1.2. Перечень методов определения биомассы и чистой первичной продукции тонких (сосущих) корней

Значительную роль в функционировании корневой системы растений играют тонкие корни диаметром менее 1...2 мм (Böhm, 1979; Zeng, Birchfield, Wells, 2008). В некоторых публикациях в категорию тонких корней включают корни диаметром менее 0,5 мм (Assessing the patterns..., 2006) или 2 мм (Stand age..., 2008). Тонкие корни играют важную роль в усвоении воды и питательных веществ, выделении корневого экссудата, обмене минеральными веществами и органическими соединениями между растениями и ризосферой, а также в формировании микоризы. Поглощение воды корнями также является важным аспектом существования растения. Некоторые исследователи утверждают, что корни разного возраста и в разных местопроизрастаниях анатомически и физиологически разнообразны (Kosola, Eissenstat, Grahm, 1995; Majdi, 1996; Relationships among root..., 1997; Estimating age-dependent costs..., 2001; Persson, Ahlströmm, 2002). Способность тонких корней поглощать воду в единице объема почвы зависит от их количества, длины, площади поверхности и объема, количества и длины корневых волосков (Eissenstat, 1992; Eissenstat, Wells, Wang, 2001; Craine, 2006; Sas Paszt, Żurawicz, 2006; Sas Paszt, Głuszek, 2007a, b). Тонкие корни также участвуют в хранении органических и питательных веществ. Продолжительность их жизни оказывает значительное влияние на рост растений и урожайность семян, на круговорот углерода и циркуляцию других питательных веществ в экосистемах, а также на конкурентные отношения между различными видами почвенных организмов (Estimating age-dependent costs..., 2001). Система тонких корней обеспечивает почву в 4...5 раз большим количеством органического углерода, чем разлагающиеся остатки надземных частей растений, в частности листьев (Lehmann, Zech, 1998). Паразитические микроорганизмы в ризосфере способствуют выделению из тонких корней в почву минеральных и органических компонентов, которые затем используются сапротрофными организмами. Тонкие корни, благодаря своей высокой метаболической активности, также оказывают значительное влияние на процессы, происходящие в ризосфере, и на обитающие там организмы, особенно на бактерии и грибы, среди которых существенную роль играют микоризные грибы (Eissenstat, Wells, Wang, 2001).

В одной из последних публикаций с использованием глобальной базы данных по некоторым признакам (характеристикам) тонких корней, охватывающей 1115 видов, были отобраны виды, у которых диаметр тонких корней составляет менее 2 мм согласно наиболее распространенной градации в упомянутой базе данных (Freschet, Roumet, 2017). Фактическое варьирование диаметров тонких корней в анализируемой выборке было в диапазоне от 0,14 до 0,55 мм. Далее была показана отрицательная связь диаметра кор-

ней с континентальностью климата на уровне значимости $t = -1,94$ и положительная связь со степенью светообеспечения на уровне значимости $t = 2,63$ (Fort, Freschet, 2020). Правда, остается неизвестным, вызваны ли названные связи упомянутыми независимыми переменными или расстоянием точки замера диаметра от апекса корня.

В литературе не существует единого мнения о способах отбора проб и расчета биомассы тонких корней и их чистой первичной продукции (ЧПП). Большая часть разногласий по поводу оценки динамики биомассы тонких корней связана с неопределенностью оценок их продукции и массооборота, а также влияния на них различных абиотических факторов (Biomass distribution..., 1981; Bias and random errors..., 1984; Fine root turnover..., 1985; Overestimation of net..., 1986; Gower, Vogt, Grier, 1992; Milchunas, Lauenroth, 1992; Publicover, Vogt, 1993).

Одна из причин разногласий при оценке продукции тонких корней и их массооборота в лесах заключается в том, что деревья сильно различаются по характеру поступления ассимилятов в тонкие корни (варьируя от 4 до 69 % от общего годовичного количества), что, следовательно, может существенно влиять на продукционный процесс на уровне экосистемы (Review of root dynamics..., 1996). Показатели продукции и массооборота корней очень чувствительны к изменению условий произрастания, что является основным способом реагирования растений на изменение окружающей среды (Carbon and nitrogen..., 1990; Gower, Vogt, Grier, 1992; Production and carbon..., 1994; Eissenstat, Van Rees, 1994; Root distribution..., 1995). Высокая трудоемкость большинства методов измерения биомассы корней и, соответственно, малочисленность исследований, посвященных одновременному измерению и сравнению различных методов, является одной из причин методических разногласий (Vogt, Vogt, Bloomfield, 1998).

Поскольку корни составляют «скрытую половину» большинства наземных экосистем (Waisel, Eshel, Kafkafi, 1991), разработка методик отбора проб была ограничена невозможностью визуально отслеживать динамику всей корневой системы растения. Исследователям приходится применять методики отбора проб, не имея предварительной информации о закономерностях распределения корней, фенологии и сезонной динамике их роста, а также о реакции биомассы корней и их морфологических характеристик на абиотическую среду и изменение условий роста (Vogt, Vogt, Bloomfield, 1998).

Для изучения фитомассы тонких корней в полевых условиях использовалось множество различных подходов, причем некоторые методы использовались чаще, чем другие. Однако ни один из методов не был признан универсально лучшим. Различают прямые и косвенные методы оценки биомассы тонких корней. Методы прямой оценки биомассы тонких корней включают в себя последовательный отбор проб из почвы, метод кернов вращающегося и метод миниризотронов. Поскольку при этом оценивается

не только наличная биомасса тонких корней, но и их сезонный массооборот, то эти методы предполагают возможность оценки одновременно и биомассы, и ее ЧПП (Усольцев, 2007, 2018).

Факторы, которые необходимо учитывать при разработке протоколов отбора проб

К. Фогт с соавторами (Vogt, Vogt, Bloomfield, 1998) пишут о наличии нескольких факторов, которые необходимо учитывать при разработке протоколов отбора проб корней для полевых работ, а именно: (1) свести к минимуму повреждение среды на участке, вызванное отбором проб (например, крупные монолиты и выкапывание корней нарушают значительную часть исследуемого участка, что недопустимо, если за исследуемым участком будет вестись наблюдение в течение длительного времени); (2) попытаться собрать данные о неповрежденных корнях, прежде чем производить отбор проб с разрушением корней (Image analysis..., 1987; Methodological considerations..., 1989); (3) согласовать отбор проб в полевых условиях с фенологией растения, чтобы можно было определить пики и спады роста корней (тем самым снизить интенсивность отбора проб в течение этих периодов) (Overestimation of net..., 1986); (4) для определения сезонной и межгодовой изменчивости активности корней производить выборку в более длительных временных масштабах вследствие высокой межгодовой изменчивости динамики корней (Santantonio, Hermann, 1985); (5) использовать функциональные критерии (т. е. не только структурные категории корней или произвольную классификацию диаметра корней) для классификации корней во время лабораторной обработки или в рамках визуального мониторинга корней на стеклянных поверхностях окон в траншеях (Vogt, 1991) и (6) определять пространственную неоднородность участка вместо попыток гомогенизировать выборку.

При выборе подходящей технологии отбора проб учитывают физические ограничения почвенной среды. Потенциальное наличие функциональных корней на большой глубине (Freckman, Virginia, 1989; Stone, Kalisz, 1991; The role of deep roots..., 1994; A global analysis..., 1996) может вызвать проблемы при непосредственном применении любого из методов оценки биомассы корней. Поскольку физические факторы почвы могут изменять количество, плотность, структуру ветвления, классы диаметров, глубину укоренения и долговечность корней (Barber, 1984; Rendig, Taylor, 1989), они косвенно влияют на протоколы отбора проб. В лесных экосистемах высокое содержание камней, наличие твердых или непроницаемых подстилающих горизонтов могут механически препятствовать росту корней или влиять на них, а также затруднять или делать невозможным извлечение кернов или выкапывание корней (Ruark, Mader, Tattar, 1982).

При использовании каждого метода получения данных о корнях имеют в виду, что распределение корней сильно варьирует и ограничено пространственной изменчивостью на микроучастке, обусловленной почвенной средой или различными видами растений, произрастающими на участке (Roy, Singh, 1995; Roots, nutrients..., 1995). Если окружающая среда очень неоднородна, интенсивность отбора проб должна быть увеличена, чтобы обеспечить достаточный отбор проб на участке для получения точного среднего значения по участку. Иногда возникает необходимость в специальном отборе проб различных субстратов (например, крупных древесных остатков, минеральной почвы и т. д.) отдельно на каждом участке. Интенсивность отбора проб назначается таким образом, чтобы (1) точно определить среднее значение для участка при использовании метода последовательного отбора проб или метода отбора проб для кернов вращающегося и (2) в достаточной степени контролировать репрезентативную площадь поверхности почвенных горизонтов в окнах наблюдения за корнями ризотрона и при наблюдениях с использованием миниризотрона (Vogt, Vogt, Bloomfield, 1998).

При попытке определить функциональные и структурные взаимосвязи корней растений в полевых условиях их срастание у нескольких деревьев может вызвать проблемы в понимании динамики питательных веществ и углерода в тонких корнях на уровне экосистемы. Например, срастание корней между одними и теми же видами деревьев или даже между разными видами является довольно распространенным явлением, и через них может происходить передача тех или иных веществ (Bormann, Graham, 1958; Graham, Bormann, 1966; Belowground responses..., 1993). При значительном удалении от основания ствола дерева практически невозможно определить, к какому дереву относятся те или иные корни (Stone, Kalisz, 1991). Имеются факты удаления корня *Tamarix aphylla* на 37 м от растения (Waisel, 1972). Это означает, что при обработке удобрениями необходимо обеспечить, чтобы вся корневая система находилась в зоне обработки, иначе поглощение питательных веществ может происходить за пределами этой зоны.

Разработка схемы отбора проб, учитывающей обширное и неравномерное распространение корней (Morphology of the structural root..., 1988; Roy, Singh, 1995), а также на богатых питательными веществами микроповышениях (John, Coleman, Reid, 1983; Eissenstat, Caldwell, 1988; Friend, Eide, Hinckley, 1990), является одной из наиболее трудоемких. Для определения протяженности корней в различных экосистемах проводят выемку всей корневой системы дерева, но это может потребовать значительных затрат времени (Persson, 1996).

Поскольку во многих исследованиях проявлен интерес к изменениям в фракциях живых корней и образованию тонких корней, при исследовании корней также разделяют их по классам жизнеспособности (Vogt, Vogt, Bloomfield, 1998). Из-за невозможности постоянного мониторинга в поле-

вых условиях изменений в биомассе живых тонких корней, для количественной оценки становятся важными изменения в биомассе отмерших тонких корней (Santantonio, Grace, 1987). Классы жизнеспособности тонких корней были разработаны с использованием различных визуальных, механических и химических методов (McQueen, 1968; Joslin, Henderson, 1984; Ruark, Bockheim, 1987; Root turnover..., 1988; Vogt, 1991). Корни обычно визуально разделяются на живые и мертвые категории на основе критериев, основанных на прочности самого корня на растяжение и цвете его тканей. Однако некоторые тонкие корни бывает трудно классифицировать как живые или мертвые с помощью визуальных критериев, поэтому некоторые исследователи разработали третью категорию для корней, которые не являются явно живыми или мертвыми, но находятся на определенной стадии старения (Gholz, Hendry, Cropper, 1986; Clemensson-Lindell, Persson, 1995). Чтобы снять ограничение, связанное с визуальным разделением корней, была предложена серия химических анализов (Joslin, Henderson, 1984; Clemensson-Lindell, 1994).

Для оценки соотношения живых и мертвых тканей в древесине дуба был использован хлорид трифенилтетразолия (Joslin, Henderson 1984). Этот метод довольно успешно работает на полупрозрачных корнях, поскольку процесс экстракции не приводит к окрашиванию, которое может затруднить спектрофотометрический анализ. Был использован также хлорид трифенилтетразолия в сочетании с тремя классами жизнеспособности, основанными на морфологии, т. е. степени суберизации тонких корней (Clemensson-Lindell, 1994; Clemensson-Lindell, Persson, 1995). Было показано, что классы жизнеспособности, основанные на морфологических показателях, не совпадают с классами, полученными при экстракции хлоридом трифенилтетразолия: этот ферментный метод позволял различать только явно живые и явно мертвые корни. Кроме того, воздействие на дерево путем изменения содержания в нем азота также отражалось на изменениях уровня ферментов. Тем самым экологический стресс изменял соотношение между жизнеспособностью корней и активностью ферментов (Clemensson-Lindell, 1994).

Последовательное взятие почвенных кернов

Наиболее распространенным подходом к определению биомассы корней и ЧПП в полевых условиях является метод последовательного отбора почвенных кернов (Vogt, 1991), успешно применяемый также для оценки биомассы и продуктивности микоризы (Mycorrhizal role..., 1982; Fogel, Hunt, 1983). Поскольку среднее значение биомассы тонких корней обычно получается путем суммирования всех данных отбора проб в течение года, средние значения биомассы тонких корней в меньшей степени варьируют в течение года, и при получении этого значения возникает меньше ошибок, чем при измерении ЧПП корней. Поскольку биомасса тонких корней составляет менее 5 % общей биомассы дерева, на уровне экосистемы ошибки в оценке

этого показателя, по-видимому, незначительно влияют на погрешность анализа (Review of root..., 1996).

Для анализа данных, полученных при последовательном отборе кернов из почвы, использовалось несколько различных подходов. Из трех методов, использовавшихся для оценки ЧПП тонких корней, наиболее часто применявшимся подходом было использование различий в биомассе между максимальным и минимальным ее значениями для тонких корней, измеренными в течение года. Этот *первый подход* рекомендуют использовать только в случаях, когда регистрируются значительные перепады между максимумом и минимумом значений (Overestimation of net..., 1986). *Второй подход*, называемый методом матрицы принятия решений (матрицы выбора) (Santantonio, Grace, 1987), включает изменения в биомассе живых и мертвых корней и потери биомассы мертвых корней в результате разложения. Этот подход был успешным потому, что рост корней, отмирание и разложение не происходят независимо друг от друга. Однако он нечасто использовался, поскольку требует одновременного определения коэффициента разложения корней в течение года, что было трудно получать, а также потенциально могло привести к увеличению ошибок в расчетах. *Третий подход* предполагает суммирование всех положительных различий в биомассе корней между каждой последовательностью дат отбора проб (Persson, 1978). При таком подходе все данные корректировались на предмет завышения путем вычитания поправочного коэффициента, определяемого по разности между оценочными и ожидаемыми значениями, полученными в результате генерации чисто стохастических переменных (Persson, 1978).

При оценке ЧПП тонких корней путем взятия последовательных почвенных кернов хорошие результаты дает метод матрицы принятия решений (или матрицы выбора). Однако объем и тип данных, требуемых для такого анализа, приводят к тому, что обычно используется подход минимума-максимума, что занижает ЧПП корней. Если используется метод раздельного отбора корней, то для оценки ЧПП тонких корней (*NPPr*) рекомендуется использовать следующее уравнение (Santantonio, Grace, 1987; Methodological considerations..., 1989):

$$NPPr = \Delta B + \Delta M + \Delta D, \quad (1)$$

где ΔB (B – биомасса) – статистически значимое изменение биомассы живых тонких корней между моментами времени 1 и 2;

ΔM (M – смертность) – статистически значимое изменение биомассы мертвых корней между моментами времени 1 и 2;

ΔD (D – разложение) – это оценка разложения корней между моментом времени 1 и 2 (Methodological considerations..., 1989).

Если суммировать незначительные положительные приросты биомассы живых корней, вызванные случайными колебаниями, то это может

привести к завышению продукции корней (Kurz, Kimmins, 1987), и тогда приходится вносить поправку на это завышение (Persson, 1978). При расчете ЧПП рекомендуют использовать статистически значимые приращения (Overestimation of net..., 1986), даже если это невозможно в случаях отсутствия характерных пиков роста тонких корней. Если на участке нет статистически значимых изменений в биомассе корней между датами отбора проб, как это было зафиксировано в лесах штата Висконсин (Fine roots..., 1985), метод последовательного отбора кернов нельзя назвать наилучшим и рекомендовать его для использования. В таких случаях важно разделить корни на различные классы жизнеспособности с помощью последовательного отбора проб (Clemensson-Lindell, Persson, 1995) и сочетать последовательный отбор проб с методом миниризотрона для выявления пиков роста корней. Незначительных изменений в биомассе корней следует ожидать в экосистемах, где рост растений происходит асинхронно, например, на некоторых лугах, где доминирование видов меняется в течение вегетационного периода (Overestimation of net..., 1986). Поскольку уравнение (1) не учитывает экссудацию и потери углерода при дыхании, оно занижает величину общего переноса углерода в корни (Schwab, Menge, Leonard, 1983; Lambers, Poorter, 1992). Величина переноса углерода к корням также варьирует в зависимости от вида микоризных грибов, которые колонизируют корни, и от уровня питательных веществ на участке, что влияет на количество потерь углерода на дыхание (Rygiewicz, Andersen 1994; Respiration as dependent..., 1994). В этой связи вместо уравнения (1) рекомендуется следующее:

$$NPP_r = \Delta B + \Delta M + \Delta D + E + R + M_{yc}, \quad (2)$$

где E – потери углерода в виде экссудации;

R – потери углерода на дыхание;

M_{yc} – распределение углерода в ткани микоризы (Vogt, Vogt, Bloomfield, 1998).

Для оценки ЧПП с использованием уравнения (2) требуются данные о живой и мертвой биомассе тонких корней на каждый момент отбора проб, а также оценка разложения корней в течение этих временных интервалов. Поскольку рост корней, отмирание и разложение могут происходить одновременно (Santantonio, Grace, 1987), важно знать все возможные изменения каждого из компонентов. Например, даже если измерения показали одно и то же значение биомассы живых корней в двух интервалах времени, невозможно определить, измеряется ли один и тот же запас живых корней или был цикл отмирания и роста, из-за которого он выглядит неизменным. Кроме того, важно знать скорость исчезновения мертвых корней (измеряемую скоростью разложения), поскольку тонкие корни теряются из пула мертвых корней из-за разложения, но новые мертвые корни добавляются

в пул мертвых корней в течение того же интервала времени (Vogt, Vogt, Bloomfiel, 1998).

При использовании имитационного моделирования было установлено, что на точность первичного образования тонких корней в наибольшей степени влияет скорость их распада (Publicover, Vogt, 1993). Если скорость перемещения в пул мертвых корней и из него одинакова, это будет выглядеть так, как будто никаких изменений в мертвых корнях не произошло. Точно по тем же причинам не рекомендуют получать общие (живые + мертвые, не разделенные на классы жизнеспособности) данные о тонких корнях в качестве конечной цели сбора данных. Соотношение биомассы живых и отмерших корней может значительно колебаться в течение интервала между отборами проб, но это не проявляется в виде какого-либо существенного изменения общего значения, поскольку оба компонента уравнивают друг друга в связи с разложением корней для получения неизменной общей биомассы (Bias and random errors..., 1984; Overestimation of net..., 1986). Фактическая концентрация крахмала и сезонные колебания содержания крахмала также влияют на оценку биомассы корней, особенно в тех случаях, когда крахмал составляет до 30 % массы корней в сухом состоянии (Ericsson, Persson, 1980) и может уменьшаться до 1 % в зависимости от времени года (Estimating Douglas-fir..., 1985).

Было высказано предположение, что при подсчете чистой продукции корней на основе последовательного отбора проб почвенных кернов могут возникать существенные завышения (Bias and random errors..., 1984). К. Фогт с соавторами (Overestimation of net..., 1986) считают, что некоторые из методологических проблем, на которые указали названные авторы, являются обоснованными и должны учитываться в исследованиях продуктивности корней. Однако К. Фогт с соавторами высказали оговорки относительно общих выводов, сделанных в их статье (Bias and random errors..., 1984), и имитационной модели, которую они использовали, в частности в отношении типичности ошибок для всех экосистем. Модель Сингха с соавторами (Bias and random errors..., 1984) по росту корней является лишь одной из многих различных моделей, которые могут иметь место. Модели роста корней из других экосистем не обязательно приведут к проблемам, которые они обнаружили. Протоколы отбора проб корней и окончательный расчет их чистой продукции должны быть адаптированы для отдельных экосистем; один метод не рекомендуют использовать во всех экосистемах (Overestimation of net..., 1986).

По мнению К. Фогт с соавторами (Overestimation of net..., 1986), Сингх с соавторами преувеличили потенциальные проблемы, возникающие при оценке чистой продукции корней, (1) пренебрегая применением статистических процедур к оценкам продукции корней; (2) выбирая пример, который минимизирует отношение сигнал/шум; и (3) выбирая частоты и время

выборки без учета фенологических закономерностей. Кроме того, их модель, по-видимому, неадекватно имитировала полевые данные. Цель статьи, опубликованной Сингхом с соавторами (Bias and random errors..., 1984), по мнению К. Фогт с соавторами (Overestimation of net..., 1986), состояла в том, чтобы указать на необходимость критического обзора основных методов отбора проб и их применения в исследованиях продукции корней. В частности, их модель предполагала наличие проблем, с которыми можно столкнуться в экосистемах, не имеющих отчетливых пиков роста корней. Это важные моменты, которые следует учитывать при разработке схем отбора проб. В таких случаях последовательное извлечение почвенных кернов может оказаться не лучшим методом определения чистой продукции корней, если только корни не могут быть разделены по видам и на живые, и мертвые категории. Однако, прежде чем поднимать широкие вопросы о достоверности собранных на местах данных о корнях и предполагать, что существуют серьезные ошибки во всех оценках подземной чистой продукции, К. Фогт с соавторами предостерегают исследователей от возможных проблем при работе с имитационными моделями по оценке продукции корней. Когда предубеждения включаются в модели, они отражаются на выходных данных и приводят к неправильной интерпретации этих выходных данных (Overestimation of net..., 1986).

Одна из проблем, которую приходится решать при использовании всех методов оценки тонких корней, но которая особенно актуальна для метода последовательного извлечения почвенных кернов, заключается в неизвестности того, приводит ли метод к завышению или занижению оценок (Persson, 1978; Bias and random errors..., 1984; Overestimation of net..., 1986; Santantonio, Grace, 1987; Kurz, Kimmins, 1987; Publicover, Vogt, 1993). Ранее предполагалось, что все оценки продукции корней были заниженными, поскольку не учитывались другие потери углерода из корней (экссудация, дыхание или отмирание корней), а также не учитывался рост корней между периодами отбора проб. Кроме того, периоды роста, отмирания и разложения тканей корней происходили между двумя периодами отбора проб, что способствовало недооценке ЧПП корней (Santantonio, Grace, 1987). Есть и противоположное мнение (Sala, Biondini, Lauenroth, 1988), что подземная ЧПП всегда переоценивается из-за ошибок отбора проб, которые накапливаются по мере увеличения частоты отбора проб в течение года.

Из-за сложности проведения эксперимента, который позволил бы исследователю изучить источники ошибок в оценках ЧПП корней, большинство опубликованных анализов ошибок в расчетах были основаны не на фактических измерениях, а на эмпирических моделях и результатах компьютерного моделирования (Bias and random errors..., 1984; Kurz, Kimmins, 1987; Publicover, Vogt, 1993). Очевидно, что если для оценки роста корней суммировать незначительные различия между датами отбора проб, то про-

дукция тонких корней будет завышена, поскольку при суммировании различий между датами отбора проб будут накапливаться случайные ошибки и погрешности. Также очевидно, что использование существенных различий между датами отбора проб только с учетом изменений в живых корнях приведет к занижению продукции, поскольку изменения в запасах живых и мертвых корней и потери при разложении происходят в период между датами отбора проб и не учитываются. И никакие другие потери углерода (например, при дыхании, экссудации) из тканей корней также не учитываются при расчетах (Vogt, Vogt, Bloomfield, 1998).

Если на участке наблюдаются различные периоды максимума и минимума биомассы корней, важно, чтобы частота и интенсивность отбора проб в течение этих периодов была достаточной, чтобы обеспечить сбор данных, отражающих эти пики, а не переходные периоды между ними. Оценки продукции, полученные на основе почвенных кернов, отобранных в течение промежутка между периодами минимальной и максимальной биомассы корней, будут заниженными. Измерение должно быть запланировано на соответствующие временные периоды в течение годового цикла роста, чтобы можно было зафиксировать все существенные изменения в росте тонких корней и их отмирании. Поскольку сроки значительного увеличения биомассы корней могут варьировать от года к году (Keyes, Grier, 1981; Santantonio, Hermann, 1985), при планировании времени отбора проб рекомендуют иметь в виду, что циклы роста корней могут смещаться из года в год на 1...2 месяца (Vogt, Vogt, Bloomfield, 1998).

В литературе имеется информация о сезонных циклах роста корней и побегов у различных видов вечнозеленых и листопадных растений (Lyr, Hoffman, 1967; Keyes, Grier, 1981; Vogt, Grier, Vogt, 1986). Этот вид информации может быть полезен для выявления периодов минимального и максимального роста корней, особенно если исследователи не могут отслеживать фенологию корней на участке до отбора последовательных проб. Для некоторых экосистем были выявлены общие закономерности изменения биомассы корней. Например, у лиственных деревьев умеренного климата пик корневой биомассы обычно приходится на весенний период перед началом роста побегов, при этом максимальный рост корней часто приходится на июнь или июль и снижается к августу или сентябрю (Lyr, Hoffman, 1967). Прекращение роста корней в середине лета часто связано с воздействием засух и высоких температур или с тем, что в это время года побеги лучше усваивают углеводы (Mooney, 1972; Waring, Schlesinger, 1985).

Наиболее серьезный недостаток метода последовательного извлечения кернов состоит в том, что (1) он требует больших затрат времени и труда, а также финансовых затрат, связанных с очисткой и сортировкой корней, и (2) существует проблема определения наилучшего способа прогнозирования формирования тонких корней после обработки кернов (Bias and random errors..., 1984; Overestimation of net..., 1986; Kurz, Kimmins, 1987; Publicover,

Vogt, 1993). Ошибки могут возникнуть даже в процессе принятия решения о том, следует ли разделять корни на живые и мертвые фракции (Joslin, Henderson, 1984; Clemensson-Lindell, 1994; Clemensson-Lindell, Persson, 1995). Практически невозможно визуально идентифицировать корни, состоящие в процессе старения, что вносит неоднозначность при классификации корней по классам жизнеспособности (Vogt, Bloomfield, 1991). Из-за методологических проблем данные о разложении корней получить довольно трудно (Vogt, 1991). Корни можно исследовать под микроскопом и с использованием красителей, но это возможно только при небольшом их количестве, в противном случае процесс сортировки замедляется до такой степени, что выполнение такого рода работ становится непрактичным (Vogt, Vogt, Bloomfield, 1998).

Метод кернов вращаения

Метод кернов вращаения – это метод, при котором нетронутый почвенный керн, извлеченный из земли, заменяется эквивалентным объемом почвы, свободной от корней (Vogt, 1991). Почва, очищенная от корней, засыпается обратно в скважину. Она предварительно помещается в рукав с сетчатыми отверстиями, который можно использовать для извлечения корней по истечении некоторого времени. Последующий рост корней в этой скважине используется для оценки продукции корней в полевых условиях (Vogt, Vogt, Bloomfield, 1998).

Этот метод был предложен в 1980 г. (Flower-Ellis, Persson, 1980) и применялся как к сельскохозяйственным культурам, так и к лесным экосистемам. Керны вращаения очень эффективны при изучении экосистем, где рост корней происходит быстро (например, во влажных тропиках). В качестве инструмента можно использовать анализаторы вращаения для получения данных: (1) об относительных скоростях роста корней в различных средах, (2) о влиянии различных элементов питания (например, с добавлением P, Ca или N), микроэлементов или симбиотических микроорганизмов на рост корней (3) при определении роли патогенов или токсичных микроэлементов (например, Al) на участках путем взаимной пересадки здоровой и пораженной почвы в экспериментах (Cuevas, Medina, 1983; Fabiao, Persson, Steen, 1985; Adams, Hutchinson, 1992). В некоторых экосистемах применение кернов вращаения является чрезвычайно полезным инструментом при сравнении роста корней на разных участках или между опытными повторностями. В частности, керны вращаения были использованы при изучении взаимосвязей между доступностью питательных веществ, разложением органических веществ и продукцией корней в тропических лесах Венесуэлы (Cuevas, Medina, 1983).

Понимание фенологии корней так же важно при использовании кернов вращаения, как и при методе последовательного извлечения почвенных

кернов, поскольку керны должны быть в почве достаточно долго, чтобы попасть на активные периоды роста корней и обеспечить достаточное количество выросших в керны корней. В этом случае может быть очень полезным использование мини- или ризотронов для определения фенологических особенностей корней. Фенологические данные могут быть использованы для определения времени постановки и извлечения кернов вращающегося в свободное от корней пространство (Vogt, Vogt, Bloomfield, 1998).

Оценки корней на экосистемном уровне основаны на их ЧПП на данной площади за некоторый период времени (обычно за один год). При использовании кернов вращающегося важно определить, с какого периода времени начинать измерение роста корней; в полевых условиях нулевое время обычно устанавливается при постановке кернов вращающегося. Рост корней, который происходит в этом керне за определенный период времени, затем экстраполируется на показатель ЧПП корней. Если в некоторых экосистемах требуется почти год, чтобы корни хотя бы начали прорасти в почвенный керн, то время установки керна не может быть использовано в качестве начала годового цикла для оценки образования тонких корней. Например, в бореальных и умеренных хвойных лесах темпы роста корней могут быть очень медленными: в насаждении дугласии в шт. Вашингтон колонизация кернов корнями началась только через 6...9 месяцев после их установки, и понадобился год, прежде чем корни были зафиксированы в окне ризотрона в пихтовом насаждении в том же штате (Keyes, 1982; Vogt, 1991). Эта задержка во времени не является проблемой в тропических лесах или агроэкосистемах, где колонизация кернов корнями может происходить в течение нескольких месяцев (Cuevas, Medina, 1983). В тех случаях, когда требуется много времени для вращающегося корней в керны, может возникнуть необходимость повысить интенсивность выборки (что в таком случае требует увеличения площади для большего количества устанавливаемых кернов), чтобы определить нулевое время вращающегося. Для того, чтобы оценки продукции тонких корней при использовании кернов вращающегося были реалистичными, рекомендуют определять время роста корней и величину прироста корней, которые могли бы иметь место в ранее занятом корнями пространстве. Несмотря на отмеченные проблемы при использовании кернов вращающегося, при оценке ЧПП тонких корней в Швеции были получены идентичные значения как при использовании кернов вращающегося, так и при последовательном извлечении кернов за определенный промежуток времени (Persson, 1984).

Наиболее серьезными недостатками метода кернов вращающегося, по мнению К. Фогта с соавторами (Vogt, Vogt, Bloomfield, 1998), являются: (1) неопределенность с физическим и химическим восстановлением почвенной среды в керне вращающегося, чтобы продукция корней была идентичной внутри и снаружи керна, и (2) остается вопрос, чем отличается продукция корней в зоне, свободной от корней, от той, которая занята корнями, и обеспечивает

ли почва, свободная от корней, их более интенсивный рост, как это было отмечено в других работах (John, Coleman, Reid, 1983; Friend, Eide, Hinckley, 1990). Если для заполнения керна используется почвенный материал, отличный от используемого на участке, оценки продукции корней будут отличаться от их оценок в основной массе почвы. Если для заполнения керна использована почва другого текстурного класса, изменение физических свойств почвы приведет к нарушению ее водопроницаемости (Boul, Hole, McCracken, 1980), что может исказить продукцию корней в кернах. Почва в керне может в конечном итоге оказаться либо более влажной, либо более сухой по сравнению с окружающей почвенной средой (Vogt, Vogt, Bloomfield, 1998).

О косвенных методах оценки ЧПП тонких корней

Из-за того, что прямые методы оценки биомассы и продуктивности тонких корней требуют много времени, а также из-за сложности определения классов их жизнеспособности, ряд исследователей предложили косвенные методы оценки их биомассы и продуктивности. При этом использованы по меньшей мере пять подходов для косвенной оценки биомассы и продукции корней: (1) оценка по бюджету азота (Fine root turnover..., 1985); (2) по балансу углерода в экосистеме (Annual carbon budget..., 1980); (3) по содержанию крахмала (Marshall, Waring, 1985; Estimating Douglas-fir..., 1985); (4) подход, основанный на потоках углерода (Raich, Nadelhoffer, 1989); и (5) установление корреляций с абиотическими переменными (Vogt, Grier, Vogt, 1986; Review of root..., 1996).

Оценка по бюджету азота (Vogt, Vogt, Bloomfield, 1998)

Для эффективного применения метода оценки по бюджету азота необходима информация по следующим показателям: (1) поступление азота в экосистему, (2) накопление азота во всех тканях растений и (3) уровень минерализации азотных соединений в почве (Fine root turnover..., 1985; Fine roots..., 1985). Этот подход предполагает, что продукция корней зависит от содержания азота в почве. Он имеет несколько условий, которые должны быть выполнены для его осуществления: (1) отсутствие обратной передачи азота из корней, (2) стабильность условий произрастания, (3) минерализуемый азот полностью усваивается растениями и (4) азот ограничивает рост растений. Центральным предположением подхода, основанного на азотном балансе, является особая реакция корней растений на низкую и высокую доступность азота. Определенной реакции корней растений на почвенный азот не было подтверждено, при этом в некоторых исследованиях сообщалось о положительной линейной корреляции между образованием тонких корней и добротностью местопроизрастания (Fine root turnover..., 1985; Fine roots..., 1985), в то время как в других она не проявлялась (Carbon and nitrogen..., 1990; Gower, Vogt, Grier, 1992; Hayne, Gower, 1995).

Предположение, сделанное при использовании оценки по бюджету азота, заключается в том, что количество доступного азота измеряется с использованием метода его инкубации (Vogt, Vogt, Bloomfield, 1998). Во многих случаях растения могут быть неэффективными конкурентами с микробами за питательные вещества в почве, и возможности исследователя количественно оценить эту конкуренцию весьма ограничены. Например, в опытах с внесением удобрений было усвоено насаждениями только от 3 до 49 % N, P и K, внесенных в почву (Ballard, 1979). Необходимо также учитывать доминирующую форму доступного азота, поскольку растения по-разному реагируют на аммоний и нитраты (Fine root turnover..., 1985; Carbon and nitrogen..., 1990).

Влияние азота на продукцию корней неодинаково в разных экосистемах. Поэтому подход, основанный на бюджете азота, рекомендуют использовать только в тех экосистемах, где эта взаимосвязь была отработана. Поскольку рост корней, по-видимому, тесно связан с доступностью питательных веществ (Review of root dynamics..., 1996), знание характеристик круговорота питательных веществ важно для оценки биомассы корней, их продукции и массооборота. Если бы была известна доступность почвенного азота для растений в экосистемах, где она ограничивает их рост, то использование этого метода для прогнозирования биомассы тонких корней растений и их продукции могло бы оказаться более эффективным (Vogt, Vogt, Bloomfield, 1998).

Оценка по балансу углерода в экосистеме (Vogt, Vogt, Bloomfield, 1998)

Подход, основанный на балансе углерода в экосистеме, предполагает, что имеются данные по всем компонентам биомассы дерева и что закономерности распределения углерода в пределах дерева хорошо изучены. Полезность этого подхода основывается на том, что исследователь располагает информацией о фотосинтезе и дыхании растений и способен моделировать их, и это может быть расширено до уровня всего растения и экосистемы (Annual carbon budget..., 1980). Это непростая задача, поскольку интенсивность дыхания компонентов дерева может варьировать в пределах лесного полога в 7-кратном размере (Respiration from the organ..., 1995). По мере прогресса в моделировании накопления углерода растениями и его потоков этот подход к оценке продукции корней может стать предпочтительным (Annual carbon budget..., 1980).

Оценка по содержанию крахмала (Vogt, Vogt, Bloomfield, 1998)

Оценка по содержанию крахмала основана на том, что углерод, необходимый для образования корней, коррелирует с количеством крахмала, запасенного в растении, а также с температурой (Estimating Douglas-fir..., 1985; Marshall, Waring, 1985; Genetic and environmental control..., 2000). Этот

метод очень специфичен для конкретного местопроизрастания и вида растения. Основным ограничением этого подхода является то, что прежде чем его использовать, для каждого участка и вида должно быть рассчитано оценочное уравнение регрессии, и для определения взаимосвязи пришлось бы использовать один из прямых подходов. Тем не менее, этот метод может оказаться полезным при долгосрочных экологических исследованиях объектов (Vogt, Vogt, Bloomfield, 1998).

Подход, основанный на потоках углерода (Vogt, Vogt, Bloomfield, 1998)

Подход, основанный на потоках углерода, был разработан для оценки почвенного углерода с использованием глобальных баз данных о почвенном дыхании. Путем измерения выбросов CO_2 и углерода от разложения подстилки, общее наличие углерода в корнях оценивается по разнице между приходом и расходом углерода (Raich, Nadelhoffer, 1989). Преимущество подхода, основанного на учете потоков углерода, заключается в том, что наиболее сложный для измерения компонент – подземное содержание углерода – оценивается путем измерения надземных, легко контролируемых параметров (разложение подстилки и дыхание почвы). Как и в случае с оценкой по бюджету азота, этот метод также предполагает наличие стабильных условий произрастания (Vogt, Vogt, Bloomfield, 1998).

Существуют проблемы с оценкой интенсивности почвенного дыхания, поскольку разные методы не всегда дают одинаковые результаты. Аналогично проблеме времени, возникающей при использовании метода последовательного отбора почвенных кернов, дыхание почвы обычно измеряется в течение суток, а затем усредняется по месяцам с использованием показателя температуры. Измерения почвенного дыхания еще более усложняются из-за того, что доля отдельных компонентов (например, корней, продуктов разложения и т. п.) в общем объеме дыхания будет варьировать в различных экосистемах и географических широтах. При этом не будет постоянной линейной зависимости между скоростью разложения подстилки и количеством выделяющегося CO_2 , что можно отнести на счет микробов. В идеале измерения почвенного дыхания должны проводиться в течение того же интервала времени, на протяжении которого собираются данные о разложении подстилки, сильно варьирующим в разные годы (Bray, Gorham, 1964). Количество подстилки, по-видимому, не так важно для определения скорости ее разложения, как ее химический состав (Conifer and angiosperm..., 1987; Bloomfield, Vogt, Vogt, 1993), который определяет, сколько CO_2 будет выделяться в процессе разложения и сколько удерживается в микробных тканях (Vogt, Staffeldt, 1977). Используя этот подход, можно получить лишь приблизительную оценку верхнего предела фактической продукции корней. Если исследование не требует высокой точности ее измерений, то этот метод может быть приемлем благодаря простоте использования (Vogt, Vogt, Bloomfield, 1998).

Корреляции с абиотическими переменными (Vogt, Vogt, Bloomfield, 1998)

Установленные корреляции между биомассой тонких корней, ее ЧПП и параметрами экосистемного уровня свидетельствуют о наличии круговорота питательных веществ (питательные вещества в опаде, среднее время пребывания питательных веществ в лесной подстилке) на экосистемном уровне в связи с климатическими переменными (осадки, температура, соотношение температуры и осадков) (Vogt, Grier, Vogt, 1986; Review of root dynamics..., 1996; Production and carbon allocation..., 1994). Эти взаимосвязи нельзя обобщить для всех экосистем, поскольку они специфичны для определенных климатических поясов, типов почв и видового состава. Взаимосвязи, которые эффективно предсказывают динамику развития корней, – это те, которые ограничивают рост растений в системе и в которых растение не приспособлено для устранения этого ограничения. В некоторых случаях адаптация растений к окружающей среде снижает способность прогнозировать рост корней с использованием определенных абиотических переменных, поскольку эти растения нечувствительны к этим экологическим ограничениям (Review of root dynamics..., 1996). Эти корреляции обладают высокой способностью прогнозирования изменения роста корней в зависимости от проводимых мероприятий, поскольку ведется мониторинг переменных, отражающих изменения, происходящие в экосистеме. Взаимосвязи, выявленные на некоторых участках, показали, как вода и питательные вещества могут ограничивать рост растений (Gower, Vogt, Grier, 1992; Vogt, Vogt, Bloomfield, 1998).

Основным ограничением использования метода корреляций является необходимость разработки и понимания взаимосвязей для менее изученных экосистем. Эти корреляции должны основываться на механистическом и функциональном понимании взаимосвязей. Подход потенциально может быть весьма эффективным при прогнозировании динамики корней, когда взаимосвязи основаны на механистических принципах. Однако, как упоминалось в подходе, основанном на потоках углерода, этот метод наиболее точен, когда он рассчитан для конкретного местопроизрастания. Полученные результаты рекомендуют рассматривать в качестве предварительных, полезных для общих сопоставлений, но не обладающих необходимой точностью на уровне конкретного объекта (Vogt, Vogt, Bloomfield, 1998).

Сравнение различных прямых подходов и процедур анализа (Vogt, Vogt, Bloomfield, 1998)

Когда данные получены с использованием метода последовательного отбора почвенных кернов, но рассчитаны с использованием двух разностных подходов («максимум-минимум» и матрица принятия решений), между ними не было последовательной взаимосвязи, которая позволила бы утвер-

ждать, что один подход приводит к более высоким или более низким значениям. Аналогичный вывод о примерно одинаковой продуктивности (отличающейся менее чем на 20 %) был получен для лиственных лесов (Burke, Raynal, 1995). Однако при использовании метода «максимум-минимум» со значительными перепадами годовая продукция корней снизилась с $230 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ до $150 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$, что является самым низким показателем, полученным при использовании каждого из трех подходов. Был предложен метод «максимум-минимум» для повышения продукции корней путем включения случайных ошибок в оценки, но только при использовании незначительных перепадов, о чем свидетельствует снижение продукции корней при использовании значительных перепадов значений (Burke, Raynal, 1995). Аналогичные результаты были получены в сосновых и лиственных древостоях в шт. Массачусетс (США), где подход, основанный на матрице принятия решений (без использования существенных перепадов значений), показал значения ЧПП для тонких корней, в 2...3 раза превышающие значения, полученные при использовании метода «максимум-минимум» (Fine roots..., 1985; Fine root turnover..., 1985).

Средняя оценка ЧПП тонких корней изменялась менее чем на 17 % при расчете с использованием подходов «максимум-минимум» и матрицы принятия решений в древостоях сосны в шт. Висконсин (Haynes, Gower, 1995). Однако эта закономерность сохранялась только в течение первого года после внесения удобрений, в то время как на второй год оценка продукции по методу матрицы принятия решений была на 37 % выше (Haynes, Gower, 1995). Рекомендовано следить за ростом корней в течение более одного года, о чем свидетельствовали очень разные результаты, полученные Хейнсом и Гауэром (Haynes, Gower, 1995) за два разных года. Отличный пример высокой межгодовой изменчивости роста корней также можно увидеть в исследовании, проведенном в штате Орегон, США (Santantonio, Hermann, 1985).

При сравнении нескольких результатов исследований с использованием различных прямых подходов не было выявлено согласованности в ЧПП корней, оцененной с использованием кернов вращающегося отбора почвенных кернов на одном и том же участке. Например, в Швеции для продукции корней сосны при использовании кернов вращающегося отбора были получены те же результаты, что и при использовании метода последовательного извлечения почвенных кернов (Persson, 1983). Напротив, на болотах прерий в Канаде были зафиксированы гораздо более высокие оценки продукции тонких корней при использовании метода кернов вращающегося отбора ($315 \dots 543 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$) по сравнению с методом последовательного извлечения кернов ($263 \dots 324 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$) (Neill, 1992). При методе извлечения почвенных кернов добавление некромассы к расчету ЧПП корней привело к более высоким оценкам в $1115 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ при суммировании незначительных перепадов, но к существенно более низкому значению в $186 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ при суммировании только

существенных перепадов. Полученные результаты зависели от того, использовался ли метод максимального и минимального прироста биомассы или метод приращения некромассы корней. Сравнения результатов значительных перепадов приростов и положительных приростов биомассы показали, что при использовании значительных перепадов в целом были получены более низкие значения. Был сделан вывод, что использование максимального и минимального подходов для расчета ЧПП корней дает наиболее приемлемые результаты (Neill, 1992). Если к изменениям в живой биомассе корней добавить сезонные изменения в некромассе, то величина продукции корней может почти удвоиться (Persson, 1978).

На сельскохозяйственных полях в шт. Мичиган было обнаружено, что биомасса корней кукурузы, оцененная методом миниризотронов, была занижена по отношению к результатам, полученным методом почвенных кернов (Majdi, Smucker, Persson, 1992). Фактически миниризотрон занижил биомассу корней в верхних почвенных горизонтах. Подобная закономерность наблюдалась и другими исследователями, что может быть связано с плохим контактом между трубой миниизотрона и почвой (McMichael, Taylor, 1987).

Сопоставление прямого и косвенного методов (Vogt, Vogt, Bloomfield, 1998)

При сравнении метода последовательного отбора почвенных кернов (с расчетом по максимальному и минимальному значениям) с оценкой по бюджету азота было получено хорошее соответствие значений продукции корней по обоим методам, когда уровни нитрификации были низкими (Fine root turnover..., 1985). Но при высоких уровнях нитрификации метод последовательного изъятия почвенных кернов показал более низкие значения продукции корней. Однако эта закономерность была характерной только при крайних значениях показателей нитрификации. Например, в двух насаждениях в шт. Массачусетс (США), где не было обнаружено содержания нитратов в почве, показатели продукции корней были примерно одинаковыми при сравнении обоих подходов. Если на участках содержание нитратов в почве составляло 100 % от общего количества азота, то при использовании метода оценки по бюджету азота продукция тонких корней всегда оценивалась в 3...10 раз выше, чем при использовании метода максимума-минимума. Когда доля нитратов в общем запасе азота отличалась от 100 %, закономерность была менее четкой и в некоторых случаях менялась на противоположную, так что при использовании максимально-минимального подхода показатели продукции корней были выше, чем при использовании оценки по бюджету азота (Vogt, Vogt, Bloomfield, 1998).

Представляет интерес изменение продукции корней в зависимости от формы доступного азота. Более низкое значение продукции при высокой скорости нитрификации может быть частично объяснено тем, что все потоки углерода и затраты на продуцирование и поддержание тканей

(например, на дыхание, поглощение ионов) пока неизвестны. Изучая только изменение биомассы корней, можно не заметить значительных изменений в распределении подземного углерода, особенно когда эти изменения происходят в результате дыхания и поглощения ионов растениями (Van der Werf, Poorter, Lambers, 1994). Доля ассимилятов, используемых для поддержания функций корней, увеличивается по мере снижения относительной скорости роста растения (что обычно наблюдается в экосистемах с преобладанием аммония) (Van der Werf, Poorter, Lambers, 1994).

При сравнении подхода, основанного на последовательном отборе почвенных кернов, с подходом, основанном на потоках углерода (разложение подстилки, дыхание), результаты в целом показали значительно более высокую расчетную продукцию корней при использовании подхода, основанного на бюджете углерода. Внесение удобрений по-разному влияло на изменение разницы между подходом, основанным на расчете углеродного баланса, и методом последовательного отбора почвенных кернов, что, вероятно, связано с тем, что обработка удобрениями по-разному влияла на разложение подстилки (Vogt, Vogt, Bloomfield, 1998).

Установлено, что бюджетный подход, основанный на углеродном балансе, не работает, если участок был удобрен (Haynes, Gower, 1995). Частично это связано с тем, что внесение удобрений по-разному влияет на опад и дыхание почвы, которые варьируют в зависимости от года проведения анализа и древесного вида. Например, опад надземной части был значительно выше на неудобренных участках по сравнению с удобренными в течение первого года, но опад листвы был значительно выше на удобренных участках в течение последующих лет (Haynes, Gower, 1995). Это контрастировало с интенсивностью почвенного дыхания, которая была значительно ниже на удобренных участках в течение всего периода. Дыхание почвы также варьировало в зависимости от исследуемых видов, например, у *Pinus ponderosa* и *P. elliotti* не наблюдалось существенных изменений в интенсивности дыхания почвы, в то время как у *P. resinosa* и *Tsuga heterophylla/Pseudotsuga menziesii* наблюдались ее значительные изменения в ответ на внесение удобрений (Vogt, Vogt, Bloomfield, 1998). Вклад корней и микоризы в почвенное дыхание также варьировал в зависимости от того, был ли участок удобрен или нет. Корни и микориза вносили 21...30 % в общее дыхание почвы для неудобренной и 4...12 % для удобренной плантации *Pinus resinosa* (Haynes, Gower, 1995). Их исследование не подтвердило предположения о том, что распределение подземного углерода связано с разложением подстилки, как того требует бюджетный подход, основанный на углеродном балансе. Подход, основанный на учете дыхания при разложении подстилки, также предполагает, что запасы детрита в подстилке и почве, а также биомасса тонких корней постоянны, что не было подтверждено исследованиями (Vogt, Vogt, Bloomfield, 1998).

Проанализировав результаты многочисленных исследований, посвященных оценке продукции тонких корней в лесных экосистемах, К. Фогт с соавторами (Vogt, Vogt, Bloomfield, 1998) пришли к выводу о наличии существенных разногласий по вопросу о преимуществах прямых или косвенных методов. До тех пор, пока отсутствует полностью независимый метод определения фактической биомассы тонких корней, они рекомендуют использовать косвенные методы с осторожностью, а прямые методы использовать по преимуществу на новых объектах. Косвенные методы полезны в тех экосистемах, где уже имеются данные о биомассе и продукции корней, и они сопровождаются достаточным количеством данных о запасах и потоках абиотических ресурсов. Пока неясно, можно ли переносить корреляции, полученные с помощью косвенных методов, на подобные соседние экосистемы, или на экосистемы, в которых были проведены мероприятия по изменению абиотических ресурсов. По мере роста понимания роли питательных веществ, воды и света в изменении и контроле биомассы и продукции тонких корней появится возможность проверки полезности выявленных корреляций и оценки их прогностической способности в физиологических и экосистемных моделях (Vogt, Vogt, Bloomfield, 1998).

Глава 2

ИДЕНТИФИКАЦИЯ КОРНЕЙ НА МИНИРИЗОТРОННЫХ ИЗОБРАЖЕНИЯХ

2.1. Общие положения

Количественная оценка и мониторинг накопления биомассы растениями представляет растущий интерес во многих научных областях, поскольку она обеспечивает ценную метрику для сложной динамики экосистем. Фенотипические параметры корней являются важной основой для изучения состояния роста растений, и исследователи корней получают фенотипические параметры корней в основном путем анализа изображений корней. Корневая система представляет питательный орган растений, который играет важную роль в стимулировании их роста. При изучении корней фенотипический параметр корня является важным показателем состояния его роста. Поскольку почва является непрозрачной средой, невозможно непосредственно исследовать корни для получения фенотипических параметров корней, за исключением некоторых методов (Automatic segmentation of cotton..., 2023). Около 30...95 % биомассы растений находится под землей в виде корней (Mokany, Raison, Prokushkin, 2006), а корни обеспечивают поступление углерода в почву вследствие их разложения (Lynch, Whipps, 1990).

Таким образом, информация о пространственных и временных различиях в росте, продолжительности жизни и массообороте корней имеет решающее значение для понимания запасов и потоков углерода в экосистемах, а также в связанных моделях биосферы и атмосферы (Sensitivity of four ecological..., 2015; Root structural..., 2015). Однако даже базовые данные, такие как длина корней, их густота, сезонная активность или темпы роста, в лучшем случае являются фрагментарными из-за труднодоступности и высокой подверженности корней повреждениям (Blume-Werry, 2021).

Выемка грунта с корнями является традиционным методом получения параметров корней, который позволяет извлекать корни из почвы с целью непосредственного их исследования и представлен, в частности, методами «шovelомики» (shovelomics method – от shovel – копать; метод, заключающийся в полевом извлечении корневых систем с последующим фенотипированием (Shovelomics..., 2011; Next generation shovelomics..., 2015), взятия почвенного керна (A portable fluorescence..., 2016) и траншейного профиля

(Development of a model..., 2019). Но выемка грунта является разрушительным методом отбора проб, а также требует значительных затрат времени и труда. Для отслеживания роста и получения информации о корнях растений можно использовать гидропонику (Growth responses..., 2018). Хотя информация о корнях более доступна при выращивании растений на гидропонике, чем при выкапывании, результаты исследований с использованием гидропоники не могут быть применены для изучения корней в реальных почвенных условиях. Чтобы быстро и легко получать информацию о корнях в почвенной среде, не повреждая растения, исследователи корней использовали датчики для неразрушающего контроля корней растений, такие как рентгеновская компьютерная томография для реконструкции трехмерной структуры корней риса (High-throughput three-dimensional..., 2020), технология получения изображений для анализа структуры корней с использованием ядерно-магнитного резонанса (The root system architecture..., 2022) и метод миниризотрона (High-throughput in situ..., 2020). Все эти методы позволяют получить неразрушающие изображения корней *in situ*, и они применимы к различным сценариям. Внедрение технологий компьютерной томографии и томографии с ядерно-магнитным резонансом требует дорогостоящего и высокотехнологичного оборудования, и оба метода в большинстве случаев применимы только для наблюдения за корнями растений в небольших горшках.

Общепринятые методы отбора проб, используемые для изучения динамики корневой системы, недостаточно точны, являются деструктивными (т. е. связанными с разрушением объекта) и предоставляют ограниченные сведения о реакции растений на стрессы, испытываемые в течение вегетационного периода. Например, при применении метода последовательного взятия почвенных кернов, траншейного метода или метода кернов выращивания в течение некоторого периода времени извлекается уникальный набор данных, но при этом нарушается целостность корнеобитаемой зоны, что ограничивает повторные измерения на одном и том же растении или в пределах участка без внесения искажающих эффектов (Waddington, 1971; Some methods of root..., 1991). Кроме того, при вымывании почвы из изъятой корневой системы сохраняется только 60 % биомассы, поскольку тонкие корни, функционально наиболее важный тип корней, обычно теряются (Robinson, 2004).

Деструктивные методы не позволяют получить представление о динамике роста корней с течением времени, поскольку они дают лишь информацию в статике. Поэтому на сегодняшний день наиболее важным инструментом для регистрации динамики роста корней в полевых условиях стал так называемый миниризотронный метод (Hansson, Steen, Andren, 1992). Миниризотроны дешевле и проще в эксплуатации, и для наблюдения за корнями их можно устанавливать в почву в полевых условиях, они хорошо подходят

для получения изображений корней растений *in situ* с целью анализа фенотипических параметров корней (Automatic segmentation of cotton..., 2023). В отличие от деструктивных методов, прозрачная труба миниризотрона, помещенная в почву, позволяет проводить неразрушающую оценку состояния корней в течение длительного периода времени без изменения почвенных условий или корневых процессов (Image analysis of video-recorded..., 1987; Hendrick, Pregitzer, 1992; Majdi, 1996; Advancing fine root..., 2001; Zeng, Birchfield, Wells, 2006; Zeng, Birchfield, Wells, 2010; Rewald, Ephrath, 2013; Shojaedini, Heidari, 2013; Root identification in minirhizotron..., 2020). Метод миниризотрона – это визуальный метод изучения корней. Миниризотронная система состоит из миниризотронной трубы, которая вставляется в почву, цветной микро-видеокамеры, блока управления камерой для ее фокусировки и регулирования уровня освещенности, видеомэгафона для записи изображений корней на видеокассету и монитора для просмотра изображений по мере их сбора (рис. 2).

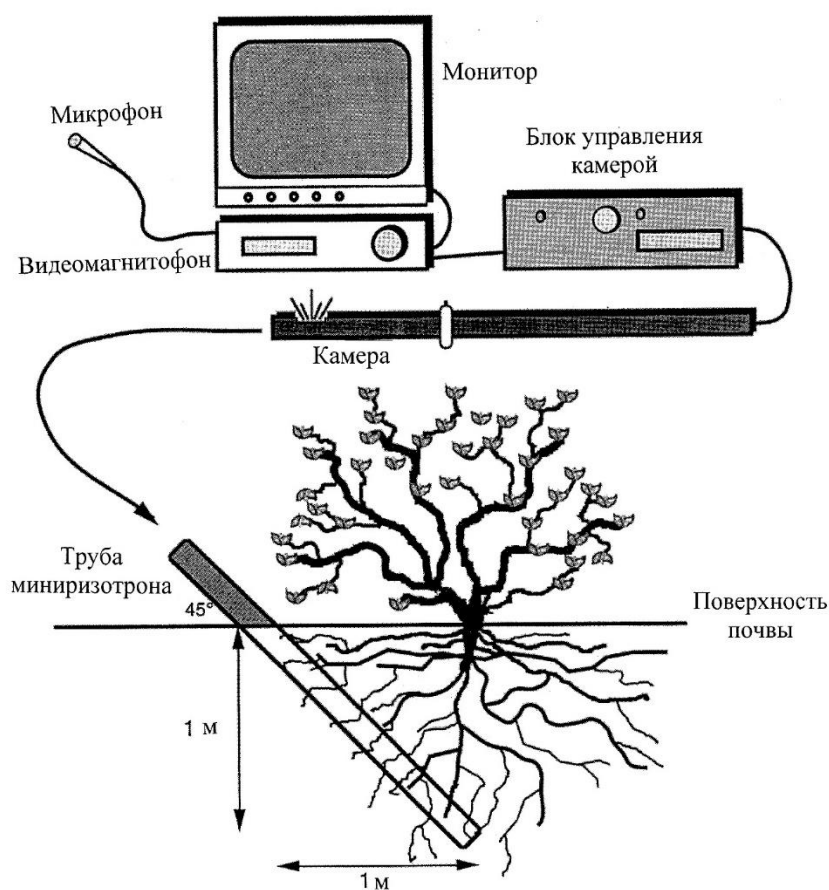


Рис. 2. Общая схема системы миниризотрона (Advancing fine root research..., 2001)

В отличие от стационарной установки ризотронного оборудования, миниризотронный метод позволяет избежать проблемы недостаточного

пространственного отбора проб за счет размещения нескольких наблюдательных труб на некоторой территории (Taylor, 1987; Ferguson, Smucker, 1989). Поскольку миниризотроны позволяют получать изображения корней с течением времени, это позволяет отслеживать сложную динамику роста и массооборота корней (Zeng, Birchfield, Wells, 2010).

Миниризотроны, совмещенные со специализированными программами для анализа изображений корней, оказались очень полезным инструментом для изучения на месте явлений, происходящих в почве, в частности, для наблюдения и изучения роста корней растений и процессов, происходящих вблизи них (Application of the minirhizotron..., 2013). Миниризотроны используются не только для изучения динамики роста и развития тонких корней, но и для исследования других почвенных организмов, например, микоризных грибов (гиф и спор) или мелких беспозвоночных, и для определения скорости разложения органического вещества (Application of the minirhizotron..., 2013). Миниризотроны, используемые в различных, как в полевых, так и в контролируемых условиях, дают возможность проверить результаты некоторых лабораторных экспериментов (Nygaard, de Wit, 2004; Baumann D. L., Workmaster B. A., Kosola, 2005) или полевых наблюдений, основанных на разрушающих методах (Szewczuk A., Dereń D., Gudarowska, 2009). Миниризотроны особенно полезны при изучении процессов, происходящих одновременно, например, процессов образования, отмирания и исчезновения корней, которые невозможно исследовать с помощью обычных методов почвенных кернов или кернов вращающегося, оказывающего разрушительное воздействие на корневую систему (Joslin, Henderson, 1982; Samson, Sinclair, 1994; Advancing fine root..., 2001; Lipa, 2010). Однако эти методы являются существенным дополнением к исследованиям, основанным на использовании миниризотронов, поскольку они позволяют оценивать биомассу корней, их состав и наличие микоризных грибов и ризосферных бактерий (Taylor, Upchurch, McMichael, 1990; McKenzie, Peterson, 1995; Machado, Oliveira, 2005).

Важным объектом при изучении корней и ризосферы является микориза, которая образует симбиоз между корнями растений и микоризными грибами. Одним из таких примеров является эктомикориза, которая проявляется на поверхности корней в виде заплесневелых наростов и характерных раздвоенных корней, довольно прозрачных на фотографиях корневых систем хвойных деревьев (Lifespans of fungal rhizomorphs..., 2005). Миниризотроны также используются для изучения арбускулярной микоризы в контролируемых (Gavito, Curtis, Jakobsen, 2001; Hodge, 2001) и в полевых условиях (Treseder, Turner, Mack, 2007; Mycorrhizal and rhizomorph..., 2008). Рассматриваемые устройства также были применены в исследованиях реакции волкамерианы на заражение фитофторой (Kosola, Dickmann, Parry, 2002), при наблюдениях за поражением корней подсолнечника заразихой и при изучении влияния гербицида, внесенного в почву, на рост этого паразита

(Eizenberg, Hershenhorn, Ephrath, 2009). Миниризотроны полезны для наблюдения за влиянием на динамику роста тонких корней различных методов защиты растений и внесения удобрений (Manual recording..., 1994; Wells, Glenn, Eissenstat, 2002; Tanner, Reighard, Wells, 2006).

Поскольку миниризотронный метод отбора проб является неразрушающим и минимально инвазивным, его можно проводить с необходимой частотой и в течение любого периода времени, что позволяет точно измерять и визуализировать важные параметры роста корней, такие как начало роста, их удлинение и увеличение диаметра, а также их массооборот. Таким образом, использование миниризотронов является высокоэффективным методом детального изучения даже самых тонких и недолговечных видов корней (продолжительность жизни которых составляет от нескольких дней до нескольких недель) с высоким временным и пространственным разрешением, позволяющим исследовать сезонные закономерности роста корней и надземной биомассы (The hidden season..., 2016; Patterns and drivers..., 2019; Phenological mismatches..., 2021; Liu, Shao, Hoffmann, 2021).

Поскольку мониторинг с помощью миниризотронов может проводиться относительно непрерывно, этот метод не имеет недостатков, присущих методу последовательного отбора проб, и позволяет определять циклы роста и отмирания корней. В отличие от метода последовательного отбора почвенных кернов, для миниризотрона не требуются данные об отмирании корней, поскольку можно отслеживать один и тот же корень с момента зарождения до тех пор, пока он не исчезнет с поверхности трубы миниризотрона вследствие отмирания (Vogt, Vogt, Bloomfield, 1998).

В то же время технология миниризотрона имеет некоторые ограничения и затруднения, возникающие как на этапе получения изображения, так и на этапе его анализа. Одним из наиболее нежелательных факторов при получении изображения являются погодные условия, поскольку используемые устройства (камера и компьютер) подвержены воздействию воды. Важным фактором является также температура, поскольку устройства, работающие на батарейках, чувствительны к температуре (при очень высоких и низких температурах их эффективность резко падает). Низкая температура влияет на показатели миниризотрона, особенно при зимнем промерзании почвы, вызывая смещение почвы и трубы. Смещения трубы затрудняют последующие наблюдения, когда движения почвы закрывают некоторые корни от наблюдения. Капли росы на внешних стенках труб также делают корни невидимыми. Другие технические проблемы вызваны насекомыми (особенно муравьями), которые могут заселять трубы. Вышеперечисленные проблемы создают трудности на этапе анализа изображений, когда возникают проблемы с различением живых и мертвых корней или корней молодых деревьев и некоторых двудольных сорняков (Application of the minirhizotron..., 2013).

Установка трубы миниризотрона имеет решающее значение, и необходимо обеспечивать хороший контакт грунта с трубой без уплотнения почвы, чтобы свести к минимуму то или иное влияние на рост корней (Vogt, Vogt, Bloomfield, 1998). Установка трубы приводит к некоторому нарушению структуры почвы и потенциально может привести к появлению артефактов при последующих замерах корней и их анализе. Вблизи поверхности соприкосновения смотровой трубы миниризотрона с почвой может происходить более интенсивное накопление корней, хотя правильная ориентация трубы в почве во многом решает эту проблему (Brown, Urchurch, 1987). Рекомендуют выдержать период времени между установкой трубы и сбором изображений в течение 6...12 месяцев, чтобы корни могли повторно заселить пространство вокруг трубы и обеспечить поступление питательных веществ на прежнем уровне. Для проведения повторных наблюдений за отдельными корнями трубу следует закреплять таким образом, чтобы избежать ее смещений. Частота сбора изображений зависит от измеряемых или вычисляемых основных параметров, а также от времени и ресурсов, доступных для сбора изображений и извлечения данных. Однако длительные интервалы отбора проб, равные восьми неделям и более, могут привести к существенному занижению ЧПП корней, поскольку в промежутках между замерами будет появляться и отмирать больше тонких корней. Интервал отбора проб до двух недель уменьшает эти занижения до приемлемого уровня. Хотя желательны короткие интервалы отбора проб, возможен потенциальный компромисс между количеством используемых миниризотронных труб на участке и количеством анализируемых кадров в отдельной трубе. Анализ меньшего количества кадров, приходящихся на миниризотронную трубу, представляет один из способов снижения затрат при незначительном изменении результатов (Advancing fine root..., 2001).

Протоколы отбора проб должны учитывать пространственную изменчивость почвы на участке, сложность установки наблюдательных труб на каменистых почвах, предусматривать математическую и статистическую обработку и анализ изображений с видеозаписей для преобразования их в количественные показатели. Для эффективного анализа данных, полученных с помощью миниризотрона, требуются первоначальные значительные затраты времени на настройку камеры, а также соответствующие компьютерные возможности для обработки больших массивов данных, генерируемых в виде видеоизображений на основе соответствующих алгоритмов (Image analysis of video-recorded..., 1987; Taylor, 1987).

После визуальной регистрации миниризотронные изображения используются для измерения и определения характеристик корней. За период применения миниризотронов были получены сотни изображений с наблюдательных труб, но не было соответствующих алгоритмов для анализа визуальных данных. В настоящее время это по-прежнему трудоемкий процесс,

поскольку стандартные подходы к анализу данных видеоизображения корней предполагают их ручное выделение и маркировку. Существует несколько программ, которые могут быть использованы для анализа изображений, полученных с помощью миниризотрона. В частности, широко используется на сельскохозяйственных растениях программа RHIZOGEN (Image analysis of video-recorded..., 1987). Другой программный пакет под названием ROOT был разработан специально для использования в лесных экосистемах (Hendrick, Pregitzer, 1992). Используется также программное обеспечение WinRhizo (Regent Instruments, Канада) или Root-Snap (CID BioScience, Camas, Вашингтон, США) (Root identification in minirhizotron..., 2020).

Метод миниризотрона может быть использован для получения: (1) количественной информации о длине и густоте корней, динамике их роста, горизонтальном и вертикальном распространении, а также для разделения их по структурным (функциональным) толщинам (McMichael, Taylor, 1987) и (2) качественной информации о цвете корней, проценте суберизации, характеристиках ветвления, процессе старения и для наблюдения за явлениями паразитизма и симбиоза. Этот метод также полезен при мониторинге воздействия различных опытных мероприятий (внесения удобрений, применения гербицидов или пестицидов и др.) на рост корней и надземной части растений одновременно (Upchurch, Richie, 1983; Image analysis of video-recorded..., 1987; Lussenhop, Fogel, Pregitzer, 1991; Majdi, Smucker, Persson, 1992; Hendrick, Pregitzer, 1993).

Разработка новых алгоритмов для обнаружения и измерения корней на миниризотронных изображениях ускорила получение и обработку изображений. Наиболее интересные результаты в анализе изображений получены благодаря интеграции корневых и некорневых классификаторов, основанных на яркости, интенсивности и геометрии. Однако сохраняются расхождения между данными миниризотрона и эталонным отбором почвенного керна (для оценки биомассы корней), а также методами изотопного углеродного анализа (для оценки массооборота корней). Занижение длины корней в основном относится к верхнему слою почвы толщиной 0,3 м, и имеются расхождения между продолжительностью жизни корней и временем удержания углерода в корнях (Vamerali, Bandiera, Mosca, 2012).

В последние годы разрабатываются методы машинного обучения для автоматической маркировки корней на изображениях, полученных с помощью миниризотрона. Согласно одному из подходов к обучению без контроля (Shojaedini, Heidari, 2013), сначала инициализируется сегментация путем разделения изображения с использованием порога, который максимизирует кросс-энтропию второго порядка вероятностей перехода серого уровня между точками с интенсивностями выше и ниже порога (Zeng, Birchfield, Wells, 2006). После этой первоначальной сегментации используется

метод задания уровня (level set method) для итеративного улучшения выявленных границ корней (Root identification in minirhizotron..., 2020).

Что касается контролируемого машинного обучения, предложен подход (Zeng, Birchfield, Wells, 2006), при котором сначала получают набор свойств (features) с использованием пространственных фильтров линейной формы. Затем карта свойств, связанная с каждым фильтром, делится на классы переднего плана и фона с использованием локального порога энтропии. Свойства из каждого объекта переднего плана извлекаются и используются в классификаторе адаптивного повышения (AdaBoost) для вычленения объектов переднего плана как корневых, так и некорневых. Был также предложен метод быстрой сегментации корней, основанный на выборе начальной точки (Zeng, Birchfield, Wells, 2010). Возможные исходные точки (определенные с помощью операции определения локальных максимумов) классифицируются как корневые или некорневые с помощью линейного классификатора. Затем эти исходные точки «выращиваются» в показатели корней путем определения осевой линии корня (Root identification in minirhizotron..., 2020).

Сравнительно недавно благодаря методам глубокого обучения были достигнуты обнадеживающие результаты по сегментации корней на изображениях, полученных с помощью миниризотрона (SegRoot..., 2019; RootNav 2.0..., 2019; Segmentation of roots..., 2020; Xu, Rosenow, Nguyen, 2000). Было изучено несколько различных архитектур нейронных сетей. В качестве базовой архитектуры использована U-Net (Segmentation of roots..., 2020; Xu, Rosenow, Nguyen, 2000), а также SegNet (Badrinarayanan, Kendall, Cipolla, 2017; SegRoot: a high..., 2019) и сеть «hourglass» (Newell, Yang, Deng, 2016; RootNav 2.0..., 2019). Были исследованы подходы к трансферному обучению для преодоления проблем с наборами данных изображений корней с малочисленными метками (RootNav 2.0..., 2019; Xu, Rosenow, Nguyen, 2000). (Метка – это обозначение изображения в обучающей выборке; Афанасьев, Афанасьева, 2020). Тем не менее, эти подходы, как правило, либо чувствительны к изменениям почвенных условий, светообеспеченности и цвета корней, либо требуют очень большого набора обучающих данных. Однако нанесение меток на отдельные пиксели корней для создания большого набора данных для контролируемого обучающего алгоритма занимает чрезвычайно много времени и чревато ошибками (Root identification..., 2020).

Хотя миниризотроны значительно расширяют наши возможности в изучении корневых систем растений, проблема извлечения информации из полученных изображений обычно ограничивает масштабы их использования, поскольку большая часть программного обеспечения, доступного для обработки изображений, полученных с помощью миниризотронов, требует, чтобы человек вручную вычленил изображения корней из почвы (Advancing

fine root..., 2001). Как упоминалось выше, были предприняты усилия по автоматизации маркировки и сегментации корней при получении изображений с помощью миниризотронов (Zeng, Birchfield, Wells, 2006; Zeng, Birchfield, Wells, 2008; Shojaedini, Heidari, 2013; Shojaedini, Rahmanzadeh, 2016; Non-local neural..., 2018; RootNav 2.0..., 2019; Overcoming small minirhizotron..., 2020; Segmentation of roots..., 2020). Тем не менее, для лучшей реализации этих подходов требуется большое количество обучающих данных, а маркировка (нанесение меток) миниризотронных изображений на пиксельном уровне невероятно трудоемка, отнимает много времени, чревата ошибками и утомительна. Рассмотрим некоторые из упомянутых методов более подробно.

2.2. Идентификация корней на миниризотронных изображениях методом машинного многокомпонентного обучения (MIL)

Метод многокомпонентного обучения при распознавании объектов (multiple-instance learning – MIL) получил развитие в различных приложениях (Solving the multiple..., 1997; Maron, Lozano-Pérez, 1998; Multiple instance learning..., 2003a; Support vector machines..., 2003b; Multiple instance boosting..., 2005; Multiple instance learning..., 2011). Метод представляет эффективный подход к решению названной проблемы путем маркировки данных на уровне изображения и обучения алгоритмов для выполнения маркировки и сегментации изображений с использованием стратегий MIL (Root identification in minirhizotron..., 2020). Согласно алгоритмам MIL (Zhang, Goldman, 2002; MILES: Multiple-instance learning..., 2006; Zare, Gader, 2010; Random set framework..., 2011; Dictionary based..., 2014; Generalized dictionaries..., 2015; Jiao, Zare, 2015; Discriminative multiple instance..., 2018) требуется, чтобы данные были помечены только на уровне пакетов (bags). Пакеты представляют собой совокупности инстанций (instances) (инстанции – точки данных или выборки данных; Dictionary based multiple..., 2014), и каждый пакет помечается как «положительный» или «отрицательный». Пакет помечается как положительный, если хотя бы одна из инстанций пакета относится к целевому классу «положительный». Если ни одна из инстанций пакета не относится к целевому классу, пакет помечается как отрицательный. Преимущество этой структуры в том, что пакеты могут быть сконструированы таким образом, чтобы облегчить процесс маркировки. В данном случае целевой класс обозначается как «корни». Таким образом, положительным пакетом может быть изображение, содержащее корни, а отрицательным – изображение, не содержащее корней. Идентифицировать изображения, которые содержат или не содержат корни, гораздо проще, чем отслеживать каждый отдельный корневой сегмент. Среди всех алгоритмов

MIL лишь немногие способны оценить характерную сигнатуру цели (Maron, Lozano-Pérez, 1998; Zhang, Goldman, 2002; Zare, Gader, 2010; Dictionary based multiple..., 2014; Generalized dictionaries..., 2015; Jiao, Zare, 2015; Discriminative multiple instance..., 2018). Предполагаемая отличительная сигнатура цели может быть проанализирована для получения представления о том, что характеризует целевой класс, и может быть легко интерпретирована для понимания того, какие характеристики используются для обнаружения и отличия цели от фона (Root identification..., 2020).

В данном подходе к сегментации корней использовались обучающие данные только с метками на уровне изображения, а не с метками на уровне пикселей. Такой подход значительно сокращает трудозатраты, связанные с обучением меток для применения алгоритмов контролируемого обучения, используемых при интерпретации (или обработке) изображений корней с помощью миниризотрона. Была предложена стратегия понижающей выборки (downsampling), основанная на гистограммах признаков, вычисленных на основе суперпикселей, которая эффективно увеличивает соотношение целевых и фоновых экземпляров в положительном наборе (Root identification..., 2020). Предложенный метод состоит из трех этапов (Root identification..., 2020): (1) предварительная обработка изображения и извлечение свойств; (2) обнаружение корней с использованием алгоритма MIL; и (3) последующая обработка, помогающая уменьшить количество ложных обнаружений.

После предварительной обработки (очистки) изображения сегментируются на суперпиксели с использованием простого алгоритма линейной итеративной кластеризации (SLIC) (SLIC superpixels..., 2012). Суперпиксели – это группы пространственно объединенных пикселей, которые визуально схожи по цвету, как показано на рис. 3.

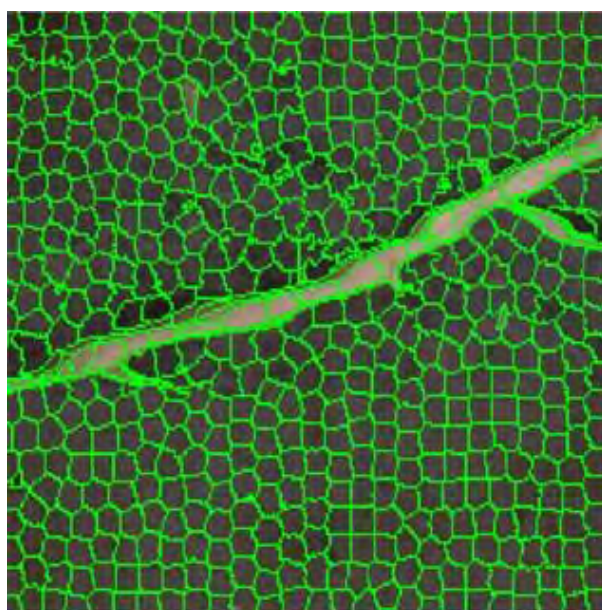


Рис. 3. Сегментация суб-изображения на суперпиксели (Root identification..., 2020)

Этот шаг помогает снизить общую вычислительную нагрузку, поскольку обработка выполняется на уменьшенном уровне суперпикселей, в отличие от чрезвычайно большого количества исходных пикселей. После выделения объектов суперпиксельные векторы объектов каждого изображения масштабируются по порядку их величины таким образом, чтобы они были нормализованы для получения одинакового веса по всем объектам. Эти масштабированные векторы свойств используются далее в алгоритмах MIL для распознавания корневых и некорневых суперпикселей. Алгоритмы MIL включают три метода: множественная адаптивная оценка косинусной когерентности, множественный метод опорных векторов и множественное обучение с помощью рандомизированных корневых систем деревьев.

Сегментация на уровне пикселей оценивалась с помощью алгоритмов трех методов MIL с использованием обучающих изображений, содержащих только метки уровня изображения. Обучающие данные для этого исследования содержали 34 положительных и 34 отрицательных пакетов. Каждый пакет содержал инстанции изображения, и метка пакета и изображения была одна и та же.

Чтобы снизить сложность вычислений, в каждом пакете было выбрано подмножество инстанций, которые использовались в алгоритмах MIL. Эти инстанции выбраны таким образом, чтобы обеспечить широкое распространение корневых и некорневых инстанций с различными цветовыми свойствами. В частности, была построена гистограмма значений зеленого канала для 200 ячеек с использованием векторов свойств для всех суперпикселей. Затем один суперпиксель, соответствующий каждой непустой ячейке гистограммы, был выбран случайным образом (равномерный случайный отбор) и сохранен для обработки. Если все ячейки не пусты, то в результате получается по 200 инстанций на пакет. Три модели обучения с несколькими инстанциями по каждому из трех методов были повторены с целью обучения несколько раз. Каждый раз инстанции в каждом пакете снова выбирались случайным образом с использованием подхода, описанного выше, и для всех трех моделей использовались одни и те же данные обучения.

Три метода MIL были применены в 30 повторностях по одним и тем же обучающим данным, и результаты регистрации корней оценивались по кривым рабочих характеристик ресивера (приемника), показанным на рис. 4 для множественного метода опорных векторов, где кривые рабочих характеристик ресивера отражают соотношение истинно положительного (TPR) и ложно положительного результата (FPR).

Согласно полученным результатам, множественный метод опорных векторов превзошел по результативности другие методы. Алгоритм адаптивной оценки косинусной когерентности был вторым по эффективности и имел дополнительное преимущество, заключавшееся в том, что он распознавал интерпретируемую сигнатуру корня, которая определяла свойства,

используемые для отличия корней от почвы, и не требовала селекции параметров. Результаты показали, что методы MIL улучшают сегментацию корней при анализе сложных изображений с помощью миниризотрона и снижают нагрузку на их маркировку (Root identification..., 2020).

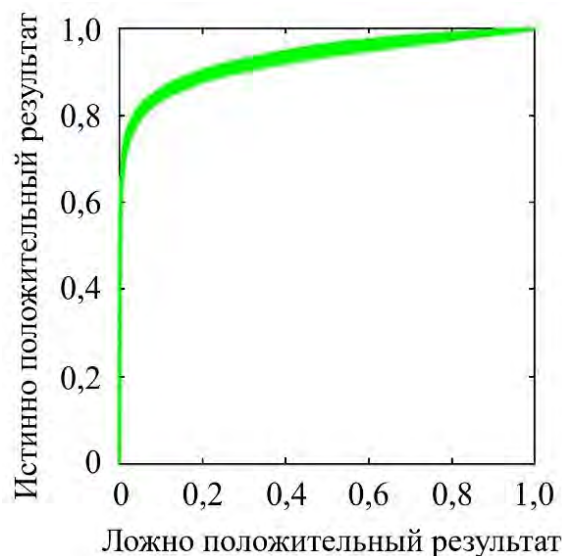


Рис. 4. Результат распознавания корней по множественному методу опорных векторов. Пояснения в тексте (Root identification..., 2020)

Таким образом, предложен подход MIL для обнаружения корней на миниризотронных изображениях. В методе MIL для сегментации корней используются помеченные данные на уровне изображения, что значительно сокращает усилия, необходимые для маркировки обучающих данных при применении алгоритма контролируемого обучения. Были протестированы возможности трех методов MIL для обеспечения конкурентного обнаружения корней в различных текстурах и цветах почвы. Реализованная стратегия понижающей выборки на основе гистограммы с суперпиксельными функциями позволяет повысить эффективность оценок, гарантируя, что обучающие данные с маркировкой на уровне изображения будут сопоставимы с обучающими данными, помеченными в более мелком масштабе. Множественный метод опорных векторов показал наилучшие результаты из трех алгоритмов MIL при обнаружении корней с метками на уровне изображения. В целом, полученные результаты показали, что применение методов MIL может существенно улучшить решение проблемы анализа изображений, которая в настоящее время возникает при изучении корней с помощью метода миниризотрона (Root identification..., 2020).

2.3. Идентификация корней на миниризонотронных изображениях на основе сверточных нейронных сетей

С помощью миниризонотронных камер можно получить серию изображений корней во времени, чтобы зафиксировать такие изменения каждого отдельного корня, как зарождение, удлинение, отмирание и др. Анализ временных рядов этих характеристик, который проводится с помощью таких мощных инструментов, как RhizoTrak (Rhizotrak: a flexible..., 2019), имеет решающее значение для понимания экосистемы. По изображениям корней, полученным с помощью миниризонотрона, можно определить различные характеристики корней, такие как длина, диаметр, структура, массооборот, а также их распределение по почвенному профилю. Автоматизированный анализ корневых систем может способствовать новым научным открытиям, которые могут быть применены для решения насущных мировых проблем в области продовольствия, растительных ресурсов и климата (Overcoming small minirhizotron..., 2020).

Ключевым компонентом автоматизированного анализа корней растений на основе изображений является сегментация корней на уровне пикселей на фоне окружающей почвы. Однако ручное отслеживание корней на изображениях с помощью миниризонотрона является утомительным и чрезвычайно трудоемким процессом, что ограничивает количество и масштаб экспериментов. Таким образом, методы, позволяющие автоматически и точно сегментировать корни на основе изображений, полученных с помощью миниризонотрона, имеют решающее значение для повышения эффективности получения и последующей обработки данных (Overcoming small minirhizotron..., 2020). Многие методы, описанные в литературе, основаны как на традиционной обработке изображений, так и на методах обучения (Detecting and measuring..., 2006; Zeng, Birchfield, Wells, 2010; Shojaedini, Heidari, 2013). Для решения этой важной проблемы были разработаны также методы глубокого обучения (Deep learning..., 2016; RootNav 2.0..., 2019; SegRoot..., 2019; Глубокое обучение..., 2019). Однако эффективность упомянутых методов обычно ограничена количеством и качеством данных, особенно для подходов, основанных на глубоком обучении (Overcoming small minirhizotron..., 2020).

Сегментация тонких корней относится к области семантической сегментации изображений, которая является одной из самых сложных задач в компьютерном зрении. Вместо назначения меток на уровне изображений в задачах их классификации, семантическая сегментация изображений требует, чтобы модель предсказывала метку для каждого пикселя. Для решения задач семантической сегментации было предложено множество методов, основанных на глубоких сверточных нейронных сетях, таких как полностью сверточные сети (Fully convolutional..., 2015), SegNet (Segnet: A deep..., 2017), U-Net (U-Net: Convolutional..., 2015) и DeepLab (Deeplab: semantic...,

2018b). Сверточная нейронная сеть – это сеть, работающая по принципу рецептивных полей, суть которого заключается в том, что каждый нейрон последующего слоя «смотрит» на небольшой кусочек (например, 3×3 пикселя) предыдущего слоя (Словарь..., 2021).

Модели, основанные на сверточных нейронных сетях, успешно применялись в сегментации медицинских изображений (U-Net: Convolutional..., 2015; Dcan: Deep..., 2017; Segmentation of liver..., 2018), спутниковых снимков (Автоматическая сегментация..., 2017; Accurate road..., 2018; Land cover..., 2018; Towards operational..., 2018; Модификация архитектуры..., 2019), изображений авиационной техники (Гаврилов, 2021), а также корней растений (Automatic segmentation..., 2018a; Data augmentation..., 2018). Такие модели сегментации основаны на контролируемом обучении больших сетей с огромным количеством параметров, требующих большого объема достоверных данных для достижения удовлетворительной производительности. Глубокие нейронные сети, обученные на небольших наборах данных, могут плохо работать в неизученных наборах. Таким образом, фундаментальной проблемой использования этих моделей для многих приложений, включая растениеводство, является ограниченная доступность обучающих данных (Overcoming small minirhizotron..., 2020).

Для решения таких проблем были разработаны методы так называемого трансферного обучения (Bengio, 2012; Rich feature..., 2014), которые в качестве начальных параметров используют веса моделей, предварительно обработанные на крупномасштабном наборе данных, а затем точно настраивают модели для целевых задач, которые обычно имеют более ограниченные обучающие данные. Этот процесс работает, исходя из предположения, что предварительно обученные функции являются достаточно общими и применимы ко многим приложениям для создания визуальных изображений и могут быть повторно использованы для решения другой конкретной задачи. Когда целевой набор данных невелик, предварительно обученные функции могут значительно повысить производительность и ускорить конвергенцию (Overcoming small minirhizotron..., 2020). Используя эту идею, функции, предварительно обработанные на массивных данных, таких как ImageNet, широко используются в качестве начальных весов в работах, которые достигли самых современных результатов в решении множества различных задач в области классификации изображений (Decaf: a deep..., 2014; CNN features..., 2014), локализации и обнаружения объектов (Overfeat..., 2014; Faster R-CNN..., 2015), сегментации изображений (Iglovikov, Shvets, 2018; Automatic segmentation..., 2018a; Instance-aware..., 2016), их классификации и анализе (Overcoming small minirhizotron..., 2020). Набор данных ImageNet (ImageNet..., 2009) содержит более 14 миллионов изображений, которые разделены на 1000 разнообразных классов. Однако все больше и больше исследователей ставят под сомнение эффективность предварительного обучения данных на платформе ImageNet. Было показано

(What makes..., 2016), что эффективность трансферного обучения имеет место для предварительно обученных свойств (features) только на половине набора данных ImageNet, в отличие от полного их набора. Было показано также (How transferable..., 2014), что свойства в низких слоях являются более общими и эффективными при переносе на другие конкретные задачи. Напротив, свойства из более высоких слоев, как правило, более специфичны для решения проблемы. Высказано предположение (Overcoming small minirhizotron..., 2020), что предварительное обучение в ImageNet менее эффективно по сравнению с наборами данных, относящимися к конкретной дисциплине и включающими изображения корней растений, вследствие недостаточной релевантности набора данных ImageNet.

В работе с применением трансферного обучения (Overcoming small minirhizotron..., 2020) были получены наборы данных миниризонотронных снимков корней арахиса (*Arachis hypogaea* L.) среднего размера и данных миниризонотронных снимков корней проса прутьевидного (*Panicum virgatum* L.) небольшого размера, и вручную трассированы сегменты корней в обоих наборах. Были обучены модели на основе архитектуры сверточной нейронной сети U-Net с различной глубиной на базе данных о корнях арахиса, чтобы добиться автоматизированной и точной сегментации корней по пикселям. Было также исследовано и сопоставлено влияние глубины модели на эффективность сегментации с целью нахождения подходящей глубины модели для дальнейшего изучения процесса трансферного обучения. Затем метод трансферного обучения был применен к предварительно обученным свойствам из наборов данных о корнях арахиса и к мелкомасштабному набору данных ImageNet о корнях проса с целью изучения влияния различных предварительно обученных свойств на точность сегментации. Подтвердилось, что свойства, предварительно обученные на основе небольшого набора данных о корнях арахиса, который был тесно связан с целевым набором данных о корнях проса, оказались более эффективными для решения задачи сегментации корней, чем те, которые были предварительно обучены на крупномасштабном, но менее актуальном наборе данных ImageNet. Кроме того, подтверждено, что предварительный анализ с помощью методов трансферного обучения эффективно (и необходимо) для небольших наборов данных о корнях растений. Была также показана важность применения предварительно обученных свойств полной сети (в отличие от свойств только кодирующего устройства) для обеспечения большей надежности результатов, как с точки зрения точности, так и стабильности (меньших различий в различных тестовых испытаниях) (Overcoming small minirhizotron..., 2020).

В упомянутой работе (Overcoming small minirhizotron..., 2020) было использовано два набора данных корневых RGB-изображений с помощью миниризонотрона. Первый набор данных содержал 17550 изображений корней

арахиса, а второй набор – 28 изображений корней проса. Размер изображений арахиса и проса в пикселях составлял 760×580 и 2160×1560 пикселей, соответственно. Все изображения в обоих наборах данных были получены с использованием миниризотронных систем в полевых условиях и были сопоставлены с нанесенными вручную «масками» (термин см.: Гаврилов, 2021), указывающими местоположение корней на каждом изображении. Анализ корневых параметров проводился с использованием программного обеспечения WinRhizoTron путем ручного отслеживания корневых сегментов в каждом кадре изображения. Бинарные маски достоверности были сгенерированы вручную с использованием программного пакета WinRhizoTron. Процесс заключался в рисовании вручную прямоугольников разного размера, чтобы выделить область корней и в то же время попытаться оставить почву незаполненной. Пример собранных изображений корней арахиса и соответствующих масок для определения истинности почвы показан на рис. 5. Маркировка с помощью WinRhizoTron выполняется быстрее, чем пиксельная маркировка изображений, поскольку за один раз можно маркировать большую область корневых пикселей (Overcoming small minirhizotron..., 2020).

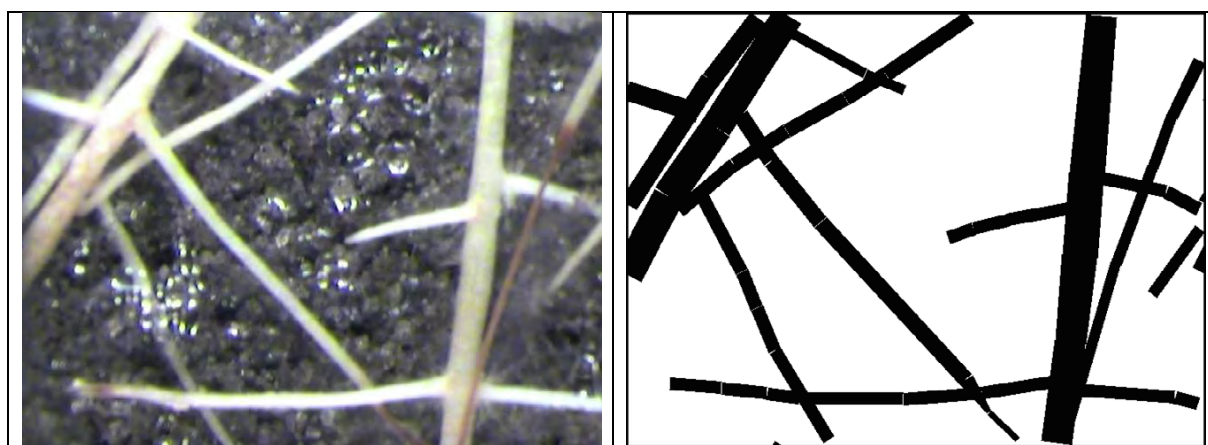


Рис. 5. Пример миниризотронного изображения корней арахиса (слева) и вручную нарисованной маски (справа) (Overcoming small minirhizotron..., 2020)

Для корневой сегментации использовалась архитектура сверточной нейронной сети U-Net (U-Net: Convolutional..., 2015; Словарь..., 2021). Левая половина архитектуры (рис. 6) работает как кодировщик, где каждый блок состоит из двух слоев свертки 3×3 , за которыми следует один слой максимального объединения 2×2 для уменьшения выборки карт объектов. Правая половина архитектуры работает как декодер, где каждый блок состоит из одного слоя транспонирующей свертки и двух слоев свертки 3×3 . Слой транспонирующей свертки увеличивает размер карт объектов в два раза. Блоки кодирования обучены извлекать плотные карты объектов из изобра-

жений, полученных с помощью миниризатора (RGB-изображений). С помощью пропускных соединений эти карты объектов объединяются с картами объектов более высокого уровня в соответствующих декодировщиках, чтобы предоставить больше пространственной информации в выходных масках. Последний слой представляет собой слой свертки 1×1 (т. е. взвешенную сумму по всем каналам объектов) для преобразования карт объектов в тепловую карту. Затем каждому пикселю присваиваются метки классов на основе вероятностей, вычисленных с помощью функции «softmax». Это активационная функция, выполняющая нелинейное преобразование на основе математической функции «взвешенная сигмоида» (Словарь..., 2021).

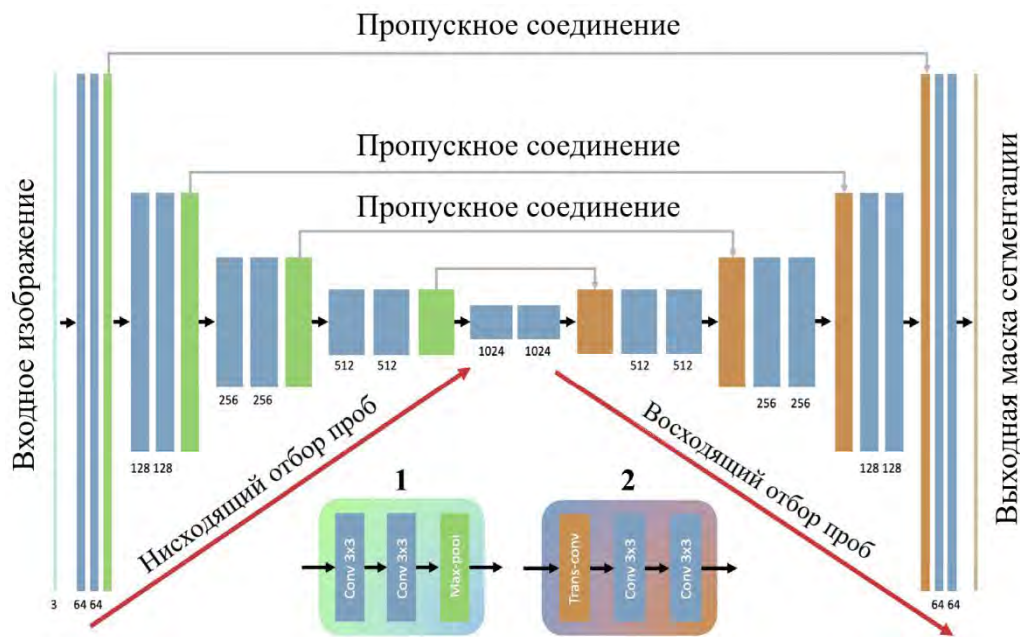


Рис. 6. Иллюстрация архитектуры кодировщика-декодировщика на основе сверточной нейронной сети U-Net. Каждый блок кодировщика (1) состоит из двух слоев свертки 3×3 (синие прямоугольники) с функцией принудительной активации и одного слоя максимального объединения 2×2 (зеленые прямоугольники). Каждый блок декодировщика (2) состоит из одного слоя транспонирующей свертки (оранжевые прямоугольники) и двух слоев свертки размером 3×3 (синие прямоугольники). Количество выходных каналов каждого слоя свертки указано в нижней части каждого синего прямоугольника. Карты объектов, извлеченные из кодировщиков, объединяются с соответствующим декодировщиком посредством пропускных соединений (skip connections). В конце используется слой свертки размером 1×1 , чтобы уменьшить количество каналов (Overcoming small minirhizotron..., 2020)

Поскольку в U-Net используется полностью сверточная сетевая архитектура (Fully convolutional..., 2015), ее можно обучать из конца в конец (end-to-end) с помощью входных изображений любого размера. Чтобы размер выходной маски сегментации не отличался от размера входных изображений, в каждом слое свертки использовано нулевое заполнение. Модель

была реализована с использованием библиотеки Pytorch (1.1.0) и обучена на графическом процессоре GTX 1080Ti с 12 ГБ оперативной памяти (Overcoming small minirhizotron..., 2020).

Нейронная сеть генерирует для каждого пикселя оценку вероятности принадлежности пикселя к корневому классу. Качество бинарной маски сегментации зависит от пороговых значений вероятности, которые обычно различаются для разных моделей. В данных экспериментах, как и в предыдущих (Root identification..., 2020), использованы кривые рабочих характеристик ресивера (приемника) (см. рис. 4) и кривые точного воспроизведения (PR) для оценки результатов сегментации. Кривые на рис. 4 показывают соотношение между истинно положительной частотой (TPR) и ложно положительной частотой (FPR) для различных пороговых значений. Значение площади под кривой рассчитывается на основе кривых ресивера для оценки общей эффективности классификации (как корневых, так и некорневых пикселей) с использованием различных пороговых значений вероятности. Идеальный показатель площади на кривой ресивера равен 1, что указывает на 100 %-ю точность классификации на всех пикселях. Кривые PR показывают соотношение между точностью и отзывом при различных пороговых значениях. В данных экспериментах значения TPR и FPR были рассчитаны на пиксельном уровне путем сравнения выходной прогнозируемой маски с истинным значением, помеченным вручную (Overcoming small minirhizotron..., 2020).

Сначала модель была протестирована на наборе данных о корнях арахиса, чтобы исследовать эффективность сегментации на изображениях корней растений с помощью миниризотрона, когда доступен набор данных среднего размера. Затем были проведены эксперименты, показывающие, как предварительно обученные функции могут помочь повысить производительность сегментации при использовании ограниченного набора данных по корням проса. Было также выполнено сравнение влияния свойств, предварительно обученных на хорошо известном массивном наборе данных ImageNet, и свойств, предварительно обученных на наборе данных по корням арахиса (Overcoming small minirhizotron..., 2020).

Глубина модели имела решающее значение для производительности, особенно когда объем обучающих данных ограничен. Более глубокие сети могут извлекать свойства более высокого уровня для повышения производительности сегментации, но их легче адаптировать к небольшим наборам обучающих данных. Чтобы найти подходящую глубину модели для набора данных по корням арахиса и для дальнейшего использования в эксперименте по трансферному обучению данных по корням проса, было реализовано три модели с глубиной 4, глубиной 5 и глубиной 6, где глубина модели означает количество кодировщиков и декодировщиков на пути нисходящей и восходящей выборки. Изображения корней арахиса были собраны по раз-

ным датам, трубам миниризотрона и глубине их залегания. Чтобы обеспечить одинаковое распределение данных тестирования и тренировочных данных, для обучения было отобрано случайным образом 90 % изображений из каждой даты, трубы и глубины залегания, а оставшиеся 10 % – для тестирования. В качестве входных данных для модели использовались целые изображения, а не отдельные фрагменты, выбранные случайным образом. Модель была полностью обучена с нуля с использованием оптимизатора SGD со скоростью обучения 0,0001 и импульсом 0,8 (Overcoming small minirhizotron..., 2020). Был установлен размер батча (batch size – количество элементов выборки, с которыми идет работа в пределах одной итерации до изменения весов; Словарь..., 2021), равный 2 из-за ограничения памяти графического процессора, и использована двоичная перекрестная энтропия в качестве функции потерь (Модификация архитектуры..., 2019; Гаврилов, 2021; Приручить нейросеть..., 2023). Все модели были обучены в течение 100 эпох (эпоха представляет собой единичную итерацию в процессе обучения и включает предъявление всех примеров из обучающего множества; см. Гаврилов, 2021) в ходе пяти опытов с различными произвольно инициализированными параметрами. Были построены кривые рабочих характеристик ресивера для оценки общей эффективности сегментации для каждой модели и на основе результатов пяти опытов рассчитаны среднее значение и стандартное отклонение полученных значений (Overcoming small minirhizotron..., 2020).

Для создания бинарной маски сегментации было установлено глобальное пороговое значение 0,4. С качественной точки зрения все модели трех уровней глубины обеспечили хорошие результаты сегментации. Большинство корней могут быть сегментированы на сложном почвенном фоне. Используемая модель может отображать реальные изменения толщины и диаметра каждого фрагмента корня. Сегментированные корни имеют однородную и гладкую форму, а не квадратную форму с промежутками в размеченных вручную масках. Согласно полученным результатам, данные модели сегментации позволяют создавать улучшенные бинарные маски корней, которые могут помочь в точном определении характеристик корней при последующих измерениях длины, диаметра, площади поверхности и т. д. (Overcoming small minirhizotron..., 2020).

Модель глубины 4 генерировала три отдельных небольших фрагмента корня вместо одного цельного. Напротив, более глубокие модели (глубины 5 и 6) были способны заполнить пробел и генерировали цельный корень. Эта способность важна при рассмотрении плотности или количества корней на определенном участке. Из-за большого разнообразия отражений трудно полностью устранить пузырьки воды на стекле трубы в результатах сегментации. С помощью данного метода удалось удалить большинство пузырьков воды, хотя в масках еще оставался некоторый остаточный шум. Выходные маски модели глубины 6 были намного чище, чем у моделей глубин 4 и 5,

что указывает на то, что сеть глубин обладает большей мощностью для обработки сложных шумов, чтобы максимально точно соответствовать поверочным маскам. Это кажется разумным, поскольку более глубокая сеть может извлекать свойства более высокого уровня для дальнейшего улучшения этапа восстановления в декодировщиках. Чтобы оценить согласованность моделей, каждая была обучена за 100 эпох для пяти опытов с различной инициализацией случайного веса. Рассчитаны TPR и FPR с использованием всего набора тестовых данных, содержащего 0,7 млрд пикселей (Overcoming small minirhizotron..., 2020).

Трансферное обучение представляет многообещающий метод. В упомянутой работе (Overcoming small minirhizotron..., 2020) было два доступных набора данных для получения предварительно обученных свойств: предварительно обученные свойства из популярного массового набора данных ImageNet и набора данных о корнях арахиса. Были проведены эксперименты на малом наборе данных о корнях арахиса, чтобы изучить эффект предварительно обученных свойств по этим двум разным наборам данных. По сравнению с набором данных ImageNet, который содержит 14 млн изображений, набор данных о корнях арахиса довольно мал, но гораздо более соответствует набору данных о корнях проса. Поскольку целью этого эксперимента было лучшее понимание предварительно обученных свойств на основе общей модели, а не поиск наиболее эффективной сетевой архитектуры, была реализована модель на основе U-Net с архитектурой нисходящего канала, аналогичной сети VGG13 (Simonyan, Zisserman, 2015). Поскольку объекты ImageNet были обучены на основе классификационной сети, можно было взять только объекты в сверточных слоях из сети VGG13 и применить их к данному кодировщику в качестве предварительно обученных объектов в данной модели. В отличие от набора данных ImageNet, набор данных по арахису содержал метки на уровне пикселей, которые можно было использовать для непосредственного обучения модели на основе U-Net сегментации. Преимущество свойств, предварительно обученных на базе набора данных арахиса, заключается в том, что можно использовать предварительно обученные свойства как для кодировщиков, так и для декодировщиков (Overcoming small minirhizotron..., 2020).

По-видимому, эти свойства декодировщика также имеют решающее значение для повышения производительности сегментации, поскольку блоки декодировщика извлекают карты объектов более высокого уровня для дополнительной выборки. Таким образом, были изучены предварительно обученные свойства не только в кодировщиках, но и в комбинации кодировщиков и декодировщиков. Чтобы провести всестороннее сравнение различных предварительно обученных свойств, были реализованы четыре модели (Overcoming small minirhizotron..., 2020), а именно: 1) S-модель, веса которой инициализируются случайным образом; 2) I-модель, кодировщики которой инициализируются с помощью предварительно обученных весов

в наборе данных ImageNet; 3) P-En-модель, кодировщики которой инициализированы с предварительно заданными весами в наборе данных по корням арахиса; 4) P-EnDe-модель, кодировщики и декодировщики которой инициализированы с предварительно заданными весами в наборе данных по арахису. Эти четыре модели имели абсолютно одинаковую архитектуру, но различную инициализацию веса. S-модель использована при сравнении в качестве базовой. Все модели были обучены на наборе данных по корням проса в течение 300 эпох. Была использована относительно большая скорость обучения для S-модели, поскольку она была обучена с нуля, и меньшая скорость обучения для I-модели, P-En-модели и P-EnDe-модели. Поскольку случайно инициализированные веса могут привести к различиям в результатах сегментации, каждая модель была обучена в 5-кратной повторности, чтобы сравнить их слаженность по производительности (Overcoming small minirhizotron..., 2020).

Чтобы убедиться в точности оценок, были использованы 79 хорошо аннотированных миниризотронных изображений корней проса для оценки производительности каждой модели, а остальное 21 изображение – для обучения. Из-за ограниченности памяти графического процессора каждое изображение корней проса было равномерно разрезано на 15 небольших изображений размером 720×510 пикселей. В отличие от набора данных по арахису, в изображениях корней проса количество корневых пикселей сильно различалось по сравнению с некорневыми пикселями. Было рассчитано соотношение некорневых и корневых пикселей для всех разрезанных изображений, которые оказались довольно изменчивыми. Установлен положительный вес 20 корневых пикселей в двоичной функции потерь перекрестной энтропии, чтобы предотвратить сильное смещение моделей в сторону большого количества некорневых пикселей. Кроме того, было трудно оценить точность классификации корневого класса на изображениях для проса на основе кривых рабочих характеристик ресивера, поскольку общая точность классификации перекрывается точностью классификации для некорневых пикселей. Поэтому были построены кривые PR, чтобы подчеркнуть эффективность классификации корневых пикселей и показать, как различные предварительно обученные свойства могут помочь в классификации корневых пикселей (Overcoming small minirhizotron..., 2020).

Были выбраны два изображения корней проса с наилучшей маркировкой вручную, чтобы показать бинарные маски сегментации, сгенерированные каждой из четырех моделей в эпохи 10, 100, 200 и 300. Качество бинарной маски сегментации зависит от пороговых значений вероятности, которые обычно различаются для разных моделей. Чтобы провести объективное сравнение, были построены кривые рабочих характеристик ресивера для каждой модели в разные периоды времени и выбрано пороговое значение, соответствующее значению FPR, равному 1 %. Значение FPR было

рассчитано на основе всех тестовых изображений, но оно для каждого отдельного изображения могло варьировать. Качественно S-модель не могла классифицировать корни до нескольких сотен эпох из-за ограниченности обучающих данных. S-модель не смогла выделить тонкие корни и ложно положительно классифицировала множество некорневых пикселей, когда цвет фона почвы был похож на цвет корней. I-модель работала немного лучше, чем S-модель, но хуже, чем P-En-модель и P-EnDe-модель. На заднем плане все еще были некоторые шумы, которые были неправильно классифицированы как корневые пиксели. Сегментированные изображения были намного чище для P-En-модели и P-EnDe-модели. Начиная с ранних этапов обучения (например, 10 эпох), P-En-модель и PEnDe-модель уже давали неплохие результаты сегментации, что указывает на то, что предварительно обученные свойства для корней арахиса были более эффективными, чем предварительно обученные свойства ImageNet (Overcoming small minirhizotron..., 2020).

В проведенных экспериментах для сегментации корней проса была исследована эффективность предварительно обученных свойств из популярного набора данных ImageNet и набора данных по корням арахиса. При сравнении результатов всех моделей установлено, что предварительно обученные свойства из обоих наборов данных повышают эффективность сегментации. Кроме того, модели могут быстрее сходиться во время обучения и, таким образом, значительно экономить время на обучение. Несмотря на то, что набор данных ImageNet является масштабным, оказывается, что предварительно обученные свойства из набора данных по корням арахиса имели лучшую производительность. Таким образом, предварительно подготовленные свойства из крупномасштабного набора данных ImageNet не всегда подходят для изображений с различной конфигурацией, свойственной корням растений. Для эффективной сегментации более важна релевантность предварительно обученного набора данных по отношению к целевому набору. Наборы данных ImageNet и для корней проса отличаются друг от друга. По-видимому, только объекты в неглубоких слоях могут помочь с результатами сегментации, поскольку низкоуровневые объекты являются более общими (How transferable..., 2014). Свойства более высокого уровня будут зависеть от конкретной проблемы, что может ввести в заблуждение при выборе модели для целевого набора данных, если предварительно обученный набор данных сильно отличается. Это может быть еще более выражено, когда модель находится на большей глубине, поскольку доля эффективных параметров в неглубоких слоях становится все меньше. Напротив, объекты из набора данных по корням арахиса, который намного меньше, но тесно связан с набором данных по корням проса, более ценны независимо от глубины модели, поскольку для изображений корней проса полезны как низкоуровневые, так и высокоуровневые объекты (Overcoming small minirhizotron..., 2020).

Чтобы сэкономить значительные усилия по аннотированию (annotations) изображений корней растений, полученных с помощью миниризотрона, потенциально рекомендуют объединить данную модель с существующими инструментами аннотирования rhizoTrak, TrakEM2 (Overcoming small minirhizotron..., 2020). Данная модель может предварительно сегментировать все необработанные изображения в качестве первого шага для быстрого получения аннотаций к каждому пикселю. Затем эти предварительно сегментированные изображения могут быть переданы в аннотированные инструменты для дальнейшего детального исправления техническими специалистами неправильно помеченных пикселей, что может сэкономить массу усилий при ручном аннотировании. С помощью предварительно обученных свойств других видов данная модель может генерировать аннотации на уровне пикселей с приемлемым качеством, даже если целевой набор данных ограничен (Overcoming small minirhizotron..., 2020).

Таким образом, глубокие нейронные сети на основе U-Net были применены для автоматизированной, точной, попиксельной сегментации корней растений на изображениях, полученных с помощью миниризотрона. Обсуждаемая модель сгенерировала высококачественные маски сегментации и устранила ошибки в поверочных масках, выделенных вручную в наборе данных по корням арахиса. Было обнаружено, что глубокие сети могут лучше обрабатывать сложные изображения, чем мелкие сети. Кроме того, была улучшена производительность сегментации в малом наборе данных по корням проса при использовании предварительно обученных свойств из крупномасштабного набора данных ImageNet и среднемасштабного набора данных по корням арахиса с последующей тонкой настройкой в небольшом наборе данных по корням проса. Получена более чем 99-процентная адекватность сегментации корней проса с помощью предварительно обученных кодировщиков и декодировщиков из набора данных о корнях арахиса. Показано, что предварительно обученные свойства как в кодировщиках, так и в декодировщиках, повышают производительность сегментации при небольшом целевом наборе данных. Предварительно обученные свойства помогают модели быстрее адаптироваться и обеспечить гораздо более стабильную производительность. Еще более важно, что свойства, предварительно обученные на базе относительно небольших данных по корням арахиса, но тесно связанных с набором данных по корням проса, оказались более эффективными, чем те, которые были предварительно обучены на основе масштабного, но менее релевантного набора данных ImageNet, что указывает на то, что релевантность более важна, чем размер выборки, когда рассматривался предварительно обученный набор данных (Overcoming small minirhizotron..., 2020).

2.4. Автоматическая сегментация корней на основе улучшенной семантической платформы OCRNet

Чтобы устранить недостатки ручной сегментации корней, исследователи применяют методы машинного обучения для автоматической сегментации корней. Машинное обучение – это метод, который позволяет машине моделировать или изучать поведение человека. Распространенные методы машинного обучения включают OTSU (Otsu, 1979), метод опорных векторов (SVM) (Cortes, Vapnik, 1995) и метод «случайного леса» (random forests) (Breiman, 2001). Был реализован метод сегментации, основанный на цветовых особенностях корней проростков пшеницы: сначала изображение корня было преобразовано из цветового пространства RGB в цветовое пространство HSI, затем был установлен порог цветовой составляющей для извлечения двоичного изображения, и, наконец, изображение было обработано с помощью алгоритма локальной нечеткой кластеризации для получения результата сегментации (An automatic segmentation..., 2009). Метод OTSU был применен для изучения автоматической корневой сегментации изображений, полученных с помощью настольных сканеров, и этот метод представляет собой алгоритм сегментации изображений, основанный на динамическом пороговом значении (Chen, Zhou, 2010). Методы пороговой сегментации обычно применимы только для автоматической сегментации изображений с простым фоном. Кроме того, для методов пороговой сегментации необходимо заранее задать подходящие пороговые значения, что приводит к плохому обобщению результатов пороговой сегментации (Automatic segmentation..., 2023).

Сверточная нейронная сеть (CNN) – это метод, предложенный для компенсации неспособности предыдущего машинного обучения обучаться автономно, подобно человеческому мозгу. LeNet-5, как одна из самых ранних CNN (Gradient-based learning..., 1998), успешно реализовала распознавание рукописных шрифтов. Позже для автоматической классификации изображений был предложен основанный на CNN AlexNet (ImageNet classification..., 2012). Предложение FCN (Fully convolutional networks..., 2015) предоставило сети CNN возможность семантической сегментации. Затем были созданы отличные методы (сети) семантической сегментации, такие как U-Net (U-Net: convolutional..., 2015), PSPNet (Pyramid scene parsing..., 2017), DeepLabV3+ (Encoder-decoder with atrous..., 2018) и OCRNet (Object-contextual representations..., 2020). С разработкой алгоритмов сегментации изображений для глубокого обучения многие исследователи применили модели сегментации изображений корней на основе CNN для автоматического исследования корневой сегментации.

Улучшенная модель DeepLabV3+ была использована для автоматической сегментации корней хлопчатника, где изображения корней были получены с помощью миниризотронов, установленных в полевых условиях.

Экспериментальные результаты показали, что эта улучшенная модель семантической сегментации хорошо работает для сегментации корней на изображениях миниризотронов с реальной почвенной средой в качестве фона (High-throughput in situ..., 2020). Сеть U-Net применяли для сегментации корней проростков сои, и экспериментальные результаты показали, что с помощью этого метода можно добиться точной сегментации корней проростков сои (Soybean seedling..., 2022). Методы сегментации на основе CNN широко использовались в исследованиях автоматической сегментации корней и показали высокую эффективность. Эти методы не только не требуют предварительной настройки соответствующих пороговых значений, но и могут быть применены для сегментации корней в реальных почвенных условиях. Чтобы еще больше повысить производительность моделей семантической сегментации, исследователи добавляли в модели сегментации корней механизмы «привлечения внимания» (attention mechanisms), чтобы расширить возможности моделей для корневой сегментации (Automatic segmentation..., 2023).

Механизм привлечения внимания – это механизм обработки информации, который фокусируется на полезной информации и игнорирует бесполезную. Классические механизмы привлечения внимания включают в себя сжатие и возбуждение (SE) (Squeeze-and-excitation networks..., 2018), модуль сверточного блока привлечения внимания (CBAM) (CBAM: convolutional..., 2018) и нелокальный модуль (Non-local neural networks..., 2018). Недавно предложенные механизмы привлечения внимания включают эффективные каналы привлечения внимания (ECA) (ECA-Net..., 2020), координацию внимания (CA) (Coordinate attention..., 2021) и глобальный механизм привлечения внимания (GAM) (Global attention mechanism..., 2021b). Поскольку механизм привлечения внимания может усилить фокусировку модели сегментации на корневых целях, этот механизм был применен в некоторых исследованиях по сегментации корней для улучшения модели сегментации и расширения ее возможностей. Например, усовершенствованная сеть U-Net с модулем SE привлечения внимания была применена для изучения сегментации корней риса, что позволило добиться на изображениях автоматической точной сегментации корней проростков риса (Pixel level segmentation..., 2021).

В настоящее время большинство исследователей корневой сегментации по-прежнему используют DeepLabV3+ и предыдущие модели семантической сегментации. В качестве модели, предложенной в последние годы, OCRNet использовала область объекта, к которой принадлежит каждый пиксель, в качестве области для извлечения контекстного представления, что является лучшим способом получения контекстного представления для каждого пикселя по сравнению с DeepLabV3+. Более того, фон изображений in situ представляет собой реальную почвенную среду, а в почве много шумов, которые мешают автоматической сегментации корней, и эти

шумы влияют на точность автоматической сегментации корней. Добавление в модель механизма привлечения внимания повышает фокусирование модели на корневых объектах и улучшает способность модели отличать корни от фона (Automatic segmentation..., 2023).

В этой связи была поставлена задача применения продвинутой модели семантической сегментации сети, улучшенной с помощью механизма привлечения внимания, на миниризотронных изображениях корней хлопчатника с использованием реальной почвенной среды в качестве фона (Automatic segmentation..., 2023). Для ее реализации были поставлены цели:

- сбор изображений корней хлопчатника с высоким разрешением *in situ* с помощью миниизотронов и с последующим комментарием изображения;
- улучшение сети OCRNet путем добавления подмодуля привлечения внимания (GAM) для оптимизации пиксельных представлений, выводимых базисом (the backbone) (Automatic segmentation..., 2023).

Были отобраны высококачественные изображения из имеющихся 96 снимков, сделанных с помощью миниризотрона с высоким разрешением. В ходе данного процесса были удалены четыре размытых изображения, и для последующего анализа оставлены 92 высококачественных изображения корней. Был применен инструментарий аннотирования LabelMe 3.16.7 (LabelMe: A database..., 2008) с целью прокомментировать эти 92 изображения и сгенерировать соответствующие аннотированные изображения, при этом корни выделены красным, а фон – черным. Среднее время аннотирования одного изображения составило 8 ч (Automatic segmentation..., 2023).

Чтобы расширить набор данных и улучшить обобщающую способность модели, полученной в результате последующего обучения, после завершения аннотирования данных было выполнено дополнение к упомянутым 92 миниризотронным изображениям. Использовано пять способов увеличения объема данных, а именно: увеличение яркости, уменьшение яркости, изометрическое увеличение, изометрическое уменьшение и добавление шума «соль с перцем». Наконец, количество изображений было увеличено до 552, и количество аннотированных изображений соответственно также было увеличено до 552, чтобы сформировать окончательный набор данных миниризотронных изображений высокого разрешения. Было сгенерировано 460 новых аннотированных изображений с помощью соответствующих операций преобразования в соответствии с расширением данных. Полученные 552 миниризотронных изображения с высоким разрешением были разделены на три набора: обучающий, валидационный (validation set) и тестовый в соотношении 6:2:2. В обучающем наборе было 330, в валидационном наборе – 111 и в тестовом наборе 111 изображений. Обучающий набор использовался для обучения сетевой модели, а валидационный набор

использовался для выбора весовых коэффициентов модели, которые показывали наилучшие результаты во время обучения модели (Automatic segmentation..., 2023).

OCRNet – это метод семантической сегментации, который делает классификацию каждого пикселя и сегментацию каждого класса более точной, дополняя представление каждого пикселя объектно-контекстным представлением (OCR) (Object-contextual representations..., 2020). Была применена модель семантической сегментации OCRNet к корневой сегментации миниризотронных изображений с высоким разрешением. В модели семантической сегментации основная часть играет роль извлечения представительского изображения (representation), что оказывает важное влияние на производительность модели сегментации (Automatic segmentation..., 2023).

HRNetV2 – это сеть, которая хорошо сохраняет изображения с высоким разрешением и хорошо подходит для сегментации изображений с высоким разрешением с удлинёнными или очень мелкими объектами (High-resolution representations..., 2019a). В полученном наборе данных миниризотронных изображений разрешение каждого изображения относительно высокое, а корни на каждом изображении очень тонкие, поэтому используемая модель должна уметь замечать мельчайшие детали корней, чтобы добиться их точной сегментации. Поскольку сеть HRNetV2 хорошо подходит для извлечения корневых представлений из миниризотронных изображений высокого разрешения, она была использована в качестве основы OCRNet для извлечения пиксельных представлений. Система HRNetV2 содержала четыре этапа с четырьмя параллельными подсетями, при этом разрешение постепенно уменьшалось вдвое и, соответственно, количество каналов увеличивалось вдвое. Первый этап содержал 4 остаточных блока, где каждый блок, так же, как в ResNet-50 (Deep residual learning..., 2016), формировался узким местом с 64 каналами, за которым следует одна свертка размером 3×3 , уменьшающая количество каналов карт объектов до C (C представлял собой количество каналов в подсетях с высоким разрешением на последних трех этапах). 2-й, 3-й и 4-й этапы содержали, соответственно, 1, 4 и 3 блока обмена. Один блок обмена содержал 4 остаточных блока, где каждый блок содержал две свертки размером 3×3 в каждом разрешении и один блок обмена в разных разрешениях. Таким образом, было в общей сложности 8 единиц обмена, то есть проводилось 8 разномасштабных слияний. В отличие от HRNetV1 (Deep high-resolution..., 2019b), HRNetV2 объединяет представления четырех подсетей с высоким разрешением на последнем этапе, полностью используя представления каждой подсети с высоким разрешением. В качестве конечного базиса была выбрана система HRNetV2-W48, где 48 – это количество каналов (C) в подсетях с высоким разрешением на последних трех этапах. Количество каналов в трех других параллельных подсетях для HRNetV2-W48 составляло 96, 192 и 384 (Automatic segmentation..., 2023).

После извлечения пиксельных представлений с использованием HRNetV2-W48 в качестве основы OCRNet посредством FCN был выведен результат грубой семантической сегментации для получения «К» областей мягких объектов (область мягких объектов относится к области, состоящей из пикселей каждого класса в результате грубой семантической сегментации). «К» было равно 2, поскольку в аннотации к упомянутым миниризованным изображениям высокого разрешения есть только два класса, то есть фон и корень. После получения областей мягких объектов пиксельные представления, полученные из базы данных, и семантические представления соответствующих «К» областей мягких объектов взвешивались и суммировались для получения «К» представлений областей объектов (Automatic segmentation ..., 2023).

В модуле распознавания текста были использованы пиксельные представления, выводимые «базисом», в качестве входных данных, а расширенные представления – в качестве выходных данных. После получения расширенных представлений выходные данные с числом классов, равным количеству каналов, получали с помощью слоя свертки 1×1 , а затем выходные данные восстанавливались до исходного масштаба с помощью билинейной восходящей выборки для получения окончательного результата прогнозирования семантической сегментации (Automatic segmentation..., 2023).

Глобальный механизм привлечения внимания (GAM) фокусируется на взаимодействии трех измерений: ширины, высоты и количества каналов на картах объектов (Global attention mechanism..., 2021b). Таким образом, GAM сокращает объем информации и расширяет интерактивные возможности глобального масштаба, что позволяет сетевой модели комплексно фокусироваться на особенностях целевых объектов. На сформированных миниризованных снимках высокого разрешения цвет корней похож на цвет почвы на заднем плане, из-за чего модели было сложнее отличить корни от почвы. Полученные изображения содержали множество сложных фоновых шумов, которые мешали модели отличить корни от фона. А сосредоточение внимания модели на корнях – это ключевой способ улучшить способность модели отличать корни от фона. Поскольку задача модели состояла в том, чтобы всесторонне учитывать особенности объектов, добавление подмодуля GAM в модель усиливало внимание модели к корням и улучшало способность модели отличать корни от фона. Поэтому система OCRNet была улучшена путем добавления модуля привлечения внимания GAM, благодаря чему была улучшена способность модели идентифицировать и сегментировать корни (Automatic segmentation..., 2023).

В подмодуле GAM канала привлечения внимания трехмерная информация карты объектов сохранялась модулем трехмерной перестановки, увеличивалась с помощью двухслойного многослойного персептрона (MLP), преобразовывалась в трехмерную информацию в исходном размерном порядке с помощью модуля трехмерной обратной перестановки и, наконец,

вводилась в сигмовидную функцию с целью получить карту канала привлечения внимания. В подмодуле GAM пространственного привлечения внимания количество каналов карты объектов сначала уменьшалось с помощью сверточного слоя 7×7 , затем использовался сверточный слой 7×7 , чтобы восстановить количество каналов, и, наконец, он вводился в сигмовидную функцию для получения карты пространственного привлечения внимания (Automatic segmentation..., 2023).

Пиксельные представления участвовали в вычислениях в модуле распознавания текста несколько раз, влияя на отдельные выходные данные в модуле. Это показывало, что пиксельные представления тесно связаны с эффектом сегментации OCRNet. Чтобы оптимизировать пиксельные представления и, таким образом, улучшить эффект сегментации в OCRNet, модуль распознавания текста был улучшен путем добавления подмодуля GAM. В улучшенном модуле распознавания текста пиксельные представления вводились в подмодуль GAM, а последний выводил оптимизированные пиксельные представления. Вместо исходных пиксельных представлений оптимизированные представления участвовали в вычислении представлений области объекта, отношения «пиксель – область» и контекстных представлений объекта (Automatic segmentation..., 2023).

Разработанная улучшенная система OCRNet имела два выходных сигнала: один представлял результат грубой семантической сегментации, выводимый с помощью FCN в качестве генератора области объекта, а другой – конечный результат прогнозирования, выводимый всей моделью. Для обоих выходных данных были использованы две попиксельные функции потерь кросс-энтропии, чтобы рассчитать эти два значения потерь отдельно, при этом вес потерь был установлен равным 0,4 для первого и 1 для второго (Automatic segmentation..., 2023).

Из-за ограниченной памяти графического процессора и того факта, что параметры модели, градиенты, состояния оптимизатора и промежуточные активации требуют затрат памяти графического процессора во время обучения, размер изображений, вводимых в сетевую модель во время обучения, не мог быть слишком большим. В процессе обучения был настроен конвейер случайной обрезки таким образом, чтобы исходные изображения с высоким разрешением были случайным образом обрезаны на вспомогательные изображения размером 512×512 пикселей перед вводом в сетевую модель. Был применен метод разложения полинома, чтобы добиться снижения скорости обучения. Размер пакета был установлен равным 4, а общее количество итераций – 40000. В процессе обучения сетевой модели были сохранены веса модели в каждой из 500 итераций, затем тестированы с помощью валидационного набора, и были выбраны наиболее эффективные веса модели для оценки ее производительности с помощью валидационного набора. Серверной средой была Windows 10, а программа была скомпилирована и запущена на Python 3.7. Модель была обучена и протестирована

в PyTorch 1.8.1 и CUDA 11.1. Сервер был оснащен видеокартой NVIDIA GeForce RTX 3080 Laptop (16G) для ускорения обучения модели (Automatic segmentation..., 2023).

Количество итераций обучения модели было установлено равным 40000 и был использован сформированный набор данных миниризотронных изображений высокого разрешения для обучения улучшенной модели OCRNet. Общее время обучения сетевой модели составило 23,5 ч. Потеря обучающего набора показана на рис. 7 (слева). С увеличением числа итераций обучения потери обучающего набора уменьшались в соответствии с общей тенденцией. После 35000 итераций потери в обучающем наборе стабилизировались в пределах 0,03, что указывало на то, что потери сравнялись и модель была хорошо обучена. Потери в валидационном наборе показаны справа (см. рис. 7). С увеличением числа итераций обучения потери валидационных наборов также уменьшались в соответствии с общей тенденцией. Хотя колебания потерь валидационных наборов были немного большими, они находились в приемлемых пределах диапазона колебаний потерь валидационных наборов. После 35000 итераций потери валидационного набора данных стабилизировались в пределах 0,029, что указывало на то, что его потери сравнялись и стабилизировались.

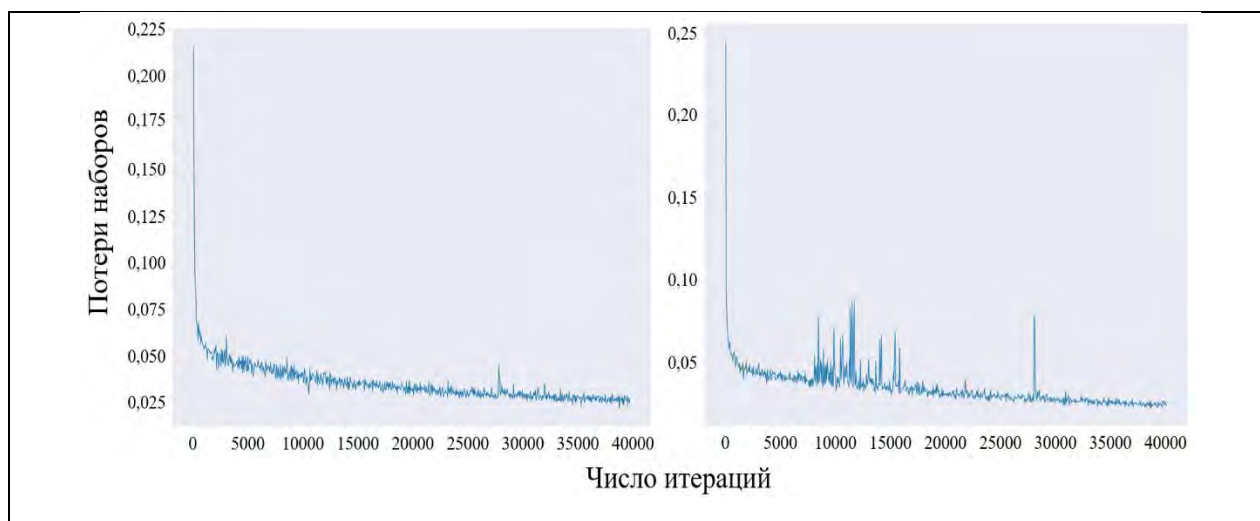


Рис. 7. Потери тренировочного (слева) и валидационного (справа) наборов (Automatic segmentation..., 2023)

В процессе обучения сетевой модели сохранялись ее веса каждые 500 итераций и тестировались с помощью валидационного набора. На рис. 8 показано миниризотронное изображение высокого разрешения в сравнении с аннотированым вручную и с сегментированным изображением. Улучшенная сеть OCRNet имела хорошую производительность корневой сегментации миниризотронных изображений с высоким разрешением. Общие результаты сегментации были близки к аннотированным изображениям.

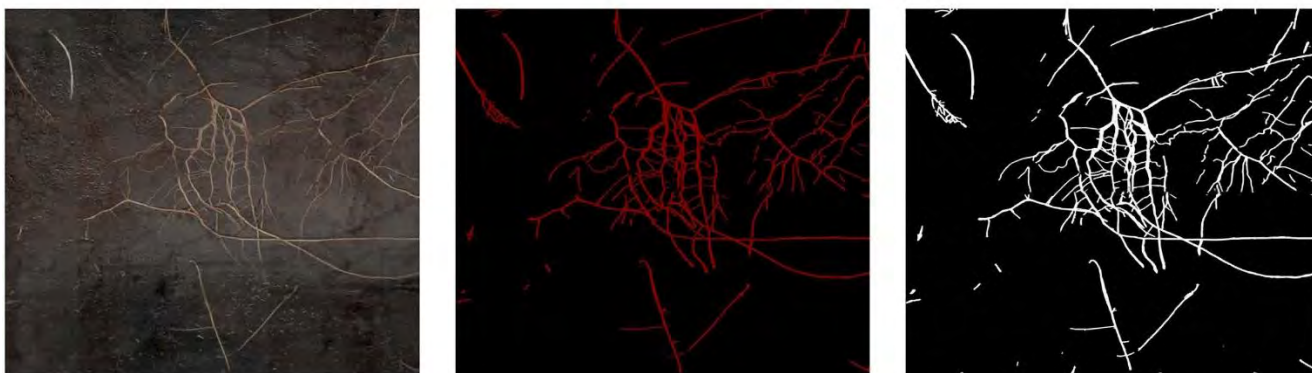


Рис. 8. Изображения: исходное (слева), аннотированное вручную (в центре) и улучшенное сегментированное согласно OCRNet (справа) (Automatic segmentation..., 2023)

В результате сегментации случайно выбранного миниризотронного изображения все корни были точно идентифицированы и сегментированы. Точность – это доля выборок, которые были правильно предсказаны как положительные, по отношению ко всем выборкам, предсказанным как положительные. Если в результатах корневой сегментации модели наблюдалась более серьезная недостаточная сегментация, точность могла быть высокой. Следовательно, точность не могла показать, насколько хорошо модель выполняет корневую сегментацию. Улучшенный метод семантической сегментации обладал более широкими возможностями. Было выбрано миниризотронное изображение высокого разрешения с очень сложной архитектурой корней (рис. 9). Благодаря высокому разрешению изображения корней (см. рис. 9) на исходном изображении была выделена красная рамка в виде прямоугольника, а затем ее масштаб был увеличен (см. рис. 9, справа), чтобы оценить точность семантической сегментации.

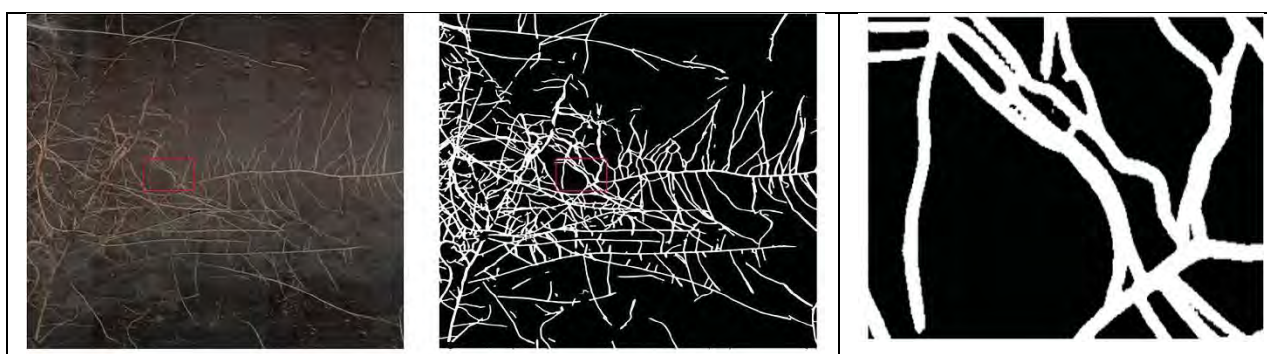


Рис. 9. Выделение фрагмента в виде красной рамки на исходном (слева) и сегментированном (в центре) изображениях. Справа – результат сегментации выделенного и увеличенного участка изображения (Automatic segmentation..., 2023)

Изображения корней, полученные в реальных условиях, содержат множество сложных фоновых шумов, которые могут серьезно помешать автоматической идентификации корней и их сегментации. Поэтому во многих

исследованиях по сегментации корней обычно использовался метод культивирования корней в идеальных лабораторных условиях, чтобы исключить эти мешающие факторы (In situ phenotyping..., 2021; Soybean seedling..., 2022; RhizoPot platform..., 2022). Корневые изображения, полученные в идеальных лабораторных условиях, содержат меньше сложных фоновых шумов, что более благоприятно для сегментации корневых изображений. Однако модели сегментации, разработанные с использованием изображений корней, полученных в идеальных лабораторных условиях, могут не соответствовать требованиям, предъявляемым к сегментации корней в реальных почвенных условиях. Миниризотроны используются, как уже отмечалось, для получения изображений корней in situ без разрушения объекта (Overcoming small minirhizotron..., 2020).

Исходные изображения, полученные с помощью миниризотронов, в основном имеют высокое разрешение (High-throughput in situ..., 2020; Development and validation..., 2022). Кроме того, в графическом процессоре обычно недостаточно памяти для загрузки изображений с высоким разрешением для обучения из-за ограниченной памяти графического процессора (Pixel level segmentation..., 2021). Если размер изображений с высоким разрешением изменить таким образом, чтобы их можно было вводить в сетевую модель для обучения, разрешение изображений будет уменьшено, и многие детали корней будут утрачены. Это не позволяет модели изучить достаточное количество корневых изображений, что приводит к снижению способности модели отличать корни от фона. Чтобы решить эту проблему, был добавлен упомянутый выше конвейер случайной обрезки изображения на вспомогательные изображения меньшего размера 512×512 пикселей перед вводом в модель для обучения. Благодаря добавлению конвейера случайной обрезки для уменьшения размера входных изображений их можно было вводить в модель для обучения, сохраняя при этом основные детали. Однако, чтобы получить высокоуровневую семантическую информацию, в процессе извлечения представлений обычная модель семантической сегментации сначала получает представления с низким разрешением путем понижающей выборки, а затем представления с низким разрешением восстанавливаются до представлений с высоким разрешением путем увеличения выборки (Deep high-resolution..., 2019b). Поэтому была использована система HRNetV2 в качестве основы модели сегментации для извлечения корневых представлений, которые сохраняли их с высоким разрешением через параллельные подсети с несколькими разрешениями в HRNetV2 (Automatic segmentation..., 2023).

Традиционный метод ручной сегментации корней на изображениях очень неэффективен. Не только скорость ручной сегментации корней низкая, но и результаты ручной сегментации корней могут быть не совсем корректными из-за проблемы зрительного утомления при ручной сегментации корней (Image processing..., 2004; DART: a software..., 2010). Поэтому был

необходим точный и быстрый метод сегментации корней, который заменяет неэффективную ручную сегментацию корней (Segmentation of roots..., 2020). В представленном исследовании (Automatic segmentation..., 2023) усовершенствованная модель OCRNet обеспечила автоматическую сегментацию корней в почве и показала хорошие результаты на полученных миниризованных изображениях с высоким разрешением, что свидетельствует о превосходстве усовершенствованного метода. Из рис. 8 видно, что результаты сегментации корней улучшенного метода очень близки к результатам изображений, аннотированных вручную. Более того, предложенной модели требуется около 0,3 с, чтобы сегментировать корневое изображение размером 2271×2550 пикселей, в то время как на его ручное аннотирование требовалось примерно 8 ч (Automatic segmentation..., 2023).

Несмотря на то, что предложенный метод позволяет автоматически сегментировать корни на миниризованных снимках высокого разрешения, полученных в реальных почвенных условиях, он имеет некоторые недостатки в сегментации корней. После сравнения и анализа исходных изображений и сегментированных изображений было обнаружено, что метод недостаточно точно сегментирует нитевидные корни и корни светлого оттенка. Из-за небольшой площади пикселя, занимаемой нитевидными корнями, модель изучила недостаточно образцов этих корней, что привело к неточным результатам их сегментации (Automatic segmentation..., 2023).

Таким образом, чтобы решить проблему низкой эффективности традиционной ручной сегментации корней и добиться автоматической сегментации корней на миниризованных изображениях высокого разрешения, полученных в реальных почвенных условиях, была усовершенствована сеть OCRNet путем добавления подмодуля глобального механизма привлечения внимания (GAM), что обусловило точную автоматическую сегментацию корней хлопчатника. Пиксельные представления, дополненные механизмом привлечения внимания, использовались для участия в вычислении соответствующих параметров в модуле распознавания текста, что впоследствии улучшило способность модели отличать корни от фона. Затем сеть OCRNet была обучена с использованием набора данных миниризованных изображений высокого разрешения, и был настроен конвейер случайной обрезки, чтобы сохранить детали на изображениях высокого разрешения в пределах объема памяти графического процессора. Усовершенствованная модель OCRNet обеспечила новый подход к автоматической и точной сегментации корней на миниризованных изображениях высокого разрешения, полученных в реальных условиях, что закладывает основу для автоматического анализа фенотипических параметров корней (Automatic segmentation..., 2023).

2.5. Сверточная нейронная сеть против ручной регистрации корней на миниризотронных изображениях

До недавних пор регистрация корней на миниризотронных изображениях, как уже упоминалось, выполнялась вручную специалистами-аналитиками. В зависимости от качества изображения и обилия корней обработка одного снимка занимала несколько часов. Это одна из причин, по которой существует очень мало долгосрочных темпоральных серий динамики роста корней с высоким разрешением. Кроме того, высокая трудоемкость не позволяет количественно оценить пространственные различия в свойствах корней и динамику их роста (Root heterogeneity..., 2017). Это означает, что самым большим препятствием для получения достоверных данных о динамике роста корней с высоким темпоральным и пространственным разрешением является трудоемкость отслеживания корней на сложных миниризотронных изображениях (As good as human..., 2023).

Недавняя разработка сверточных нейронных сетей (CNN) вызвала интерес благодаря их способности автоматически извлекать релевантные элементы непосредственно из изображений, не прибегая к помощи человека. Было показано, что средства CNN превосходят традиционные алгоритмы в большинстве задач компьютерного зрения (Sift meets CNN..., 2018) и как таковые обеспечивают мощный, недорогой и экономящий время метод полуавтоматического анализа миниризотронных изображений. Действительно, первые попытки в идеальных условиях с относительно однородным субстратом и молодыми корнями отдельных видов были многообещающими (SegRoot..., 2019; Segmentation of roots..., 2020; Fully-automated root..., 2021). Еще одним преимуществом использования CNN по сравнению с ручной сегментацией является их более высокая объективность и повторяемость. Пока условия и качество изображения относительно постоянны (например, освещенность, контрастность), точность автоматического распознавания признаков с помощью CNN также остается постоянной. Напротив, точность ручной сегментации может сильно различаться в зависимости от квалификации и состояния разных операторов (As good as human..., 2023).

Был предложен RootDetector-подход (As good as human..., 2023), основанный на сверточной нейронной сети для классификации корней и извлечения метрик длины корней из миниризотронных изображений, полученных в ходе полевых исследований. RootDetector был обучен на основе данных полевых экспериментов, которые включали различные органические почвы и виды растений. Эффективность работы RootDetector была сопоставлена с ручной работой операторов, в том числе операторов разной квалификации (начинающих, продвинутых, собственно экспертов). Кроме того, была проверена способность RootDetector классифицировать корневые пиксели и количественно определять длину корня на случайно выбранных миниризотронных полевых изображениях (As good as human..., 2023).

Для этого были сформированы три набора данных: один – для обучения сверточной нейронной сети RootDetector (обучающий набор), второй – для сравнения производительности ручной и автоматизированной сегментации корней на миниризотронных изображениях (набор для сравнения) и третий – для валидации алгоритма (валидационный набор). Обучающий набор содержал 129 изображений, в том числе 17 случайно выбранных миниризотронных изображений, отобранных в мезокосмическом эксперименте (мезокосм – любая открытая экспериментальная система, которая изучает природную среду в контролируемых условиях; исследования мезокосмов обеспечивают связь между полевыми исследованиями и строго контролируемыми лабораторными экспериментами), 47 случайно выбранных миниризотронных изображений, отобранных в полевых исследованиях (полевая выборка), а также 65 миниризотронных изображений корней сои, опубликованных ранее (SegRoot..., 2019). Набор для сравнения содержал 25 случайно выбранных миниризотронных изображений, взятых из полевых исследований, которые не были частью изображений, включенных в обучающий и валидационный наборы. Валидационный набор содержал 10 случайно выбранных миниризотронных изображений, которые не использовались в обучающем наборе. Все изображения были записаны с разрешением 2550×2273 пикселей (300 точек на дюйм) с помощью программы CI-600 In-Situ Root Imager. Для всех целей обучения и оценки использованы необработанные выходные изображения с CI-600 (As good as human..., 2023).

Эксперимент с мезокосмом был оснащен 108 пластиковыми 100-литровыми емкостями, на две трети заполненными умеренно разложившимся торфом из осоковых болот. Каждый мезокосм включал один миниризотрон, установленный под углом 45° . Мезокосмы были засажены различными видами растений, которые обычно встречаются в осоковых болотах северо-восточной Германии (*Carex rostrata*, *Carex acutiformis*, *Glyceria maxima*, *Equisetum fluviatile*, *Juncus inflexus*, *Mentha aquatica*, *Acorus calamus* и *Lycopus europaeus*). Мезокосмы включали три различных режима грунтовых вод: стабильный на уровне поверхности почвы, стабильный на глубине 20 см от поверхности почвы и колеблющийся между названными двумя уровнями каждые две недели. В период с апреля 2019 года по декабрь 2021 года миниизотроны еженедельно сканировали почву на двух уровнях глубины (0...20 см и 15...35 см), в результате чего было получено около 9500 миниризотронных изображений размером 216×196 мм. Ручное определение длины корней заняло бы около трех часов на каждый снимок, в результате чего для получения полного набора данных потребовалось бы около 28,5 тыс. ч. ручной обработки (As good as human..., 2023).

Места проведения полевых исследований были расположены в трех наиболее распространенных типах водно-болотных угодий региона: ольховый лес, проточное и прибрежное болота. Для каждого типа водно-болотных угодий была выделена пара осушенных и повторно увлажненных

участков исследования. На каждой площадке было установлено 15 минири조트ронов, сканирование с помощью которых проводилось ежемесячно на двух-четырех уровнях глубины залегания почвы (0...20 см, 20...40 см, 40...60 см и 60...80 см). В результате было получено около 12 тыс. минири조트ронных снимков, для полной ручной обработки которых потребовалось 36 тыс. ч (As good as human..., 2023).

Для генерации обучающих данных для CNN были вручную сделаны маски всех корневых пикселей на 74 изображениях обучающего набора с помощью GIMP 2.10.12 (As good as human..., 2023). Результирующие данные представляют собой двоичные черно-белые изображения в формате Portable Network Graphics, где белые пиксели представляют корневые структуры, а черные пиксели представляют некорневые объекты и почву. Все обучающие данные были проверены и скорректированы экспертом. Валидационный набор был создан таким же образом, но исключительно экспертами (As good as human..., 2023).

RootDetector включал в себя глубокую нейронную сеть (DNN), основанную на архитектуре сегментации изображений U-Net и реализованную в фреймворках TensorFlow и Keras (TensorFlow..., 2016). RootDetector состоял из четырех блоков понижающей дискретизации, четырех блоков повышающей дискретизации и конечного блока вывода. Каждый блок содержал два сверточных слоя размером 3×3 пикселя, за каждым из которых следуют выпрямленные линейные блоки (ReLU). В последнем выходном слое использована сигмовидная активация. Начиная с начальных 64 функциональных каналов, это число удваивалось в каждом нижнем блоке, а разрешение уменьшалось вдвое благодаря объединению. Каждый дополнительный блок снова удваивал разрешение с помощью билинейной интерполяции и свертки 1×1 , что уменьшало количество каналов вдвое. Важно отметить, что после каждого шага восходящей выборки карта объектов объединялась с соответствующей картой объектов, полученной на этапе нисходящей выборки. Это было важно для сохранения мелких пространственных деталей. Модификация оригинальной архитектуры включала пакетную нормализацию (Ioffe, Szegedy, 2015) после каждого сверточного слоя, что значительно ускоряло процесс обучения, и заполнение нулем вместо обрезки, как это было предложено ранее (U-Net: convolutional..., 2015) для сохранения исходного размера изображения (As good as human..., 2023).

Предварительно RootDetector был обучен на основе набора данных COCO (Microsoft COCO..., 2014), чтобы сгенерировать отправную точку. Несмотря на то, что набор данных COCO содержал большое разнообразие типов изображений и классов, не относящихся конкретно к изображениям, полученным с помощью минири조트рона, было показано (Cell image..., 2019), что при небольшом количестве аннотирований трансферное обучение даже из несвязанных наборов данных могло повысить производительность CNN до 20 %. Была проведена точная настройка упомянутого набора данных

в течение 15 эпох с помощью оптимизатора “Adam” (Kingma, Ba, 2015) и выполнено обучение на 129 изображениях из обучающего набора (17 изображений мезокосма, 47 изображений для полевых экспериментов, 65 изображений корней сои). Чтобы увеличить размер набора данных и уменьшить эффект чрезмерной подгонки, был выполнен ряд дополнительных операций, описанных в работе (Shorten, Khoshgoftaar, 2019). На многих изображениях относительно крупные корни (> 3 мм) занимали большую часть положительного (белого) пиксельного пространства, что приводило к тому, что RootDetector недооценивал детали тонких корней. Аналогичным образом отрицательное пространство (черные пиксели) между плотно расположенными параллельными корнями часто было очень маленьким и могло в меньшей степени повлиять на процесс обучения по сравнению с большими областями с небольшим количеством корней или без них. Чтобы смягчить оба эффекта, результат карты потерь перекрестной энтропии был умножен на карту весов, которая акцентировала внимание на положительно-отрицательных переходах (As good as human..., 2023).

RootDetector генерировал два типа выходных данных. Первый тип выходных данных – это файлы в формате .png в оттенках серого, в которых белые пиксели связаны с корневыми структурами, а черные пиксели представляли некорневые структуры и почву. Преимуществом изображений в формате .png является их сжатие без потерь и артефактов при относительно небольших размерах файлов. RootDetector дополнительно «скелетировал» выходные изображения и сводил корневые структуры к однопиксельным представлениям, используя функцию скелетирования (Zhang, Suen, 1984). Это помогало уменьшить влияние корней большого диаметра на последующие анализы. Второй тип выходных данных представлял собой файл значений, указывающих количество идентифицированных корневых пикселей после скелетирования, количество ортогональных и диагональных соединений между пикселями после скелетирования и оценку физической суммарной длины всех корней для каждого из них. Третий тип данных использован в исследовании тонких корней, обеспечивающих большинство жизненно важных функций, таких, как транспортировка питательных веществ и воды (Sensitivity of four ecological..., 2015). В заданном пространстве сделан акцент на тонких корнях, поскольку они обычно занимают относительно меньшую часть площади на 2D-изображении по сравнению со скелетными корнями. Чтобы получить оценки физической длины по скелетонизированным изображениям, RootDetector подсчитывал ортогональные и диагональные связи между пикселями скелетонизированных изображений (Accurate root length..., 1999).

Поскольку миниризотронные изображения, полученные в полевых условиях, охватывали множество различных субстратов, корни разных видов растений имели различия в качестве изображений, а также то, что отслеживание корней занимало очень много времени, было решено увеличить

количество изображений, отслеживая корни только на небольших участках, чтобы охватить наибольшее количество возможных случаев (As good as human..., 2023). Для этого в случайном месте на каждом из изображений был размещен прямоугольник размером 1000×1000 пикселей ($8,47 \times 8,47$ см) в наборе для сравнения. Участники ручной сегментации должны были проследить только корни в пределах этого прямоугольника. Аналогичным образом были предоставлены изображения RootDetector, на которых части изображения за пределами прямоугольника были закрыты. Все группы использовали RootSnap! 1.3.2.25 – векторный инструмент для ручного отслеживания корней на каждом из 25 изображений в наборе для сравнения (As good as human..., 2023). Выбор был сделан на RootSnap! благодаря успешному опыту работы с программным обеспечением и его относительной простоты в использовании. Затем общая длина всех корней была экспортирована в виде файла csv для каждого ручного исполнителя и сравнена с данными RootDetector о длине корней (As good as human..., 2023).

Программа RootDetector продемонстрировала высокую способность корректно сегментировать корни в валидационном наборе миниризотронных изображений, которые не использовались на этапе обучения. Корреляция между общим количеством корневых пикселей, обнаруженных автоматически и вручную, оказалась очень высокой ($r^2 = 0,99$), с равномерным распределением остатков по всему диапазону данных (рис. 10, а). Корреляция была высокой и после скелетирования ($r^2 = 0,96$; рис. 10, б) (As good as human..., 2023).

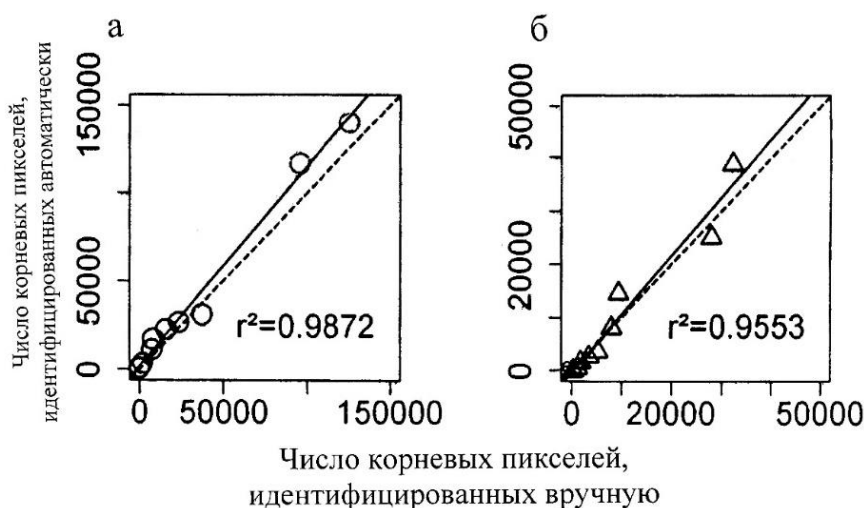


Рис. 10. Зависимость между общим количеством корневых пикселей (слева) и количеством корневых пикселей после скелетирования (справа), обнаруженных автоматически с помощью CNN, и количеством пикселей, обнаруженных при ручной сегментации, на основе десяти сегментов изображений размером 1000×1000 пикселей ($8,47 \times 8,47$ см).

Пунктирные линии представляют соотношение 1:1, сплошные линии – зависимость, полученную путем регрессионного анализа (As good as human..., 2023)

Программа RootDetector обеспечила общее преимущество в виде идеальной воспроизводимости и объективности, что ранее вызывало сомнения у специалистов-аналитиков (A starting guide..., 2021). Проведенное исследование ясно показало, что оценки длины корней зависят от уровня профессионализма ручных операторов: новички регистрировали почти в 3 раза большую длину корней на 1 см^2 каждого изображения по сравнению с экспертами-аналитиками. У более опытных аналитиков этот разброс сократился, т. е. чем больше времени аналитики тратили на анализ корневых изображений, тем более схожими становились их оценки. На обучение RootDetector было потрачено (1300 ± 200) ч. По сравнению с продолжительностью ручного аннотирования корней (около 60 тыс. ч), это свидетельствует об огромном различии эффективности двух методов (As good as human..., 2023).

До сих пор ручное аннотирование корней на изображениях, полученных с помощью миниризотрона, было узким местом при изучении динамики роста корней в высоком пространственном и темпоральном разрешении. Существуют автоматизированные миниризотроны для полевых исследований, но ручной анализ полученных изображений до сих пор не позволял в полной мере использовать их потенциал в плане темпорального разрешения и воспроизведения (Allen, Kitajima, 2013; High-resolution minirhizotrons..., 2021). Полученные результаты по методу автоматизированного обучения устраняют это ограничение. Предполагается (As good as human..., 2023), что для обучения алгоритма на основе данных независимого эксперимента потребуется примерно 25...60 обучающих изображений размером 2550×2273 пикселей, что может занять примерно 150...300 ч ручного аннотирования. Это означало бы, что обучение и использование алгоритма требуют меньше усилий, чем ручной анализ изображений уже после 70 снимков, что было бы достигнуто при использовании 6 миниризотронов с 3 уровнями изображения всего за один месяц еженедельного отбора проб. Поскольку миниризотронные трубы являются наименее дорогостоящей частью экспериментальной установки, а размеры корней сильно варьируют в пространстве, желательно иметь большее количество миниризотронных труб. Известно, что в высокопродуктивных экосистемах продолжительность жизни тонких корней может составлять всего несколько дней или недель (Eissenstat, Yanai, 1997), что означает необходимость в высоком темпоральном разрешении (т. е. в большей частоте наблюдений) в дополнение к пространственному. Эта цель может быть достигнута только в том случае, если полученные изображения будут обрабатываться автоматически (As good as human..., 2023).

Таким образом, сверточная нейронная сеть RootDetector обеспечивает надежный и эффективный метод регистрации корней на миниризотронных изображениях. По сравнению с ручной обработкой RootDetector экономит ресурсы, дает объективные и воспроизводимые результаты, сопоставимые

с результатами ручной обработки. Кроме того, RootDetector дает не только оценку корневых пикселей, но и показатели длины тонких корней, которые используются при оценке их ЧПП. Применение полученных результатов в иных экосистемах потребует переобучения алгоритма, но эти первоначальные и разовые инвестиции могут окупиться уже после получения примерно 70 изображений, т. е. в течение обычного периода исследования. В сочетании с автоматизированными миниризотронами этот инструмент для автоматического анализа миниризотронных изображений обеспечивает беспрецедентную детализацию и объективность результатов исследований динамики роста корней, тем самым решая глобально важные экологические проблемы (As good as human..., 2023).

2.6. Преобразование данных миниризотрона в показатели биомассы корней

Для преобразования данных миниризотрона в показатели биомассы корней требуется одновременное взятие их выборок для сортировки и получения взаимосвязей их длины и биомассы (Vogt, Vogt, Bloomfield, 1998). Длина корня обычно измеряется на миниризотронных изображениях и может быть выражена в единицах длины, отнесенной к площади окна (кадра) или к длине трубы. При делении общей длины корня на общую наблюдаемую площадь кадра миниизотрона эти двумерные (2D) наблюдения могут быть представлены в виде плотности длины корня в таких единицах измерения, как длина корней, отнесенная к площади окна трубы ($\text{см} \cdot \text{см}^{-2}$) или ($\text{м} \cdot \text{м}^{-2}$). Можно рассчитать также площадь тонких корней, умножив наблюдаемые длины и диаметры корней. Тогда плотность площади корней определяется как площадь тонких корней, наблюдаемых на миниризотронном изображении, отнесенная к площади миниризотронного изображения ($\text{см}^2 \cdot \text{см}^{-2}$) или ($\text{м}^2 \cdot \text{м}^{-2}$) (Patterns of ponderosa pine..., 1995).

Хотя отношение длины корня к площади окна (кадра) позволяет сравнивать данные, собранные с помощью миниризотронов с различными конфигурациями (Root turnover..., 1992; Smit, Zuin, 1996; Effects of elevated..., 1996; Effects of elevated CO_2 ..., 1997), эти единицы измерения напрямую не сопоставимы с наземными единицами измерения. Кроме того, другие измерения структуры и динамики подземного яруса, как правило, выражаются в расчете на единицу объема почвы или на единицу площади ее поверхности на заданную глубину. Например, почвенные керны могут дать точную оценку длины корней и биомассы на 1 м^3 почвы или на 1 м^2 площади поверхности почвы вплоть до максимальной глубины извлечения керна. Для получения аналогичных оценок биомассы, продукции и массооборота

корней, полученных с помощью миниризотрона, их необходимо преобразовать в объемные данные. Это преобразование позволяет представить данные в форме, удобной для описания экосистемных процессов и сравнения с другими показателями (Advancing fine root..., 2001).

Расчет плотности длины корней на единицу объема предполагает, что двумерные миниризотронные изображения имеют небольшую глубину резкости вокруг трубы, в пределах которой можно было бы наблюдать все корни. Обычно глубина резкости, используемая при таком подходе, варьировала от 2 мм (Root production..., 1997) до 3 мм (Sanders, Brown, 1978; Itoh, 1985). Чтобы получить плотность длины корней на единице объема почвы, наблюдаемая длина корней делится на произведение площади окна миниризотрона и глубины резкости

$$RLD_V = L / (A \times DOF), \quad (3)$$

где RLD_V – объемная плотность длины корней, $\text{м} \cdot \text{м}^{-3}$;

L – длина корней, наблюдаемая в окне миниризотрона, м;

A – наблюдаемая площадь окна мини-изотронного, м^2 ;

DOF – глубина резкости, м (Advancing fine root..., 2001).

Объемная плотность длины корней может быть преобразована в плотность биомассы, если известна «удельная длина корней», или длина корней, приходящаяся на единицу их биомассы. Удельная длина корней сильно варьирует в зависимости от размера корней и обычно рассчитывается для нескольких классов толщины корней, извлеченных из почвы. Плотность корневой биомассы на единицу объема почвы может быть рассчитана следующим образом:

$$RBD_V = \sum(RLD_i / SRL_i), \quad (4)$$

где RBD_V – объемная плотность биомассы корней, $\text{г} \cdot \text{м}^{-3}$;

RLD_i – объемная плотность длины корней ($\text{м} \cdot \text{м}^{-3}$) для i -го класса толщины;

SRL_i – удельная длина корней ($\text{м} \cdot \text{г}^{-1}$) для i -го класса толщины (Advancing fine root..., 2001).

Если плотность биомассы корней измеряется по почвенным кернам, изъятым в непосредственной близости от миниризотронных труб, то можно выполнить прямую калибровку плотности длины корней по площади окна ($\text{м} \cdot \text{м}^{-2}$) вместо объемной плотности биомассы корней ($\text{м} \cdot \text{м}^{-3}$) без необходимости предварительного преобразования в объемную плотность длины корней с учетом «глубины резкости» (уравнение (3)). Однако эта прямая ка-

либровка зависит от наличия хорошей корреляции длины корней в миниризотроне с плотностью биомассы в ближайшем почвенном керне. Учитывая крайнюю изменчивость плотности корней в очень коротких пространственных масштабах (Jackson, Caldwell, 1993), это бывает трудно достижимо (Advancing fine root..., 2001).

Одно из основных преимуществ миниризотронов перед отбором почвенных кернов, как уже отмечалось, заключается в возможности отслеживать появление, рост и исчезновение отдельных тонких корней с течением времени, что позволяет легко оценить продукцию, отмирание и массооборот корней по каждому периоду отбора проб (Hendrick, Pregitzer, 1996; Majdi, 1996). Используя упомянутые выше методы, можно рассчитать объемную плотность длины корней (RLD_V) или плотность биомассы корней (RBD_V) при каждом миниризотронном отборе проб в качестве оценки биомассы корней. Используя подход «глубины резкости», можно оценить плотность роста корней, используя сумму приростов длины всех корней, которые появились или удлинились с момента последней выборки, используя уравнение (3). Продукция и массооборот могут быть выражены в виде плотности биомассы корней путем преобразования с помощью уравнения (4) (Advancing fine root..., 2001).

В качестве примера практической реализации упомянутых расчетов использованы результаты исследования о влиянии повышенного содержания CO_2 и азотных удобрений на рост корней сосны оregonской (Advancing fine root..., 2001). Рассадку выращивали из семян в камерах с открытым верхом в течение более 5 лет по факторной схеме с тремя обработками CO_2 и тремя вариантами азотных удобрений (Effects of elevated..., 1996). Видеоизображения собирались с помощью миниризотронных труб каждые два месяца. Объемная плотность длины корней (< 2 мм в диаметре) была рассчитана с использованием уравнения (3) при площади окна 182 мм^2 и глубине резкости 2,5 мм. Объемную плотность биомассы корней рассчитывали с помощью уравнения (4) с определенной удельной длиной корней $11,72 \text{ м} \cdot \text{г}^{-1}$ при их диаметре от 0 до 1 мм и $2,31 \text{ м} \cdot \text{г}^{-1}$ при диаметре от 1 до 2 мм, которые были определены эмпирически по почвенным кернам, извлеченным рядом с трубами миниризотронов. Значения плотности были пересчитаны на площадь поверхности почвы путем умножения на глубину отбора проб (0,46 м). Используя эти методы, при каждом интервале отбора проб биомассу оценивали по всем наличным тонким корням, продукцию оценивали по длине вновь появившихся корней плюс увеличение длины уже имеющихся корней, а массооборот (смертность) оценивали по длине исчезнувших корней плюс сокращение длины наличных корней (рис. 11).

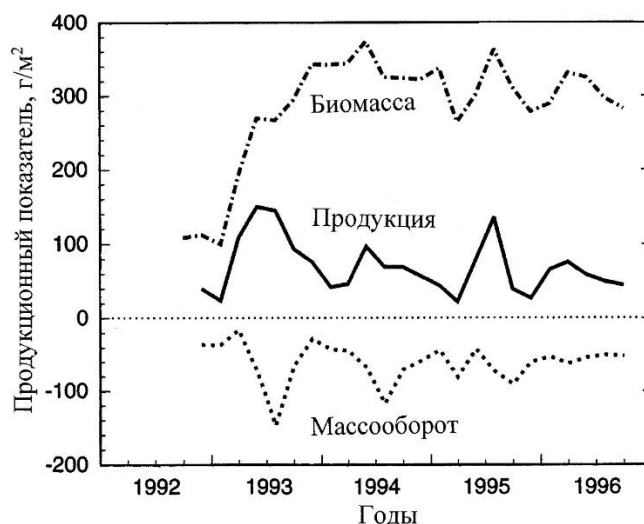


Рис. 11. Календарная динамика биомассы, продукции и массооборота корней диаметром < 2 мм (г/м^2 на глубину 0,46 м) в камерах с открытым верхом при обработке семян сосны оregonской на уровне 700 мкг/г CO_2 и дозе азотных удобрений 20 г/м^2 (Elevated CO_2 ..., 2000). Отбирались пробы и производились оценки каждые 2 месяца. Биомасса и продукция представлены как положительные значения, а массооборот — как отрицательные (Advancing fine root..., 2001)

Одним из преимуществ использования миниризотронов является возможность отслеживать судьбу отдельных корней в течение длительных периодов времени (Hendrick, Pregitzer, 1996; Majdi, 1996). Повторные наблюдения за отдельными корнями показывают демографическую ситуацию в различных группах корней и делают возможным анализ их выживаемости и расчет продолжительности жизни. Разделение корней на живые и мертвые часто бывает неоднозначным (Vogt, Vogt, Bloomfield, 1998). Исчезновение вследствие разложения тонких корней — одна из используемых конечных точек для определения их массооборота (Elevated CO_2 ..., 2000), но продолжительность жизни, определенная таким образом, фактически завышается. Даже при визуальной регистрации отмерших корней с помощью миниризотронных изображений они, как правило, недооцениваются, что приводит к завышенным оценкам продолжительности жизни (Vogt, Vogt, Bloomfield, 1998). И наоборот, продолжительность жизни корней, определяемая исключительно изменением цвета с белого на коричневый, может быть занижена, если коричневые корни не всегда отмирают (Eissenstat, Yanai, 1997).

Все тонкие корни, которые впервые появляются в данный момент времени, могут быть определены как «когорта», и их выживаемость может быть прослежена с течением времени в более поздних выборках (рис. 12, а). Часто продолжительность жизни некоторых корней превышает период наблюдения и фактически остается неизвестной, что делает невозможным вычисление их средней продолжительности жизни. Простые описания закономерностей долговечности корней могут быть сделаны в терминах

пропорций, которые сохранялись дольше, чем указанные пороговые значения (Differences in root..., 1998). Есть сообщения о средней продолжительности жизни корней, которая может быть рассчитана при условии, что неизвестная ее часть составляет менее 50 % (Effects of elevated CO₂..., 2000).

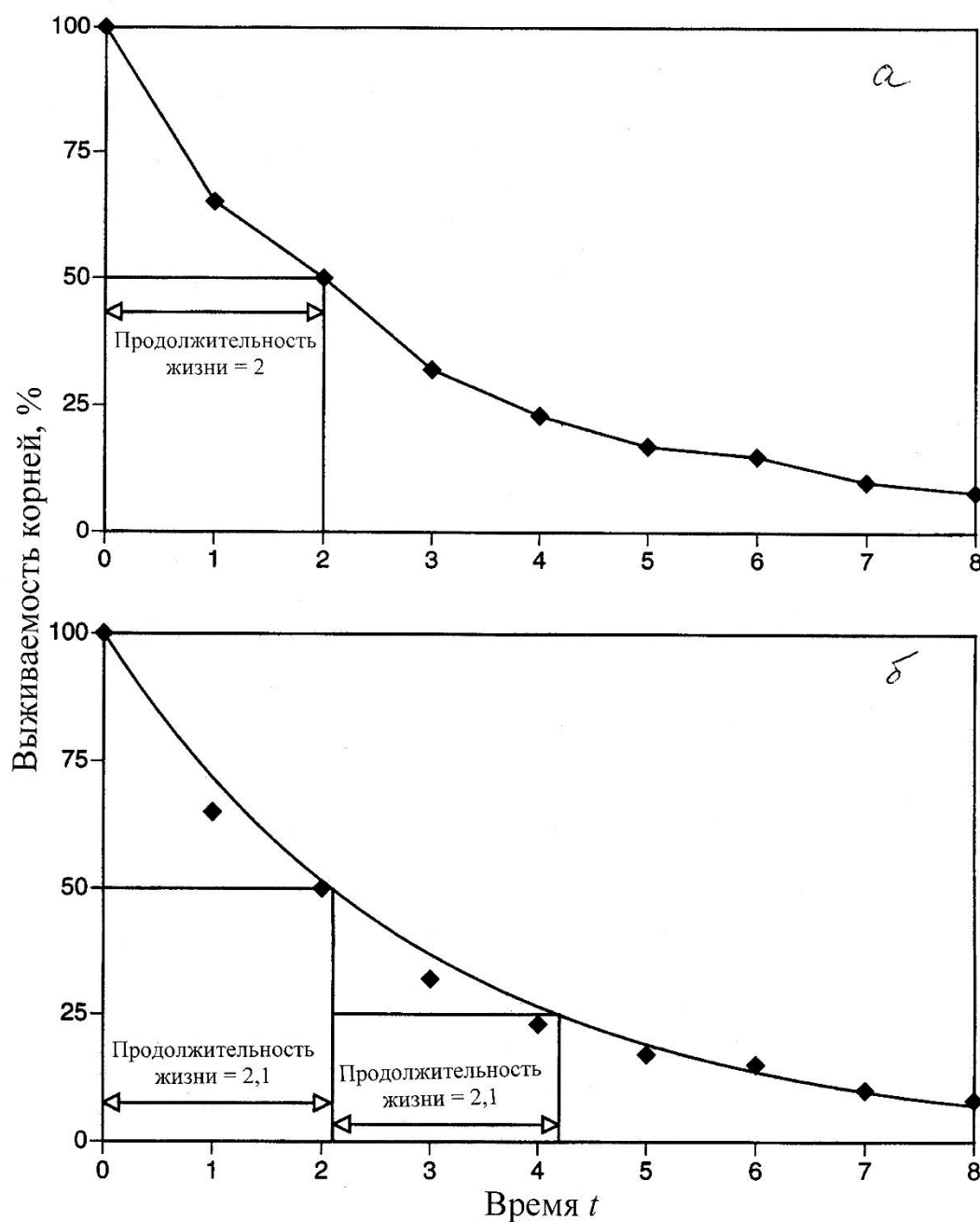


Рис. 12. Пример кривой выживаемости для основной когорты: *a* – эмпирическая кривая выживаемости, показывающая оценку медианной продолжительности жизни, где выживаемость равна 50 %; *б* – кривая экспоненциального спада формы ($S_t = S_0 e^{-\lambda t}$) соответствует полученным данным, показывая постоянный период полураспада в двух точках кривой выживаемости (Advancing fine root..., 2001)

В качестве альтернативы статистические распределения могут быть сопоставлены с кривыми выживаемости корней, которые затем описываются в терминах значений параметров. Было рассмотрено несколько таких распределений для анализа выживаемости корней (Differences in root..., 1998). Наиболее широко используемой моделью является экспоненциальная функция затухания ($S_t = S_0 e^{-\lambda t}$), в которой уровень смертности остается постоянным с течением времени.

В этой модели «период полураспада» – это период времени, в течение которого 50 % корней, имевшихся в начале интервала, погибли к концу интервала (рис. 12, б). В нескольких исследованиях с использованием миниризотронов эта модель использовалась для количественной оценки продолжительности жизни корней в терминах периода полураспада (Growth, loss, and vertical..., 1999).

Глава 3

АРХИТЕКТУРА КОРНЕВЫХ СИСТЕМ

3.1. Общие положения

Основные функции корневой системы растений – это получение почвенных ресурсов (в основном воды и питательных веществ) и обеспечение стабильности для поддержания вертикального положения растения (Калинин, 1983, 1991). Структура корневой системы также играет важную роль в поглощении и хранении питательных веществ, отложении и выводе биохимических соединений и во взаимодействии с симбиотическими организмами (Pagès, 2002). У древесных как тонкие, так и крупные (скелетные) корни, по-своему способствуют выполнению этих функций. Почвенные ресурсы поглощаются тонкими корнями и транспортируются к побегам скелетными корнями, поддерживающими сеть тонких корней. Механическая стабильность в основном обеспечивается скелетными корнями. Различие между скелетными и тонкими корнями в основном основано на их диаметре, при этом соответствующий предел часто устанавливается равным 2 мм (Böhm, 1979). Эту классификацию следует рассматривать как произвольную, и было бы неправильно отождествлять диаметр корня с какой-либо конкретной его функцией; это всего лишь вспомогательное средство для получения информации (Böhm, 1979). Одревесневшие корни отличаются от тонких тем, что их продолжительность жизни приближается к продолжительности жизни растения, в то время как тонкие корни могут иметь несколько массовых оборотов за сезон (Danjon, Reubens, 2008).

Вследствие специфических функций и более равномерного распределения по площади тонкие корни древесных растений часто оцениваются с помощью почвенных монолитов, отбора почвенных кернов из почвы и т. д. В них обычно указывается количество корней, длина, поверхность, объем, количество корневых окончаний и биомасса в единице объема (Böhm, 1979). Динамика роста тонких корней также изучается с помощью таких методов, как повторное извлечение почвенных кернов, использование емкостей вращающегося миниризотрона и ризотронных установок. Последние два метода позволяют исследователю последовательно наблюдать за корнями конкретных растений во время их роста в почве (An inflatable minirhizotron..., 1991; Pateña, Ingram, 2000; Applications and limitations..., 1990; Architectural analysis..., 2003).

Корни, как и побеги, представляют собой динамичные разветвленные структуры, берущие начало у шейки ствола растения. Они образуют «систему» в том смысле, что их компоненты соединены в организованную сеть (Pagès, 1999). Их функционирование в значительной степени зависит от архитектуры всей корневой системы, представляющей собой трехмерную структуру подземной части растения, включая как топологическое расположение компонентов, так и их геометрические характеристики. Топология имеет дело с физическими связями между компонентами растений, в то время как геометрия включает форму, размер, ориентацию и пространственное расположение компонентов (A method for describing..., 1999; Godin, 2000; The role of fine..., 2007a). Геометрические признаки в основном участвуют в обмене растений с окружающей средой, закреплении и потреблении ресурсов, в то время как топология может использоваться для построения биологически обусловленных последовательностей, встроенных в оси, или может рассматриваться как основа для внутренних потоков энергии, массы и информации (A method for describing..., 1999).

Сбор данных о корневых системах может осуществляться при различных уровнях детализации в зависимости от цели исследования. Каждую корневую систему можно просто взвесить для определения биомассы (Ritson, Sochacki, 2003) или разрезать на сегменты и отсортировать по диаметру для определения общей длины корней и их биомассы (Le Goff, Ottorini, 2001). Эти данные также могут быть использованы для более или менее детальных исследований архитектуры, включая только топологию (Fitter, 1987), только положение корневого объема (Wilson, 1975; Coutts, Lewis, 1983; Development of structural root..., 1999; Обумахов, 2014; Тюкавина, Попова, 2022) или как топологию, так и геометрию (Калинин, 1975; 1978; 1983; 1991; Morphology of the structural... 1983a; Structural root architecture..., 1999a; Structure and fractal dimensions..., 2000).

М. И. Калинин (1983) подчеркивал важность знаний об архитектуре корней деревьев в лесоведении: «Отсутствие четких, достаточно научно обоснованных морфологических характеристик корней и корневых систем, выделения морфологических элементов и описания их взаимосвязей лишает лесоведение важных элементов научного познания законов формирования корневых систем методом сравнительной экологии» (с. 3). Сказанное определяет важность исследований архитектуры корневых систем деревьев в аспекте не только топологии и геометрии, но и лесоведения.

3.2. Оценка и анализ 3D-архитектуры корневых систем деревьев

В России анализ вертикального строения лесного полога выполнялся путем деления его пространства на биогеогоризонты, или слои с разной интенсивностью продукционной деятельности, отражающие гетерогенность фитосреды (Бяллович, 1960; Уткин, Дылис, 1966). Позднее в вертикально-фракционном распределении надземной биомассы стали выявлять некоторые закономерности, как продукционно-инвариантные (Вертикально-фракционное..., 1986; Пространственная структура..., 1987), так и чисто формальные, математические (Гельберг, Кузнецов, 1976; Кибзун, Ле Чонг Кук, 1979; Усольцев, 2013). Исследование архитектуры растений на примере крон тропических деревьев известно под названием «архитектурный анализ» (Hallé, Oldemann, 1970; Barthélémy, Caraglio, 2007). Одной из целей архитектурного анализа является выявление эндогенных процессов роста, и основан он на изучении того, как функционирует меристема каждой оси и как устанавливаются иерархические отношения между осями (Atger, Edelin, 1994, 1995; Architectural analysis and modelling..., 1995). Полная и подробная количественная 3D-оценка архитектуры растений была начата в работах (de Reffye, 1979; Fisher, Honda, 1979) и позднее развита в работах (Godin, 2000; Modelling root system growth..., 2000a; Measurements for functional-structural plant..., 2007).

Традиционные не объемные методы измерения архитектуры корней основаны либо на фотографиях и чертежах в горизонтальной плоскости и по вертикальному профилю (McMinn, 1963; Watson, O'Loughlin, 1990), либо на топологических измерениях (Fitter, 1987), либо на множественных 2D-измерениях корней на профиле стенки траншеи (Böhm, 1979), или на основе частично количественных измерений структуры корней (Soethe, 2006). Использование последнего в сочетании с методами моделирования позволяет получить 3D-характеристику архитектуры корневой системы (Modelling root system growth..., 2000a; An introduction on below-ground..., 2000b; Architectural analysis and synthesis..., 2003; A numerical investigation..., 2005; Root system development..., 2006). Такие частичные оценки архитектуры корней направлены на измерение только ограниченного набора архитектурных характеристик, таких как топология, длина междоузлий и угол ветвления, измерение только корневых сегментов (Root system development..., 2006) и/или изучение длины корней и динамики ветвления с помощью полевых ризотронов (Jourdan, Rey, 1997). Были использованы ручные измерения площади поперечного сечения корней в 3D-формате, что давало информацию главным образом о пространственном распределении объема корней (Etudes racinaires..., 1995; Development of structural root..., 1999; Sundström, Keane, 1999; Nieuwenhuis, Wills, 2002). С помощью данного метода пространство для роста корневой системы разделялось

на концентрические цилиндры (Nielsen, Hansen, 2006), и там, где корни пересекались с одной из стенок виртуального цилиндра, определялись поперечное сечение, вертикальный угол и азимут (Development of structural root..., 1999). Это позволило измерять распространение корней на разной глубине залегания в почве и на разных расстояниях от дерева. Основные недостатки этого метода заключались в том, что структура корней и разветвлений измерялась только в определенных точках пространства и не было возможности описания корней между стенками цилиндра. Более того, в рамках одного эксперимента диаметр и дно цилиндра фиксированы, в то время как размер дерева изменчив. Установлено, что методы 3D-оцифровки дают достаточно точную информацию и не требуют большого дополнительного времени (Structural root architecture..., 1999).

Рост надземных побегов, как правило, происходит довольно равномерно. Поэтому оценка 3D-архитектуры побегов часто проводилась путем измерения топологии, длительности цикла роста, диаметров и углов ветвления ствола и ветвей (Growth units construction..., 1991; Ontogenetic trends..., 2006). Поскольку почвенная среда играет решающую роль в развитии корневой системы, различия в ее условиях часто приводят к неоднородному распределению крупных корней (Wind stability factors..., 1997), которые также могут демонстрировать довольно асимметричное развитие, например, в зависимости от направления склона, преобладающего ветра или направления рядов посадки (A fractal root model..., 2004; Root architecture..., 2005; The architecture of *Picea*..., 2006a; Anchorage of coniferous trees..., 2006b). Даже для клоновых растений одного возраста, растущих на одинаковом расстоянии друг от друга и в довольно однородных почвенных условиях, существуют существенные различия в некоторых характеристиках корневой системы (Harrington, DeBell, 1996). Несмотря на возможности, предоставляемые вышеупомянутыми методами, для понимания структуры и функционирования корневой системы в целом необходимо полное количественное определение архитектуры корневой системы в 3D-формате (Morphology of the structural..., 1983a).

Изучение топологии, или характера соединения корневых сегментов друг с другом, дает возможность гораздо более детально понять развитие архитектуры корневой системы. В исследованиях влияния ветра и/или уклона местности на структуру корневой системы деревьев в основном рассматривали пространственное (радиальное, круговое и вертикальное) распределение объема корней (Root system architecture..., 2005; Influence of wind loading..., 2005; The architecture of *Picea*..., 2006a; Anchorage of coniferous trees..., 2006b). Данные топологии использовались только для расчета распределения объема, длины и количества корней второго порядка. Однако, используя тот же тип анализа, было получено гораздо более подробное представление о влиянии преобладающего ветра или методов посадки на архитектуру корневой системы (Root architecture and wind-

firmness..., 2005). Были совместно рассмотрены объем корней, их длина и распределение ветвлений в различных корневых блоках системы, для чего осуществлялись измерения топологии (Danjon, Reubens, 2008).

Прежде, чем начать изучение архитектуры корней, их необходимо извлечь из почвогрунта. Существует несколько способов извлечения корневых систем, включая выкапывание или выкорчевывание с корнем в качестве инвазивных методов. Ручные земляные работы с использованием лопат и ручных инструментов являются наиболее трудоемким и отнимающим много времени методом. Например, полное выкапывание корневой системы из грунта объемом 5 м³ с удалением всех крупных корней занимало до 8 человеко-дней (Root system architecture of woody..., 2007b). Преимущество мокрой (водоструйной) выемки заключается в том, что она выполняется быстрее, а при низком давлении воды повреждение мелких корней происходит гораздо реже. На песчаных почвах мокрая выемка грунта производится намного быстрее, чем сухая, но с увеличением содержания глины преимущество во времени сокращается (Stoeckeler, Kluender, 1938). Основными недостатками мокрой выкопки являются большое количество необходимой воды (Böhm, 1979) и тот факт, что более тонкие корни при намокании имеют тенденцию слипаться, что препятствует эффективному изучению разветвления корней или связи корней с конкретными особенностями почвы (Gross, 1995; An investigation to assess..., 1995). Гидравлическая выемка грунта может привести к минимальному заметному воздействию на живые корни, а после выемки корни при желании можно осмотреть. Выкапывание рекомендуют производить постепенно, слоями или секторами, чтобы свести к минимуму разрушение структуры, закрепляя корни на нужном месте с помощью шестов и стяжек или подвешивая крупные корни к деревянным доскам, протянутым от пня до краев выемки (Edwards, 2003). Как только корневая система освобождена, есть две возможности: либо измерить корневую систему в ее исходном положении, пока она еще находится в поле (Structure and fractal dimensions..., 2000), либо извлечь корневую систему из почвы и измерить ее в другом месте (Root system architecture... 2005). Когда корневая система удаляется с поля, она остается защищенной от внешних воздействий, но, с другой стороны, гораздо сложнее, а часто даже невозможно сохранить ее в первоначальном положении. Чем тоньше корни, подлежащие измерению, тем сложнее сохранить всю систему в исходном положении (Danjon, Reubens, 2008).

Корневые системы также можно извлекать путем корчевания. Выкорчевывание кустарников и саженцев можно производить, вырывая пень с помощью козел, мини-лопаты или автокрана (Structural root architecture..., 1999a; Characterisation of structural tree..., 1999b). Было описано исследование, в ходе которого пять человек в течение одного дня смогли выкорчевать и очистить корневые системы 24 деревьев сосны приморской, средний диаметр которых составлял 40 см на высоте груди (Etudes racinaires..., 1995;

Root architecture and wind-firmness..., 2005). Для деревьев меньшего размера (около 25 см в высоту) в настоящее время используют комбинацию методов. Сначала срезают ствол на высоте около одного метра, а почвопокровный слой удаляют ручными инструментами в радиусе около 2 м вокруг дерева. Затем верхний слой почвы удаляют с помощью пневматической насадки высокого давления таким образом, чтобы обнажить большую часть поверхностных корней центральной части корневой системы. Затем делают цифровую фотографию каждой корневой системы, а ствол осторожно вынимают из земли. Корневая система очищается пневмоструйным методом и ручными инструментами. Если крупные корни были сломаны, часть, оставшаяся в почве, выкапывается ручными инструментами (Danjon, Reubens, 2008).

Длинные горизонтальные поверхностные корни у 5-летней сосны приморской могли достигать длины более 5 м (Characterisation of structural tree..., 1999b), а в крупных корневых системах даже более 20 м (Stone, Kalisz, 1991). Объем корней, потерянных при выкорчевывании, был оценен путем измерения базального диаметра всех сломанных корней размером более 20 мм и установления зависимости между диаметром и сухой массой образца неповрежденных разветвленных участков корневой системы (Heth, Donald, 1978). Таким образом оценивалась сухая масса недостающих частей. Аналогичным образом все диаметры и зависимости между диаметром сегмента и нижележащими характеристиками корня в сильно разветвленных участках корневой системы были получены из данных трехмерной оцифровки без дополнительных измерений. Они были использованы для оценки объема потерянных корней для каждого дерева в нескольких классах толщины корней. При выкорчеванных корневых системах с диаметром ствола 12 см оценка доли потерянного объема корней составила соответственно 2,6; 3,6 и 19,6 % от объема поверхностных, промежуточных и глубоких корней (Effect of fertilisation on 3D root..., 2007). При использовании инвазивных методов измерения лишь выкапывание позволяет точно оценить геометрию корней как у крупных, так и у более мелких корней. Однако его трудно использовать для больших деревьев, требующих выкорчевывания. Поэтому существует компромисс между размером дерева и точностью оценки геометрии. Для небольших корневых систем можно использовать пропитку эпоксидной смолой, чтобы предотвратить серьезные изменения трехмерной геометрии под действием силы тяжести (Development of a technique..., 1991).

Из-за различий в целях разных исследований предложено большое разнообразие архитектурных форм растений (Godin, 2000). Одна из них называется формой многомасштабных древовидных графов (MTG) (A method for describing..., 1999). В заданном масштабе она представляет модульность объекта в виде ориентированного графа, определяемого набором объектов, называемых вершинами, и бинарным отношением между этими вершинами,

называемым ребрами (Exploring plant topological..., 1997). Многомасштабные модели растений появились сравнительно недавно в архитектурном моделировании растений, и они обеспечивают определенную гибкость для описания различных типов структур растений. Кроме того, они обладают высокой степенью надежности и позволяют адаптироваться к задачам, для которых изначально не предназначались (Godin, 2000).

В кодировке MTG каждое основание оси соответствует основанию сегмента, а каждая точка разветвления соответствует концу сегмента. Дополнительные сегменты определены так, чтобы как можно лучше отражать изменения направления и сбега. Таким образом, компонентами корневых систем, как правило, являются корни и произвольные сегменты, определяющие представление в трех масштабах: вся корневая система разбита на оси, которые сами по себе разбиты на сегменты. Эта структура является основой файлов MTG, где каждая строка представляет собой вершину, перечисленную последовательно в зависимости от ее положения в структуре. Такие буквы, как “P”, “A”, “S”, обозначают растение, оси и сегменты соответственно, топологические взаимосвязи записываются знаками «<», «/» и «+» (рис. 13). Первые столбцы файла содержат топологию, столбцы в середине – геометрию, которая может быть представлена как трехмерными координатами, так и длинами, и углами ответвления. И, наконец, в последних столбцах содержится вся дополнительная информация, например, диаметр поперечного сечения, идентификатор образца. Название и формат переменных, а также тип топологических связей записываются в заголовке файла. MTG, используемые в качестве входных данных для программного обеспечения АМАРmod, представляют собой текстовые файлы; их можно легко редактировать благодаря простой структуре. Любой текст, целое число или вещественную переменную можно записать, просто добавив в файл столбец. Наиболее экономичным способом кодирования (A method for describing..., 1999) является фиксация трехмерных координат, диаметров и характеристик только при вставке всех осей в исходный корень и в конце каждого сегмента (см. рис. 13). Таким образом, в файлах MTG характеристики обоих элементов могут быть представлены в одном столбце, при этом каждая ось и сегмент кодируются только в одной строке. Характеристики проксимального конца сегмента соответствуют характеристикам конца предыдущего сегмента, за исключением первого сегмента оси, где он соответствует основанию оси (Danjon, Reubens, 2008).

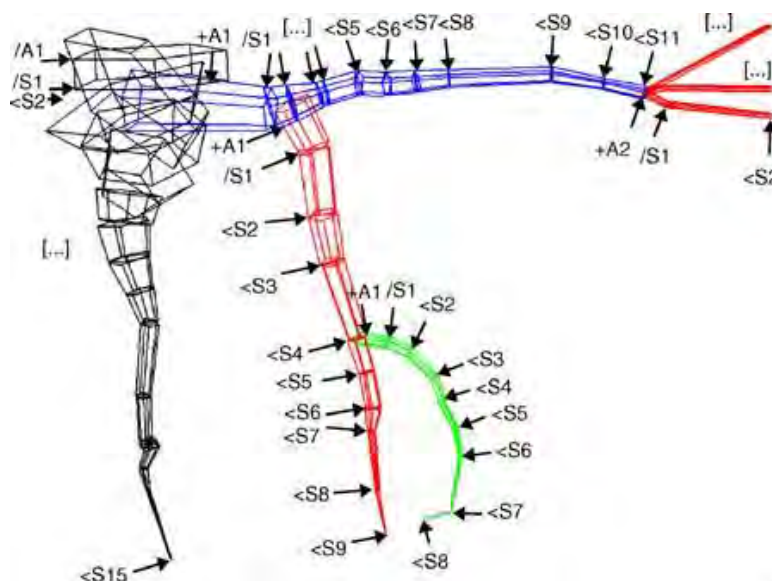


Рис. 13. Схематическое изображение процедуры измерения с использованием цифрового преобразователя с 6 степенями свободы и кодирования в формате MTG. Оцифровка начинается с корневой шейки с 3 первых точек на стержневом корне, затем идем по 3 первым точкам корня второго порядка, 5 точкам корня третьего порядка, всему зеленому корню четвертого порядка, затем возвращаемся к корню третьего порядка до конца, и так далее. Топологический код – это “А” для осей и “S” для сегментов; косая черта означает, что вершина вложена в вершину большего масштаба; символ «<» означает «последовательность», а символ «+» означает «ветвление». Корневые сегменты окрашены в зависимости от порядка их ветвления: черный – стержневой корень, синий – 2-й порядок, красный – 3-й порядок, зеленый – 4-й порядок (Danjon, Reubens, 2008)

Как правило, из-за практических ограничений не все видимые корни могут быть измерены. Поэтому устанавливают пороговое значение в зависимости от цели исследования, необходимого размера выборки и наличия рабочей силы (Root system topological and fractal..., 2004). Например, пороговое (нижнее) значение диаметра корня было назначено на уровне 0,5 см (Morphology of the structural root... (1983b) или 0,3 см (Structure and fractal dimensions..., 2000). В качестве альтернативы было предложено измерять только те корни, у которых диаметр основания был больше 1 см, измерив остальные корни до их сломанного конца (Root architecture and wind-firmness..., 2005). Таким образом, было получено более точное описание основных осей. Величина порогового значения может существенно изменить время, необходимое для измерения корневой системы, и количество измеряемых корней. Измерение только крупных корней (если порог установлен на уровне 4 см) у крупной корневой системы сосны приморской может занять всего один день, тогда как при пороговом значении 0,5 см требуется 10 дней (рис. 14) (Root architecture and wind-firmness..., 2005). В исследованиях, где требуется определить длину корней между боковыми ветвями или структуру тонких корней, пороговое значение может быть снижено.

Геометрия гибких тонких корней редко поддается измерению, поэтому было предложено регистрировать только количество тонких корней и среднюю длину каждого сегмента корня, что позволило провести точный анализ изменчивости длины корней и свойств ветвления у растений (Danjon, Reubens, 2008).

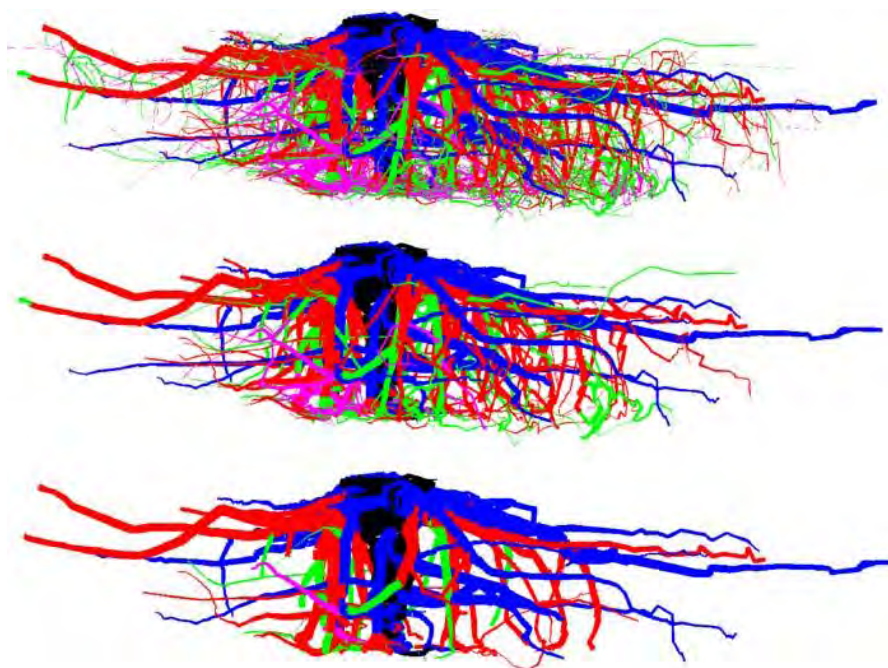


Рис. 14. Графическая реконструкция крупной корневой системы сосны приморской, показывающая, как порог отбора проб влияет на результаты измерений. Вверху: исходная кодировка графов MTG, при которой были измерены все оси корней с базальным диаметром более 0,5 см. На середине и внизу: соответственно пороговые значения диаметров корней установлены на 2 и 4 см. Количество корневых сегментов уменьшается с 6700 до 4000 и далее до 1600. Цветовой код тот же, что и на рис. 13 (Danjon, Reubens, 2008)

Методы 3D-оцифровки различаются в основном степенью автоматизации (ручной, полуавтоматический или автоматический) и способом оценки геометрии. Для последнего существуют три основные возможности:

- определение объема, занимаемого корнями в трехмерном пространстве, также известное как «бесконтактное измерение облака точек» (Measurements for functional-structural..., 2007);
- запись координат X - Y - Z или полярных координат и глубины каждого корневого элемента;
- запись длины, вертикального угла и азимута каждого корневого элемента и последующий рекурсивный расчет положения по оси X - Y - Z .

Во всех случаях, когда топология описана вручную, измерения корней рекомендуют проводить, начиная с корневой шейки и постепенно продвигаясь вниз и наружу, измеряя каждую ветвь корня до ее окончания, а затем

возвращаясь к основному корню, вплоть до его окончания (см. рис. 13). Топология кодируется в таком же порядке в файлах MTG (Danjon, Reubens, 2008).

Данные о корневой архитектуре в 3D-формате можно анализировать с помощью обычных электронных таблиц или статистических пакетов. Однако более качественный анализ может быть получен с помощью программного обеспечения, предназначенного для анализа базы данных об архитектуре деревьев. Необходимы инструменты для визуализации данных в 3D-формате как для проверки данных во время и после измерения, так и для интерактивного анализа данных (Danjon, Reubens, 2008). Таким инструментом является АМАРmod, включающий в себя утилиту для управления структурой входного файла, множество встроенных функций, которые могут быть объединены в пользовательские функции для вычисления параметров, программу для отображения 3D-графики различных элементов корневой системы (см. рис. 13, 14; рис. 15, 16) и функции, необходимые для расширенного статистического анализа архитектуры растений. Программное обеспечение АМАРmod было использовано для вычисления матриц характеристик корневых сегментов и осей, а также для вычисления топологических индексов (Root system topological and fractal..., 2004). Программное обеспечение АМАРmod, предназначенное для анализа архитектуры растений, как правило, не включает в себя инструменты для обычного статистического анализа и построения графиков. Оно является частью проекта OpenAlea с открытым исходным кодом, работающего как под Linux, так и под Windows (The architecture of OpenAlea..., 2007). OpenAlea объединяет программы, разработанные сообществом функционально-структурных моделей растений, то есть программы для визуализации MTG, статистического анализа, фрактального анализа, компьютерной графики, биофизики и функционально-структурных моделей (The architecture of OpenAlea..., 2007).

Исследование влияния угла наклона местности и механического нагибания ствола на архитектуру корней молодых деревьев псевдоакалии показало, что как уклон, так и изгиб ствола значительно изменили размер растений. У деревьев без изгибания на склоне 45° появились неглубокие корни, которые были в основном выровнены перпендикулярно склону. По сравнению с контролем, согнутые деревья на склонах имели более короткий и толстый стержневой корень, удерживаемый на месте равномерно распределенными длинными и тонкими боковыми корнями. У согнутых деревьев на склоне 45° также развился толстый вертикально выровненный стержневой корень, при этом больший объем корней был развит вверх по склону. Сделан вывод, что существует врожденная архитектурная модель корневой системы, но что определенное количество признаков обладает высокой пластичностью. Эта пластичность позволяет изменять архитектурный дизайн

корней в зависимости от внешних механических сигналов, воспринимаемых молодыми деревьями (Deep phenotyping of coarse..., 2013).

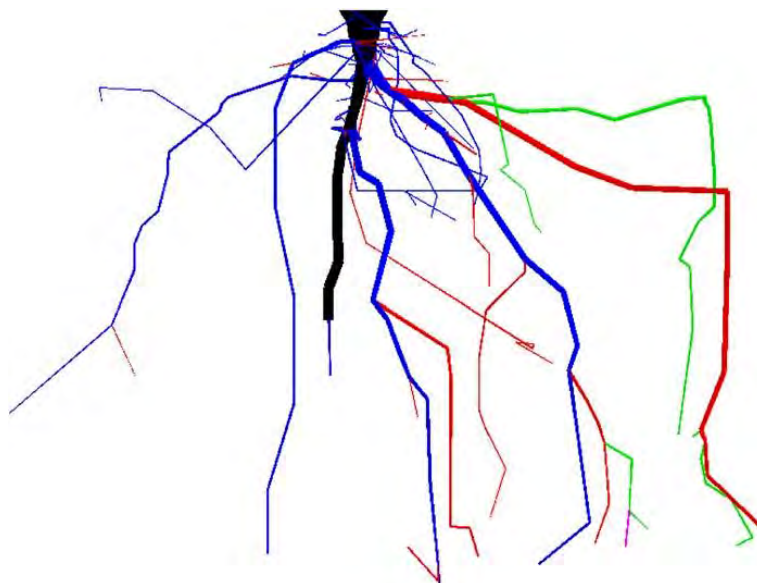


Рис. 15. Графическая реконструкция крупной корневой системы *Euclea racemosa* в Тиграе (Северная Эфиопия) с использованием программного обеспечения AMARmod. Полная выемка грунта вручную с использованием лопаты, кирки, совков и ложек и обеспечение того, чтобы все сегменты корней толщиной более 3 мм оставались в исходном положении, потребовали около 6 человеко-дней. Измерения проводились в течение 2 дней с помощью простого компаса, инклинометра, измерительной ленты и штангенциркуля. Цветовой код тот же, что и на рис. 13. Корневая система имеет общую длину 3462 см, общий объем 4641 см³, состоит из 63 корней или 280 сегментов (Danjon, Reubens, 2008)

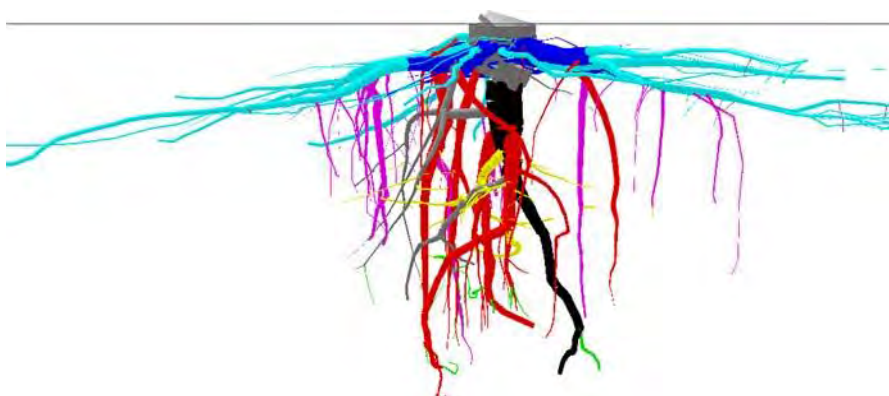


Рис. 16. Графическая реконструкция корневой системы 27-летнего дерева сосны прибрежной в песчаном грунте с глубоким залеганием грунтовых вод на юго-западе Франции. Измерения выполнены в течение 8 ч двумя людьми. Цвета означают: серый – пень, черный – стержневой корень, синий – комель, голубой – горизонтальные поверхностные корни за пределами комля, красный – отвесные корни под комлем, фиолетовый – отвесные корни за пределами комля, желтый – корни средней глубины, зеленый – глубокие корни. Корневая система имеет общую длину 13 335 см, общий объем 103 270 см³, состоит из 183 корней и 1610 сегментов (Danjon, Reubens, 2008)

Для использования почвенных ресурсов имеет огромное значение пространственное распределение тонких корней. Поскольку они отходят от крупных корней, можно оценить взаимосвязь между пространственным распределением обоих типов корней. Это было сделано на уровне отдельных деревьев с использованием комбинации 3D-оцифровки архитектуры скелетных корней и выборки 75 почвенных кернов в расчете на одно дерево на сетке площади его роста (Contrasting rooting patterns..., 2005). Пространственное распределение относительно глубины и расстояния до дерева может быть получено также на уровне древостоя путем сравнения содержания тонких корней в кернах и пространственного распределения скелетных корней, полученных с помощью 3D-оцифровки (Structural root architecture..., 1999a; Characterisation of structural tree..., 1999b).

Наиболее распространенным применением данных о 3D-архитектуре корней является расчет непрерывного пространственного распределения объема крупных корней, биомассы, горизонтального распространения и удельной длины корней. Можно также изучить пространственное распределение характеристик ветвления или ориентации корней, включая, например, количество корней, количество разветвлений, количество точек ветвления и количество изгибов, средние углы ветвления, средний вертикальный угол корня, количество корневых сростаний и их поверхность (Root architecture and wind-firmness..., 2005). Пространственное распределение любых свойств поперечных сечений корней, сегментов или осей корней может быть определено на основе измерений образцов, локализованных во время оцифровки. В частности, была измерена плотность древесины и содержание углерода в образцах корневых сегментов. Затем параметры регрессии между содержанием углерода в древесине корней и диаметром корней были использованы для расчета средневзвешенной концентрации углерода на уровне корневой системы на основе диаметра и объема 44 тыс. оцифрованных сегментов (Bert, Danjon, 2006; Danjon, Reubens, 2008).

Таким образом, в многочисленных исследованиях, посвященных корням древесных растений, требовалось описание архитектуры корневой системы. Из-за трудностей с доступом к корням исследования, как правило, проводились на небольшом количестве корневых систем, часто были описательными и ориентированными только на одно конкретное применение. В последние десятилетия количественные методы анализа архитектуры растений были в основном разработаны для надземной части растений, тогда как корневые системы имеют свои особенности и требуют специальных процедур. С конца 1990-х годов появились новые устройства и методы исследования архитектуры корней, включая определение объема корневых систем и ручную или полуавтоматическую 3D-оцифровку. Полная динамика архитектуры корневой системы в 3D-формате была реализована на основе измерений с использованием процедур моделирования. С одной стороны, не инвазивные и автоматические методы требовали дальнейшего развития

для получения полной архитектуры корней в 3D-формате, то есть геометрии и топологии. С другой стороны, стала доступной как недорогая ручная, так и полуавтоматическая процедура оцифровки, позволяющая точно и быстро измерить полную 3D-архитектуру извлеченных из грунта крупных корневых систем. Для углубленного анализа корневой архитектуры разработаны специальное программное обеспечение и большое количество функций. Всесторонний анализ корневой архитектуры может быть осуществлен путем классификации корней по нескольким типам с помощью архитектурного анализа (Root architecture and wind-firmness..., 2005).

3.3. Оценка и анализ 3D-архитектуры корневых систем сельскохозяйственных культур

Особенности архитектуры корневых систем имеют решающее значение для продуктивности сельскохозяйственных культур, особенно в засушливых условиях и при низком плодородии почвы (Lynch, 1995). Метод «шovelомики» (от shovel – копать), заключающийся в полевом извлечении корневых систем с последующим фенотипированием (визуальными и измерительными способами оценки архитектоники), обеспечивает производительность, необходимую для селекции и количественной генетики растений (Next generation shovelomics..., 2015).

Чтобы улучшить продуктивность растений, селекционерам необходимо отбирать генотипы с корневой системой, адаптированной к условиям среды. После наступления засухи вода часто оказывается в более глубоких слоях почвы. В более глубокие слои почвы проникают, например, генотипы кукурузы, образующие слаборазветвленную корневую систему (Cahn, Zobel, Bouldin, 1989; Hund, Trachsel, Stamp, 2009). Напротив, доступность фосфора, как правило, наиболее высока в верхнем слое почвы, и когда фосфор был равномерно распределен по профилю почвы, размещение корней фасоли обыкновенной в верхнем слое не давало ей никаких конкурентных преимуществ (Topsoil foraging..., 2003). Однако, когда доступность фосфора в верхнем слое почвы была ограничена, лучше всего росли генотипы фасоли обыкновенной (Lynch, Brown, 2001) и кукурузы (Zhu, Kaerpler, Lynch, 2005a), обладающие особенностями строения корней, усваивающих элементы питания верхнего слоя почвы (Shovelomics: high..., 2011).

Количественные генетические исследования требуют быстрых, точных и надежных протоколов фенотипирования корней. Структуру корней трудно оценить непосредственно в почве. Имеется опыт исследования морфофизиологических характеристик корней в гидропонике (Effects of long-term selection... 2006). При изучении генетической основы реакции ла-

теральных корней (Zhu, Kaeppler, Lynch, 2005b), продуктивных (семинальных) (seminal) корней (Zhu, Lynch, 2004) и корневых волосков (Zhu, Kaeppler, Lynch, 2005a) на доступность фосфора использовались бумажные роллы. На более поздних стадиях роста для создания более естественных условий используются горшки. Например, исследовалась гравитропная реакция корней на наличие фосфора в заполненных песком 20-литровых горшках (Effect of phosphorus availability..., 2001). Корни измеряли в полевых условиях (Soil strength and water..., 1998; Genotypic variation in root..., 2006), в ящиках с почвой (Which roots penetrate..., 2000) и в почвенных роллах (Hund, Ruta, Liedgens, 2009; Araki, Iijima 1998; Zhu, Brown, Lynch, 2010). Выращивание растений в роллах или ящиках, заполненных почвой или искусственным субстратом, помогает сократить затраты на отбор образцов по сравнению с полевыми исследованиями и позволяет выращивать их в контролируемых условиях. Однако выкапывание корней и измерение их характеристик в этих системах остаются трудоемкими и не обеспечивают высокой производительности. Более того, искусственные системы не в состоянии имитировать сложное взаимодействие между растением, присущими ему абиотическими и биотическими параметрами почвы и преобладающими условиями окружающей среды (Walter, Silk, Schurr, 2009). В полевых условиях корни и побеги подвергаются воздействию совершенно разных условий окружающей среды, особенно в том, что касается температуры, которая является важным регулятором развития корней (Hund, 2010).

В контролируемых условиях, как правило, имитируется полевая среда, в которой находятся растения, что приводит к созданию в высшей степени искусственных условий для корневой системы. При выращивании в небольшом контейнере корневая система защищается от атмосферного воздействия совершенно иным образом, чем в полевых условиях. Следовательно, существует высокий риск возникновения артефактов роста корней или взаимодействия корней и побегов в таких исследованиях, когда речь идет о моделировании полевых условий. В целом, информация о корневой архитектуре в полевых условиях и о генетическом контроле корневой архитектуры остается скудной (Shovelomics..., 2011).

Для высокопроизводительного фенотипирования признаков побегов был применен визуальный способ с использованием определенной системы оценок. Например, визуальная оценка использовалась для наблюдения за сохранением зеленого цвета у сорго (Xu, Rosenow, Nguyen, 2000), началом старения (Thomas, Howarth, 2000), мониторинга заболеваний у ячменя (Comparison of ELISA..., 2008), для количественной оценки сохранности листьев у маниоки с целью определить устойчивость к высушиванию (Leaf retention..., 2006) и для определения длины корней у огурцов (Walters, Wehner, 1994).

Огромные усилия по селекции и выведению современных высокоурожайных гибридных сортов в значительной степени способствовали повышению урожайности кукурузы за последние десятилетия (Can changes in canopy..., 2009; Corn growth..., 2011). В целом, интерес представляли такие характеристики побегов, как короткие интервалы между шелушением в период цветения, повышенное содержание крахмала в зернах и устойчивость к повышенной густоте (Corn growth..., 2011). Из-за отсутствия высокопроизводительных систем фенотипирования и незнания полезности признаков, корневые признаки до сих пор не были селектированы напрямую (Improving drought tolerance..., 2004; From lab to field..., 2011; Passioura, 2012). Основываясь на компьютерном моделировании, Г. Хаммер с соавторами (Can changes in canopy..., 2009) предположили, что корневые системы кукурузы стали более отвесными и глубокими из-за селекции в сторону более высокой густоты. Большая глубина укоренения, возможно, способствовала увеличению поглощения воды и урожайности в США в течение последних десятилетий. Имеются некоторые экспериментальные доказательства того, что усиление вертикальной ориентации корней приводит к увеличению глубины укоренения и является адаптацией к условиям с низким содержанием азота (Maize root growth..., 2013).

Растущее число научных публикаций, посвященных корневым системам сельскохозяйственных культур, свидетельствует о растущем осознании их важности для продуктивности сельскохозяйственных культур (From lab to field..., 2011; Lynch, 2013). Решающую роль играют признаки, которые определяют пространственную конфигурацию корневых структур в почве (Lynch, 1995). Для удобства сравнения между видами признаки корней распределены по отдельным классам в соответствии с терминологией, предложенной международным обществом корневедов (Zobel, Waisel, 2010), и далее разделены на подклассы (Zobel, 2011). В случае зрелых корней кукурузы можно наблюдать в основном подкласс узловых корней в классе побегообразующих корней. В случае кукурузы эти узловые корни можно дополнительно разделить на подземные узловые корни (ветвящиеся корни) и надземные узловые корни (опорные или распорные корни) (терминологию см.: A consensus map..., 2011). К основным признакам относятся углы расположения узловых корней, которые коррелируют с глубиной укоренения (Which roots penetrate..., 2000; Maize root growth..., 2013; Grieder, Trachsel, Hund, 2014), количеством узловых корней (Root-ABA1..., 2005; Lynch 2013; Saengwilai, Tian, Lynch, 2014) и плотностью и длиной латеральных корней (Wiesler, Horst, 1994; Developing existing plant..., 2005; Root water uptake..., 2007).

Сообщалось о значительном генотипическом разнообразии архитектуры корневой системы в искусственных системах и в полевых условиях у молодых и полностью сформировавшихся растений. Информация об архитектуре корневой системы в основном получена у растений, растущих

в контролируемых условиях: у девяти инбредных линий (Hund, 2010) и двух гибридов (Morphological and architectural..., 2010) наблюдались значительные различия в углах наклона корней. А. Хунд (Hund, 2010) также подтвердил положительное влияние более отвесных корней на глубину укоренения в начале роста. Исследование с участием 74 инбредных линий кукурузы показало различия в количестве корней через 14 дней после посадки: количество узловых корней колебалось от 1,5 до 5,8 на растение; количество латеральных корней колебалось от 40,8 до 235,7 на растение (Genotypic variation..., 2012). Наблюдались также значительные различия в длине латеральных корней (Mapping QTLs for root..., 2008). Поскольку архитектура корневой системы может сильно изменяться в процессе роста, важно отслеживать весь период роста в полевых условиях (Hund, Reimer, Messmer, 2011; Genotypic variation..., 2012; Passioura, 2012). В ряде исследований эта проблема была решена: при переходе от вегетативного к репродуктивному росту, когда корневая система достигает максимальной протяженности (Hochholdinger, 2009), у разных генотипов были отмечены очень разные углы наклона корней. Полевые исследования панелей (групп) с более чем 200 инбредными линиями показали, что углы отклонения корней от горизонтали составляют от десяти до почти девяноста градусов (Root-ABA1..., 2005; High-throughput phenotyping..., 2011; Shovelomics..., 2011). Кроме того, глубина укоренения (Nitrogen efficiency..., 2012; Maize root growth..., 2013) и количество узловых корней у зрелых растений сильно различались у разных образцов (Maize root growth..., 2013; Phenotypic diversity..., 2013). Кроме того, сообщалось о плотности ветвления латеральных корней в диапазоне от 5 до 30 корней на сантиметр (Root-ABA1..., 2005; Zhu, Kaeppler, Lynch, 2005a; Shovelomics..., 2011; Nitrogen efficiency..., 2012; Burton, Brown, Lynch, 2013). Изучение взаимосвязи между всеми этими признаками и их полезностью для освоения почвенных ресурсов важно для понимания того, как интегрируются свойства корней, чтобы обеспечить функционирование всей корневой системы (York, Nord, Lynch, 2013).

Новаторские исследования по изучению корневых систем сельскохозяйственных культур в полевых условиях показали основные характеристики архитектуры корневой системы и ее реакцию на эдафические факторы (Weaver, 1925; Kutschera, 1960). Однако для включения их в селекционные программы необходимы подходы к фенотипированию, которые позволяли бы проводить всестороннюю оценку зрелых корневых систем в полевых условиях (Improving drought tolerance..., 2004; From lab to field..., 2011; Passioura, 2012). Такие методы использовались для характеристики небольших образцов сортов, выращиваемых в полевых условиях (Kahn, Stoffella, 1991), но по-прежнему не хватало количества генотипов, необходимых для генетического картирования. Потребность в более высокой производительности для определения корневых признаков картируемых популяций привела

к появлению новых концепций корневого фенотипирования. Д. Чжун с соавторами (Maize root complexity..., 2009) использовали метод опорных векторов для анализа сложности корней кукурузы с помощью анализа изображений. Т. Грифт с соавторами (Grift, Novais, Bohn, 2011) разработали методику визуализации в сочетании с цифровым измерением угла наклона корней и фрактальных размеров корней кукурузы, которые выкапываются из почвы. Хотя первоначальный метод шовеломики был основан на простых наблюдениях (Shovelomics..., 2011), впоследствии он был обновлен для использования измерений вручную (Maize root growth..., 2013). Время, необходимое для оценки структуры путем подсчета баллов, составляло 2 мин на корень (rootstock) (Shovelomics..., 2011), в то время как о времени, необходимом для ручного измерения, не сообщалось. Чтобы дополнить метод шовеломики обработкой изображений, было разработано программное обеспечение “Digital imaging of root traits” (DIRT), позволяющее измерять около 30 признаков корней двудольных и однодольных растений с помощью онлайн-интерфейса (Image-based high-throughput..., 2014). Однако, в то время как программа DIRT сосредоточилась на анализе изображений, позволяющем обрабатывать изображения различного качества, прогресс, скорее всего, достигался за счет улучшения качества изображений и подготовки образцов. Например, современная ручная «шовеломика» и DIRT-подход приводят к выявлению только внешних опорных и ветвящихся корней, которые закрывают внутреннюю корневую систему и игнорируют особенности корней молодых побегов, хотя эти корни вносят значительный вклад в рост растений (Next generation shovelomics..., 2015).

Успешное внедрение RSAT в современные схемы селекции в значительной степени зависит от наследуемости соответствующих признаков. Корреляция между экспрессией признаков у гибридов и их родительских линий все еще неясна или слаба (Genetic analysis..., 2005; Gallais, Coque, 2005; Genetic variation..., 2008; Hochholdinger, Tuberosa 2009). На ранних стадиях вегетативного роста наблюдалась общая наследуемость числа узловых корней, равная 0,34 (QTL controlling..., 2004) и 0,65 (Genotypic variation..., 2012). Б. Кумар с соавторами (Genotypic variation..., 2012) оценили наследуемость числа боковых корней на уровне 0,81. Оценки длины боковых и осевых корней были в том же диапазоне, что и для плотности ветвления (QTL controlling..., 2004; QTLs for the elongation..., 2010; Genotypic variation..., 2012). Кроме того, было замечено, что эти наследственные способности имеют тенденцию к снижению в условиях абиотического стресса из-за растущей изменчивости окружающей среды (Gallais, Hirel, 2004; QTLs for the elongation..., 2010).

Поскольку высокопроизводительный метод, который бы использовал визуальную оценку количества, углов и плотности ветвления опорных и ветвящихся корней, не применялся для исследования архитектуры корней, была поставлена цель – разработать высокопроизводительный метод оценки

архитектуры корней и оценить его пригодность для фенотипирования больших наборов генотипов (Shovelomics..., 2011). Для этого были случайным образом распределены 218 генотипов по участкам с использованием рандомизированного комплексного блочного дизайна. Для выкапывания и визуальной оценки были отобраны три репрезентативных растения для каждого участка в зависимости от сезона и условий окружающей среды. Отбор проводился на основе высоты растений и общего внешнего вида. Корневые ветвления (crowns) хранили в трехмерном виде, а затем признаки корней были измерены и сравнены с их значениями, полученными путем подсчета визуально оцененных баллов. Корни извлекали в объеме почвенного цилиндра диаметром 40 см и глубиной 25 см. После очистки от почвы чистые корни были визуальным образом оценены по соответствующим признакам (рис. 17).

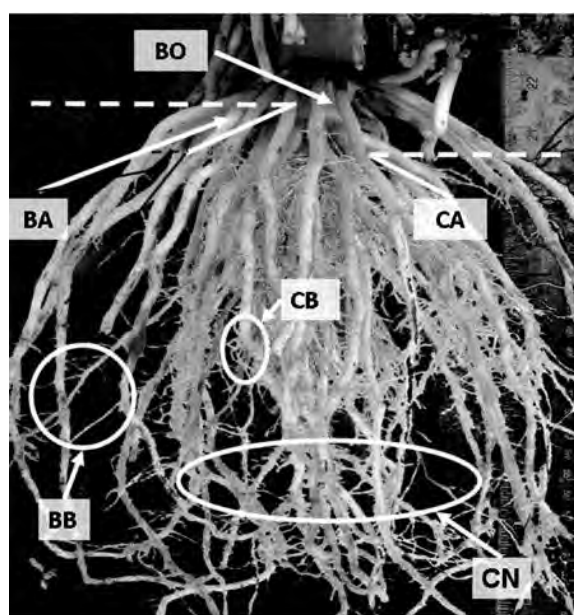


Рис. 17. Маркировка различных характеристик (признаков) корней, оцениваемых визуально: количество корней и углы их наклона на разных порядках ветвления, плотность ветвления и др. (Shovelomics..., 2011)

Между признаками были рассчитаны ранговые корреляции Спирмена. Значимые корреляции между признаками с $r < 0,5$ считались слабыми, $0,5 < r < 0,8$ – умеренными и $r > 0,8$ – сильными. Среди генотипов наблюдалась большая вариабельность, как по годам, так и по условиям окружающей среды. Количество корней (BO), углы наклона (BA) и степень разветвления (BB) корней варьировали от 1 до 9 баллов. Измерение корневых систем для десяти случайно выбранных генотипов было использовано для калибровки значений, полученных путем подсчета баллов. Установлено, что визуальная оценка дает лучшую оценку общего разветвления корней, чем измерение линейной плотности в заданном положении вдоль осевого корня (Shovelomics..., 2011).

Позднее был предложен продвинутый протокол отбора проб корней в сочетании с цифровыми изображениями и новым программным обеспечением. В этом исследовании подходы, описанные ранее (Shovelomics..., 2011; High-throughput phenotyping..., 2011), были объединены и частично модифицированы (Next generation shovelomics..., 2015). Целями упомянутого продвинутого исследования были (Next generation shovelomics..., 2015):

- разработка новой стратегии отбора проб и визуализации в сочетании с пользовательским программным обеспечением для анализа изображений,
- оценка возможностей этого подхода для описания архитектуры корневой системы путем сравнения признаков, полученных на изображении, с признаками, оцененными вручную.

Было выполнено ручное фенотипирование по архитектурным признакам корней (RSAT) (Shovelomics..., 2011), а параметры изображения были получены по фотографиям при регулируемом освещении в съемочной камере. Камера для визуализации корней имеет обратную сторону в форме куба (70×58×100 см) и переднюю сторону в форме призмы (70×94×100 см), внутри камеры подвешивается корневая система. Равномерное освещение обеспечивается двумя фонарями и отражателями из фольги, снимки выполняются 10-мегапиксельным фотоаппаратом в формате JPEG. Камера сконструирована таким образом, чтобы корень располагался в плоскости изображения камеры, в то время как черный, поглощающий свет фон находится на расстоянии 0,58 м от нее. Этот размытый фон сильно отличается по значению пикселей от корневого объекта. Полученные изображения были обработаны с помощью специального программного обеспечения Root Estimator для определения характеристик по методу «шовеломики» (REST) (Next generation shovelomics..., 2015).

Фенотипировали половину каждого корня, на которой были видны углы наклона корней и диаметр ствола растения. Углы были измерены с помощью индикаторной панели, и подсчитано количество узловых корней. Из другой половины корня были вырезаны характерные узловы корни для ручного определения плотности ветвления. Были учтены затраты времени как на ручную, так и на цифровую оценку (Next generation shovelomics..., 2015).

Для идентификации образцов корневой системы был применен алгоритм оптического распознавания символов, который распознает метки, считывает их содержимое и соответствующим образом переименовывает изображения. Корни были выделены из фона и преобразованы в бинарные изображения по методу Оцу (Otsu, 1979). Благодаря оптимизированному качеству изображения, равномерному освещению в камере визуализации и контрасту между объектом и фоном, процесс выполняется в режиме пакетной обработки с минимальной потерей качества.

Были измерены дополнительные параметры для получения более подробной информации о внутренней структуре корневой системы. Путем деления количества пикселей корней на количество пикселей фоновых пустот (пятен) был определен коэффициент заполнения пространства корневой системы. Размер всех фоновых промежутков (пятен, пустот) служил в качестве показателя сложности корневой системы (рис. 18). Кроме того, карта расстояний в пределах той же корневой системы предоставляла информацию о диаметрах корневых кластеров на бинарных изображениях. Поэтому были измерены расстояния от каждого пикселя, полученного по изображению корня, до ближайшего фонового пикселя (рис. 19).

Взаимосвязи между генотипическими значениями RSAT, полученными вручную, и признаками, полученными на изображении, были оценены с помощью линейных корреляций. Это позволило определить возможные косвенные параметры для RSAT, измеренные вручную. Значимые корреляции, основанные на коэффициентах корреляции Пирсона, считались слабыми ($r < 0,5$), умеренными ($0,5 < r < 0,7$), достаточно сильными ($0,7 < r < 0,85$) и очень сильными ($r > 0,85$).

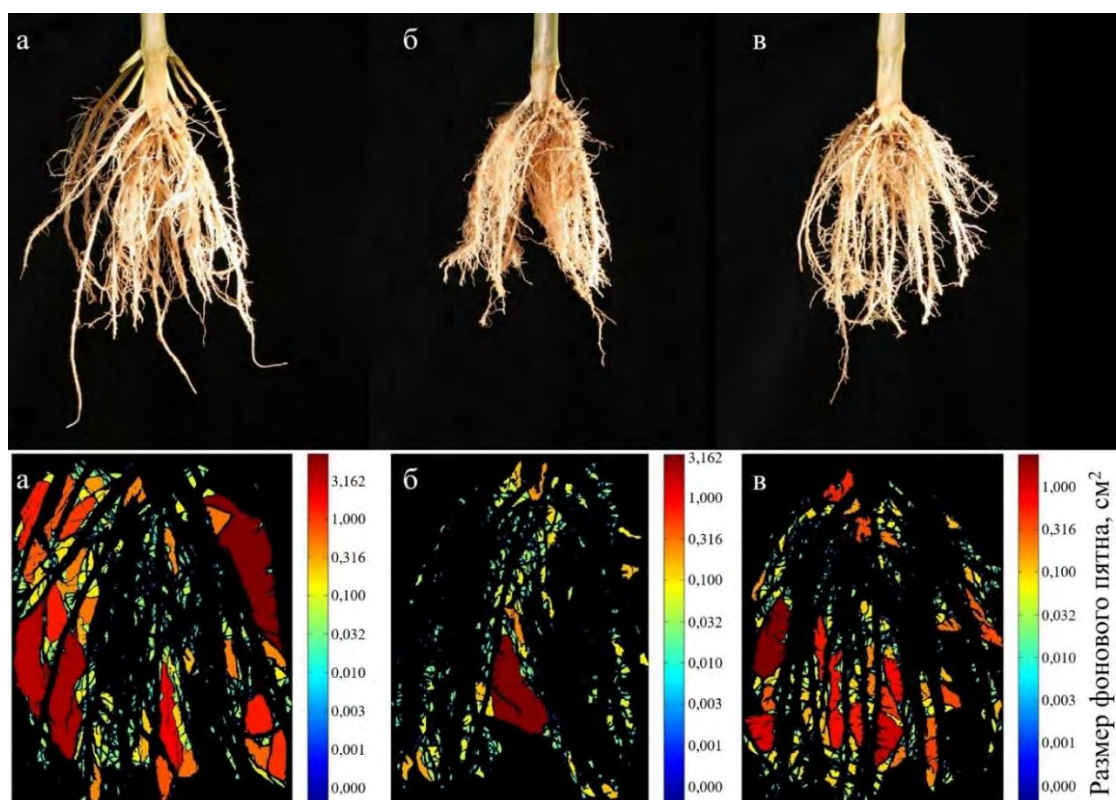


Рис. 18. Распределение размеров фоновых пятен (пустот) в тестовых переходах: *а* – 1-й генотип при содержании азота $192 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1}$; *б* – 2-й генотип при содержании азота $192 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1}$; *в* – 1-й генотип при содержании азота $46 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1}$. Плотность ветвления самой молодой мутовки соответственно: *а* – 9 боковых корней на 1 см; *б* – 39 боковых корней на 1 см; *в* – 20 боковых корней на 1 см. Средний размер фоновых пустот соответственно: *а* – $0,00383 \text{ см}^2$; *б* – $0,00274 \text{ см}^2$; *в* – $0,00374 \text{ см}^2$ (Next generation shovelomics..., 2015)

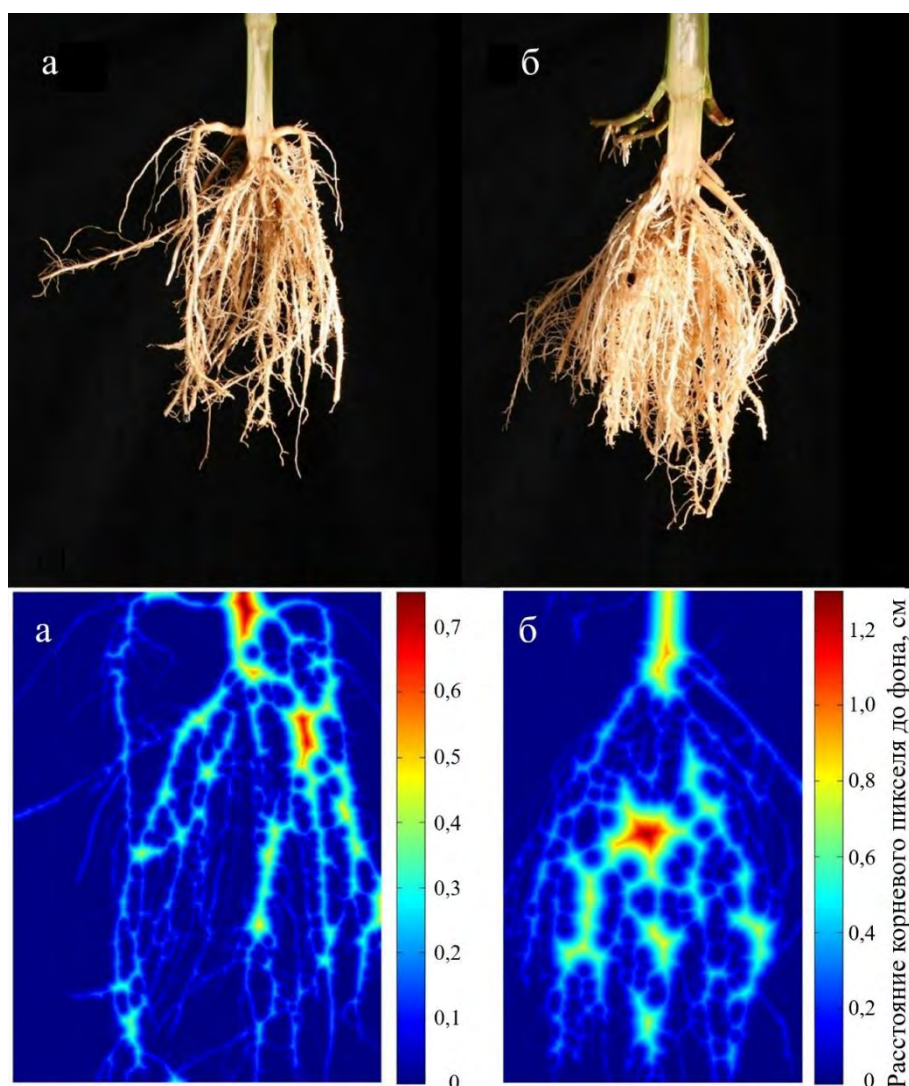


Рис. 19. Распределение диаметров кластеров, измеренных как расстояния от структур, образующих корневую систему, до фона в тестовых переходах: 1-й генотип (*а*) и 2-й генотип (*б*) при содержании азота $192 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1}$. Количество узловых корней в самой молодой мутовке соответственно: 10 (*а*) и 14 (*б*); коэффициент заполнения соответственно: 0,550 (*а*) и 0,699 (*б*) и средний диаметр кластера соответственно: 0,171 см (*а*) и 0,324 см (*б*) (Next generation shovelomics..., 2015)

Результаты выполненного исследования (Next generation shovelomics..., 2015) наглядно продемонстрировали потенциал обработки изображений по методу фенотипирования корневых систем на примере кукурузы. Получение стандартных изображений с высоким разрешением и контрастностью имеет решающее значение для быстрой и детализированной обработки изображений. Продольное разделение корневой системы позволило определить, как внешнюю форму, так и внутреннюю структуру корневой системы. Программное обеспечение REST предоставило набор параметров, которые позволили выявить существенные различия между генотипами и уровнями внесенного азота. На основе распределения диаметров корневых структур и размеров фоновых пустот количественно оценена внутренняя архитектура

ветвящихся корней в зависимости от генотипов и уровня внесения азотных удобрений. Средний размер фоновых пустот отрицательно коррелировал ($r = -0,62$) с плотностью латеральных корней. Угол наклона корней, измеренный вручную, коррелировал с углом наклона корней, полученным по фотоизображению ($r = 0,89$), и горизонтальной протяженностью корневой системы ($r = 0,91$). Наследуемость архитектуры по RSAT варьировала от 0,45 до 0,81, что сопоставимо с наследуемостью высоты растений и биомассы листьев. Время, необходимое для определения параметров RSAT с помощью ручного определения, составило около 4,3 мин на корневую систему. Получение той же информации по фотоизображениям было в 6,5 раз быстрее: требовалось всего 40 с, а затем 6 с тратилось на анализ изображения в формате REST (Next generation shovelomics..., 2015).

Таким образом, сочетание нового метода разделения корневой системы и получения изображений при контролируемом освещении с последующим автоматическим анализом с помощью REST позволило повысить производительность оценки архитектуры корней при той же точности (Next generation shovelomics..., 2015).

3.4. Архитектура корней деревьев в условиях загрязнений

В Европе наблюдались широкомасштабные техногенные повреждения лесов, которые интенсивно изучались в течение последних десятилетий. Полевой мониторинг состояния лесных деревьев до сих пор ограничивается наиболее легкодоступными надземными частями (состоянием крон) деревьев (Puhe, 2003). Для ели обыкновенной в Европе была представлена классификационная схема жизнеспособности тонких корней, а также различные параметры, которые могли быть использованы для классификации повреждений тонких корней в полевых условиях. Классификация была основана на морфологических и анатомических особенностях тонких корней, а также на показателях биомассы, некромассы и содержания элементов питания в тонких корнях в различных слоях почвы (Ulrich, 1989). Позднее была представлена классификационная схема состояний корневой системы ели обыкновенной по степени жизнеспособности и классам повреждений (рис. 20). Данные были получены на основе наблюдений за ростом деревьев ели на почвах с достаточной аэрацией, но с различными уровнями подкисления почвы и доступности питательных веществ, в пределах ее оптимального биоклиматического ареала в Европе (Puhe, 2003).

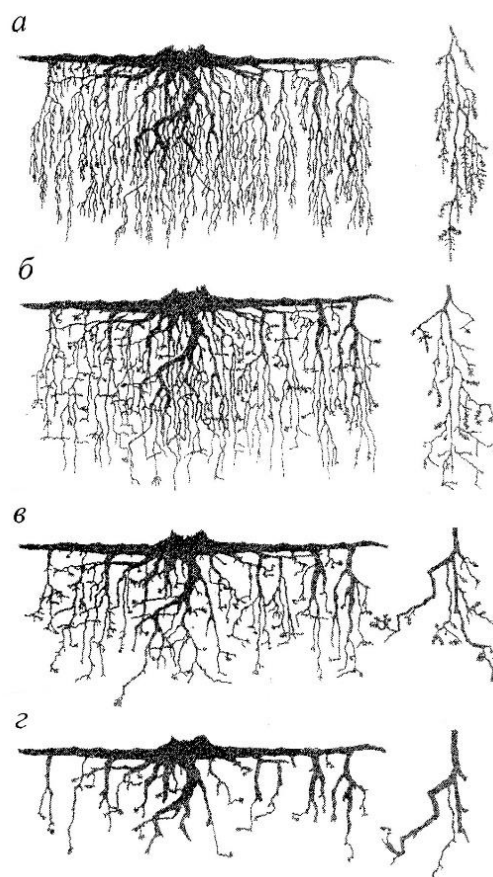


Рис. 20. Последовательность классов повреждения корневой системы ели обыкновенной под влиянием загрязнений от здорового состояния (а) до погибающего (г); слева: структурная корневая система; справа: фрагмент с тонкими корнями (Puhe, 2003)

Исследованиями, проведенными в березовых древостоях в условиях полиметаллического загрязнения от Стерлитамакского промышленного центра, установлено, что насыщенность верхнего (0...30 см) слоя почвы корнями выше таковой зоны контроля (Гиниятуллин, 2012). В более глубоких слоях (30...100 см) имеет место противоположная ситуация. Отмечено снижение корненасыщенности почвы поглощающими и полускелетными корнями березы по сравнению с контролем. Максимальная масса поглощающих корней в условиях загрязнения наблюдается на глубине 10...20 см (47,21 г/м²). Минимальные значения массы поглощающих корней в условиях загрязнения в верхнем слое почвы от 0 до 10 см (28,3 г/м²) (рис. 21).

Исследованиями биомассы корней елово-пихтовых древостоев в зоне загрязнений Среднеуральского медеплавильного завода установлено, что встречаемость тонких корней в подстилке снижается по мере концентрации в ней тяжелых металлов. Независимо от уровня загрязнений, наибольшая доля тонких корней (около 50 % от общего количества) приходится на горизонт 0...10 см и снижается вглубь профиля (более 30 см от поверхности почвы) до 3...4 % (Веселкин, 2002).

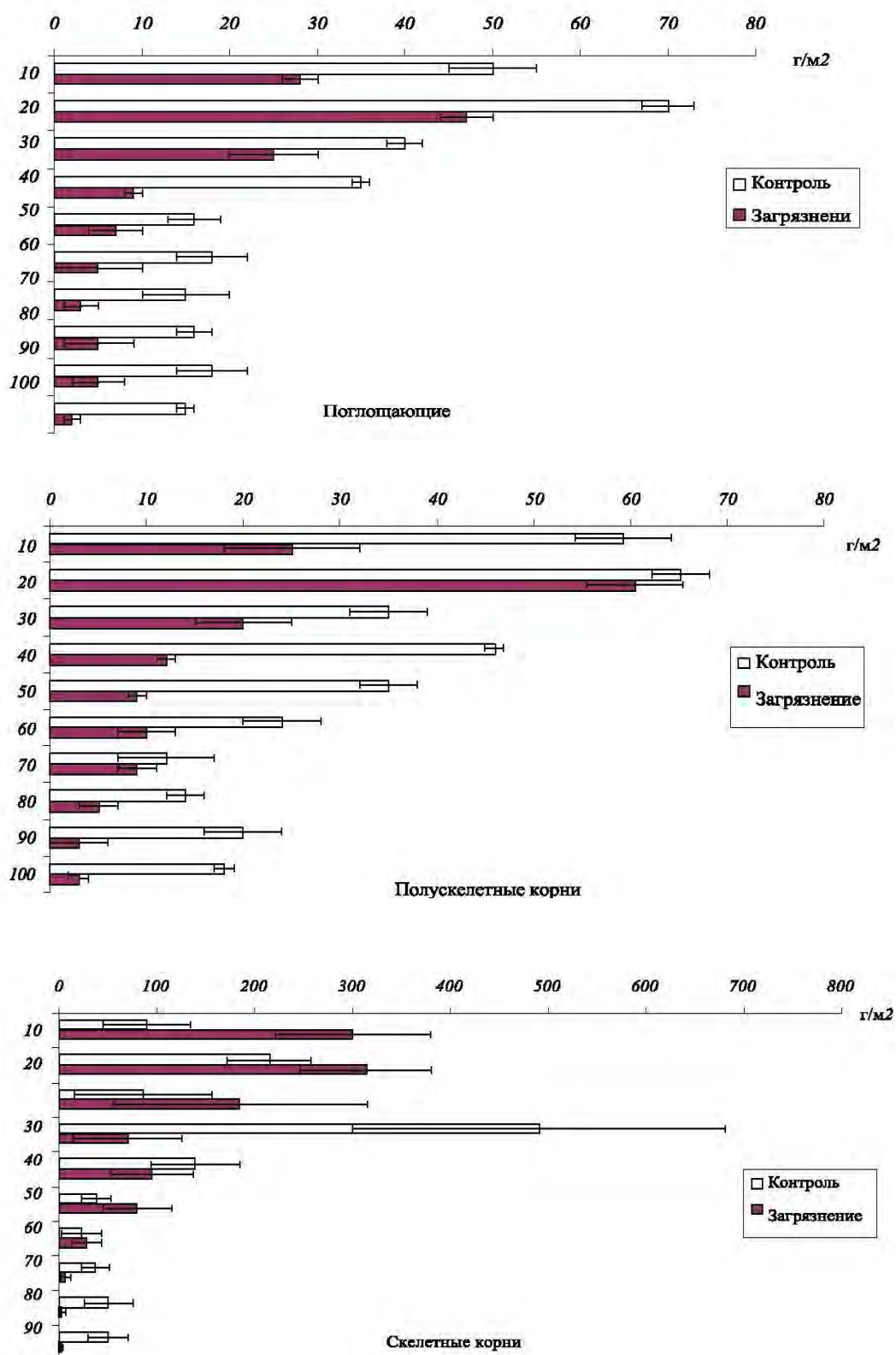


Рис. 21. Насыщенность почвы поглощающими (тонкими) (вверху), полускелетными (в центре) и скелетными (внизу) корнями (г/м^2) березы повислой в условиях полиметаллического загрязнения Стерлитамакского промышленного центра; красные столбцы соответствуют зонам загрязнения, пустые – контролю (Гиниятуллин, 2012)

Глава 4

ГЛУБИНА ПРОНИКНОВЕНИЯ КОРНЕЙ ДЕРЕВЬЕВ И ЕЕ ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ

4.1. Общие положения

Данные о глубине проникновения корневых систем растений необходимы в качестве исходных материалов для разработки глобальных биогеохимических моделей и моделей функционирования растительных сообществ. В проекте по сравнительному анализу схем параметризации поверхности земли (PILPS) глубина проникновения корней и вертикальные характеристики почвы в моделях поверхности земли были наиболее важными факторами, объясняющими варьирование транспирации (Analysis of transpiration..., 1996; Belowground consequences..., 2000). Группа наземных наблюдений за климатом (GCOS) определила глубину корневых систем в качестве ключевой переменной, необходимой для количественной оценки взаимодействия между климатом, почвой и растениями, заявив, что основная задача заключается в том, чтобы найти корреляцию между глубиной укоренения и особенностями почвы и климата (Schenk, Jackson, 2002a). Глубина укоренения растений рассматривается также в качестве одного из признаков, определяющих функциональные стратегии растений (Beccari, Carmona, 2024).

Исследования процессов, происходящих в подземных экосистемах, относительно редки по сравнению с исследованиями свойств надземной части растений. Поскольку корни и ризосфера «скрыты» в почве (Root methods..., 2000), их наблюдение и изучение зависят от применения специальных методик, которые, как правило, отнимают много времени и часто являются дорогостоящими. Несмотря на то, что за последние десятилетия значительно усовершенствовались методики изучения подземных процессов и увеличилось количество исследований, посвященных корням, исследования корней по-прежнему в основном ограничиваются самыми верхними горизонтами почвы. В большинстве изученных лесных почв количество, длина или площадь поверхности тонких корней быстро сокращаются вглубь от поверхности почвы. Особое значение имеют корни на глубине 10...100 см с учетом роли обогащенных органикой слоев в поступлении и хранении воды, в удержании и минерализации питательных веществ, поступающих с растительной подстилкой, и в первоначальном развитии всех неэпифитных видов (Carmean, 1975).

Хотя потенциальное влияние глубоких корней на многие экосистемные процессы подчеркивалось давно (Maximum rooting..., 1996), информация о реальной важности глубоких корней с точки зрения функционирования растений и экосистем, глобальных водных циклов и биогеохимии остается скудной. Такая ситуация, по-видимому, связана с двумя основными факторами: (1) технологическими и экономическими ограничениями, т. е. отсутствием инструментов для измерения корней с достаточной производительностью и методической стандартизацией (Böhm, 1979; Review of root dynamics..., 1996; Root methods..., 2000), и (2) широко распространенное мнение о том, что глубокие корни являются довольно маргинальным компонентом растений. Несмотря на то, что глубокие корни в большинстве случаев могут составлять относительно небольшую долю от общей биомассы корневой системы, они выполняют гораздо более важные функции, чем принято считать. Растущее число исследований ясно показывает, что для углубления нашего понимания не только экофизиологии растений, но также экологии сообществ и геохимических циклов, необходимо «смотреть глубже» (Harper, Tibbett, 2013; Maeght, Rewald, Pierret, 2013).

Проникновение корней деревьев вглубь почвогрунта обычно ограничено механическим сопротивлением, кислородным голоданием, сухостью грунта или, в холодных регионах, очень низкими температурами почвы или многолетней мерзлотой. Почвы с плохо аэрируемыми или плотными горизонтами встречаются во всех климатических зонах. Воздействие названных ограничений может быть либо абсолютным, препятствующим проникновению корней, либо ограничивающим различными способами, например, посредством резкого сокращения количества корней, их максимального размера или долговечности (Stone, Kalisz, 1991).

Плотность поглощающих (сосущих) корней (количество, длина и т. д. на единицу объема почвы) сильно влияет на начальные показатели поглощения воды и питательных веществ, а также на конкуренцию между растениями (Sands, Nambier, 1984). Плотность или производные от нее значения используются при попытках смоделировать скорость поглощения веществ (Barber, 1984). Однако задолго до того, как появились такие данные, предполагалось, что относительный вклад почвенного слоя в некоторой степени пропорционален плотности его мелких корней. Это предположение сохраняется, несмотря на долгую историю противоречивых свидетельств (Partridge, Veatch, 1932; Gardner, 1964). Следствием вышеуказанного предположения явилось то, что в большинстве исследований источников, стоков и потерь питательных веществ уделяется исключительное внимание верхним слоям почвы, обычно на глубине менее 1 м. За некоторыми исключениями, используемые концепции и методы по-прежнему игнорируют возможное влияние более глубоких слоев почвы, несмотря на хорошо задокументированную важность глубоких корней для поглощения воды и элементов питания (Stone, Kalisz, 1991).

4.2. Фактологические аспекты

Исследования, посвященные глубине укоренения, показали, что древесные растения в среднем имеют более глубокие корни, чем травянистые (Шалыт, 1950; Байтулин, 1979; Kutschera, Lichtenegger, 1997; Schenk, Jackson, 2002a, b). Для прогнозирования и моделирования функций природных экосистем разнообразие растений иногда сводится к небольшому числу функциональных типов растений (Plant functional types..., 1993). Поскольку существует мало информации о функциональной экологии многих видов, формы роста растений часто используются в качестве ориентиров для таких функциональных типов (Box, 1996; Sala, Lauenroth, Golluscio, 1997). Данные о максимальной глубине укоренения и горизонтальном распространении корней полезны для прогнозирования функциональных различий между формами роста растений и при предполагаемых сценариях изменения климата. Более того, в некоторых модельных разработках предполагалось, что древесные и травянистые формы произрастания конкурируют за ресурсы в верхних слоях почвы, в то время как древесные растения имеют большую долю корней в более глубоких слоях, поглощая там значительно больше почвенной воды (Belowground consequences..., 2000). Это предположение известно, как двух-горизонтная модель (two-layer model) и было впервые предложено для тропических саванн (Walter, 1939), но его всеобщность иногда оспаривалась (Seghier, 1995; Mordet, Menaut, Mariotti, 1997). Данные о глубине укоренения древесных и травянистых растений в различных климатических условиях полезны для определения того, в каких климатических условиях и для каких форм роста растений названная модель наиболее применима (Schenk, Jackson, 2002a, b).

Рекордсменами по глубокому проникновению корней, по-видимому, являются можжевельник односемянный (61 м) и эвкалипты (40...60 м) (Cannon, 1949). Тропическая саванна является биомом с большой средней глубиной укоренения (15 ± 5) м (Maximum rooting depth..., 1996) и имеет самую глубокую зарегистрированную корневую систему – 68 м. Даже в вечнозеленых тропических лесах некоторые виды деревьев имеют глубокую корневую систему (> 8 м), которая позволяет им переживать периодические засухи (Maeght, Rewald, Pierret, 2013). Опубликованные сводки (Lyr, Hoffman, 1967) демонстрируют, что некоторые виды быстро укореняются в молодом возрасте. Так, глубина укоренения сосны замечательной составляла более 2 м через 1 год в культурах и 2,6 м спустя 4 года после посева; ель европейская, дугласия и псевдоакация в возрасте 4 лет после посадки достигали глубины около 3,7 м. Установлено, что корни эвкалиптовых деревьев после посадки продвигаются вниз по профилю со скоростью 0,55 м в месяц (Almost symmetrical..., 2011).

Сравнительный анализ пяти видов сосен в Средиземноморье показал, что у разных видов ни глубина проникновения корневых систем, ни отношение массы корней к надземной существенно не различались. Минимальное количество годовых осадков отрицательно влияло на рост корней, но положительно сказывалось на длине корней и времени, необходимом для достижения глубины 40 см. Подчеркивается, что быстрое формирование большой и глубокой корневой системы может быть ключевым фактором для колонизации соснами засушливых районов Средиземноморья (Rooting big and deep..., 2019).

Учитывая врожденную пластичность развития корневой системы и, как следствие, изменчивость характера укоренения, в настоящее время нет единого мнения относительно того, что такое «глубокий корень». Основываясь на глобальном обзоре 565 профилей корней (Schenk, Jackson, 2002a, b) были выведены средние профили укоренения для 15 наземных биомов на всех широтах; среднее значение этих 15 профилей показало, что на глубине залегания корней в почве 1,1, 0,7 и 0,4 м находится, соответственно, 95, 90 и 80 % суммарной доли корней. Было также обнаружено, что средняя глубина отбора проб для профилей корней составляла 0,88 м (Schenk, Jackson 2002a, b). Основываясь на этих цифрах и независимо от видоспецифических или функциональных определений, было предложено квалифицировать «глубокие корни» как корни, растущие на глубине почвы не менее 1 м (Maeght, Rewald, Pierret, 2013).

В глобальной базе данных о свойствах корней (Global root traits..., 2021) насчитывалось 1782 местообитания для 1024 видов растений с максимальной глубиной корневых систем (в среднем) 2,21 м. Ниже (табл. 1) приводится сводка 18 профилей с распределениями корней на глубину ≥ 3 м (Schenk, Jackson, 2002a, b).

Таблица 1

Перечень исследований вертикального распределения корней с глубиной их выборки ≥ 3 м (Schenk, Jackson, 2002 a, b)

№	Географическое положение	Тип растительности	Глубина корней, м	Источник
1	Сахель, Сенегал	Сухая тропическая саванна	6	Bille, 1977
2	Юго-Запад Австралии	Приморский лесной массив	15...18	The distribution of root..., 1980
3	Бразилия, Манаус	Тропический вечно-зеленый лес	5	Cerri, Volkoff, 1987
4	Южный Китай	Вечнозеленый лес с умеренным климатом	5	Chen, Chang, Wang, 1994

Окончание табл. 1

№	Географическое положение	Тип растительности	Глубина корней, м	Источник
5	США, Нью-Мексико	Полупустыня	4...13	Freckman, Virginia, 1989
6	Северо-Запад Германии	Лиственный лес с прохладным климатом	3,6	Hertel, 1999
7	Южная Африка	Приморский кустарник	3,5	Higgins, Lamb, van Wilgen, 1987
8	Кения	Сухая тропическая саванна	4,9...5,8	Hosegood, 1963
9	Западная Кения	Тропические лесные плантации	4	Vertical distribution of roots..., 1998
10	Франция	Лиственный лес с прохладным климатом	4	Lucot, Bruckert, 1992
11	Туркменистан	Пустыня	6	Мирошниченко, 1975
12	Бразилия, Пара	Тропический вечно-зеленый лес	5,8	The role of deep..., 1994
13	Южный Туркменистан	Саванна умеренного пояса	3,2	Попов, 1979
14	Южный Судан	Сухая тропическая саванна	7,5	Reverse phenology..., 1999
15	Аргентина, Патагония	Пустыня и полупустыня	3	Rooting depth..., 1996
16	Бразилия, Пара	Тропический вечно-зеленый лес	4	Root distribution in..., 1998
17	Юго-Западный Нигер	Сухая тропическая саванна	4	Vandenbeldt, 1991
18	Туркменистан	Пустыня	4	Зверев, Селидова, 1990

4.3. Генетические аспекты

Морфология и размер корневой системы деревьев predeterminedются генетическими свойствами конкретных видов, проявляющимися в межвидовых различиях (Štofko, Kodrík, 2008). Хорошо известный поверхностный характер распределения корневой системы елей объясняют их горным происхождением, тем, что этот род сформировался в горных местностях на каменистых малоразвитых почвах (Орлов, 1955). Однако почвенные условия могут существенно влиять на морфологию корневой системы (Coutts, 1987). Высокий уровень грунтовых вод, плохо дренированные почвы еще более усугубляют поверхностный характер корней елей, уменьшают глубину их

корневых систем и повышают ветровальность деревьев (Köstler, Brückner, Bibelriether, 1968; Kodrík, 1998; Konôпка, 2003; Anchorage of coniferous..., 2006b). Глубину проникновения корневых систем связывают также со степенью светолюбия или теневыносливости вида, генетически предопределенным признаком: светлюбивые виды, такие как двухвойные сосны, имеют более глубокие корни, что позволяет им охватывать большие объемы ризосферы, а теневыносливые виды, такие как ели, имеют поверхностные корни, потребляющие почвенные ресурсы, сконцентрированные в верхних слоях почв (Gale, Grigal, 1987).

Было выполнено обобщение данных о максимальной глубине проникновения корней по 49 семействам, 96 родам и 211 видам. Показана врожденная способность многих видов развивать глубокие корни в отсутствие ограничивающих характеристик почвы. Эти данные свидетельствовали также о том, что глубокие корни могут играть более важную роль в поглощении воды и питательных веществ, чем только плотность заполнения ими ризосферы, и что фактическая протяженность корней должна оцениваться в конкретном местообитании, чтобы получить реалистичные оценки свойств экосистемы и процессов в ней (Stone, Kalisz, 1991).

В некоторых публикациях описывался генетический контроль таких признаков корней, как длина, ветвление и образование корневых волосков (Kell, 2011). Предполагают, что общая структура корневой системы в идеальной среде, свободной от ограничений, должна раскрывать генотипические возможности вида, которые во многом проявляются в форме крон (Gale, Grigal, 1987). Отмечают в то же время, что стержневые и якорные корни развиваются у определенных видов только в том случае, если позволяют механический состав, влажность почвы и конкурентные отношения. Особо отмечено решающее влияние на форму корней свойств почвы (Büsgen, 1901).

Неблагоприятные физические особенности почвы, включая высокое залегание коренных пород, высокий уровень грунтовых вод и засоление, настолько широко распространены и оказывают такое очевидное влияние, что их считают основными причинами неглубокого проникновения корней. Однако определение глубины укоренения в неглубоких почвенных разрезах часто вводит в заблуждение. Корни, наталкивающиеся на горизонты с высокой плотностью или коренные породы, обычно резко обрываются или заменяются горизонтальными ответвлениями, что принимается за достижение максимальной глубины проникновения. На самом деле ограничивающий слой может содержать различного рода стыки, усадочные трещины, разломы, которые позволяют якорным корням проникать гораздо глубже и, если позволяют условия, широко разветвляться (Stone, Kalisz, 1991).

В связи с тем, что почвы являются наиболее сложной из всех сред (Fitter, Hodge, Robinson, 2000), а питательные вещества часто прочно связаны со структурой почв (Strong, Sale, Helyar, 1999), почвенные ресурсы по

своей природе неоднородны и не всегда доступны растениям. В свою очередь, растения выработали сложные стратегии использования почвенных ресурсов; рост корней и развитие корневой системы соответствуют распределению ассимилятов по окончаниям отдельных корней, способных к скоординированным морфологическим и физиологическим реакциям на окружающую среду. Учитывая значительное влияние неоднородности почвы на рост корней, не удивительно, что пространственные схемы укоренения сильно варьируют. Действительно, одним из основных мешающих факторов, который часто препятствует точной оценке глубины укоренения, является изменчивость внутреннего распределения корней (Nicoullaud, Darthout, Duval, 1995). Кроме того, даже если учитывать эту изменчивость, отбор проб часто определяется произвольно и на недостаточную глубину (Schenk, Jackson, 2002 a, b). В целом, помимо генетики, структура корней контролируется также гормональными воздействиями со стороны растений (Santner, Calderon-Villalobos, Estelle, 2009) и почвенных организмов, а также окружающей средой (Maeght, Rewald, Pierret, 2013).

4.4. Водный режим

В теоретическом плане растения предпочитают распределять биомассу тому органу, который испытывает наибольшую нехватку того или иного ресурса (Schenk, Jackson, 2002 a, b; McCarthy, Enquist, 2007; Allometric scaling..., 2020; Beccari, Carmona, 2024). В частности, древесные виды в засушливых условиях часто развивают наиболее глубокие корни, чтобы получить доступ к глубоко залегающим грунтовым водам (Усольцев, Крепкий, 1994; Hydrologic regulation..., 2017; Rooting depth and xylem..., 2023).

Глубина проникновения корневых систем растений связана, прежде всего, с гидрологическим режимом территорий. Экосистемы, в которых ежегодная потребность в испарении превышает количество осадков, занимают около половины поверхности Земли, и продуктивность растений в них часто линейно возрастает в зависимости от среднегодового количества осадков или фактического суммарного испарения (Rosenzweig, 1968; Chong, Mougin, Gastellu-Etchegorry, 1993). Доступность воды для отдельных растений в таких системах частично зависит от местных климатических и эдафических факторов, а также от глубины, горизонтального распространения и степени перекрытия корневых систем растений (Casper, Jackson, 1997).

Глубина проникновения корневой системы в почвогрунт используется во многих исследованиях, направленных на разработку моделей поглощения воды корнями (Chen, Barber, 1990; Smethurst, Commerford, 1993; Тео, Beyrouty, Gbur, 1995; Gao, Pan, Koenig, 1998). Поглощение воды – одна из ключевых функций глубоких корневых систем, особенно в засушливых и горных районах. Например, вечнозеленые леса в Бразильской Амазонии

поддерживают транспирацию в течение засушливых периодов продолжительностью до 5 месяцев, поглощая воду из почвогрунта на глубине более 8 м (The role of deer..., 1994). Утверждается, что в условиях ярко выраженного сезонного засушливого климата глубокие корни способствуют гидравлическому подъему, то есть переносу воды корнями из влажных участков почвенного профиля в сухие (The redistribution of soil..., 1998; Seasonal water acquisition..., 2000). Дж. Мэйт с соавторами (Maeght, Rewald, Pierret, 2013) приписывают первенство в открытии данного явления Дж. Бризилу (Breazeale, 1930), хотя явление подъема капиллярной каймы корнями деревьев на южном пределе лесной растительности было отмечено в России П. А. Костычевым еще в XIX в. (Костычев, 1886).

В более широкой перспективе влияние глубоких корней на гидрологические циклы может косвенно влиять на региональный климат. Установлено (Kleidon, Heimann, 2000), что глубоко укоренившаяся растительность является важной частью тропической климатической системы и что без учета глубоких корней невозможно адекватно смоделировать современный климат. Поскольку многие виды деревьев в тропических лесах опосредуют связь между грунтовыми водами и атмосферой, наличие или отсутствие неразрушенных тропических лесов влияет на региональный климат (Bruijnzeel, 2004). Таким образом, глубокие корни играют важную роль в поглощении воды растениями, влагообеспеченности почвы и круговороте воды в различных масштабах – от ризосферы до целых водосборных бассейнов (Bengough, 2012).

В регионах произрастания влажных тропических лесов происходят значительные сезонные колебания количества осадков, с периодами нехватки воды для растительных сообществ (Malhi, Wright, 2004). В контексте глобальных изменений окружающей среды вопросы адаптации тропических лесов к предполагаемому снижению наличия влаги в почве (Droughts, hydraulic redistribution..., 2011), а также вопросы влияния сезонных колебаний осадков на функционирование экосистем тропических лесов, занимают центральное место в экологических исследованиях. На экосистемном уровне было показано, что сезонные колебания объемного содержания воды в почве вызывают изменения в потоках углерода, воды и энергии в экосистемах тропических лесов Амазонии, Южной Азии и Африки (Precipitation as driver..., 2009). На уровне деревьев сезонные колебания воды в почве обычно приводят к снижению фотосинтеза листьев и транспирации в тропических лесах (Engelbrecht, Kursar, 2003; Seasonal water stress..., 2007; Depth of soil water..., 2013). Тем не менее, во многих экспериментах определенный процент деревьев не демонстрировал существенных изменений в газообмене листьев в засушливые периоды. В частности, во Французской Гвиане было обнаружено, что значительное снижение доступности воды в почве не повлияло на 20 % деревьев, произрастающих в тропических лесах (Depth of soil water..., (2013).

Почему у некоторых видов деревьев, произрастающих в тропических лесах, в засушливые периоды не наблюдается значительного снижения влажности листьев? Во-первых, были описаны значительные различия в устойчивости к засухе между тропическими видами деревьев (Seasonal water stress..., 2007; Poorter, Markesteijn, 2008). Предотвращение засухи может происходить с помощью механизмов адаптации к засухе, таких как устьичная регуляция, осмотическая регуляция (Kozlowski, Pallardy, 2002), регуляция белков, связанных с переносом воды между клетками (Forest responses to climate..., 2011), или благодаря особым биофизическим характеристикам, которые обеспечивают больший перенос воды в континууме почва – растения – атмосфера (например, благодаря высокой гидравлической проводимости). Во-вторых, способность тонких корней некоторых деревьев проникать в глубокие почвенные горизонты, которые остаются влажными даже в засушливые периоды, также может объяснить названные различия в характере реакции (Hydraulic redistribution..., 2005). В нескольких исследованиях были предприняты попытки оценить вертикальное распределение биомассы корней во влажных тропических лесах (The role of deep..., 1994; Root distribution..., 1998; Carbon inputs..., 2011). Было показано, что биомасса корней экспоненциально уменьшается с увеличением глубины, при этом ниже глубины 100 см обнаруживается менее 10 % корней (The role of deep..., 1994; Carbon inputs..., 2011). Однако вертикальное распределение биомассы корней не совсем точно отражает глубину, с которой деревья извлекают воду. Несмотря на то, что биомасса глубоких корней составляет лишь небольшую часть от общей биомассы корней во влажных тропических лесах, такие глубокие корни могут активно способствовать транспирации деревьев (Rainfall exclusion..., 2005; Carbon inputs..., 2011).

Было показано, что глубоко залегающие почвенные воды могут быть доступны только для деревьев большого диаметра (Rainfall exclusion..., 2005). С другой стороны, установлено, что корни деревьев самых разных диаметров колонизировали как верхние, так и глубокие слои почвы (Root distribution..., 1998). Наконец, было показано, что в засушливые периоды сравнительно небольшие деревья извлекают воду из более глубоких горизонтов, чем деревья большого диаметра (Partitioning of soil..., 1999). Точная оценка взаимосвязи между размерами деревьев и глубиной извлечения ими воды необходима в подходах к моделированию реакции экосистем влажных тропических лесов на будущие изменения условий окружающей среды (Depth of soil water..., 2013).

Специальное исследование связи глубины проникновения корней с высотой деревьев и водным потенциалом листвы во влажных тропических лесах Южной Америки показало, что первая из упомянутых связей статистически не значима и объясняет лишь 8 % изменчивости показателя глубины проникновения (рис. 21, а), тогда как вторая оказалась более значимой

и объясняла 30 % изменчивости зависимой переменной (рис. 21, б) (Depth of soil water..., 2013).

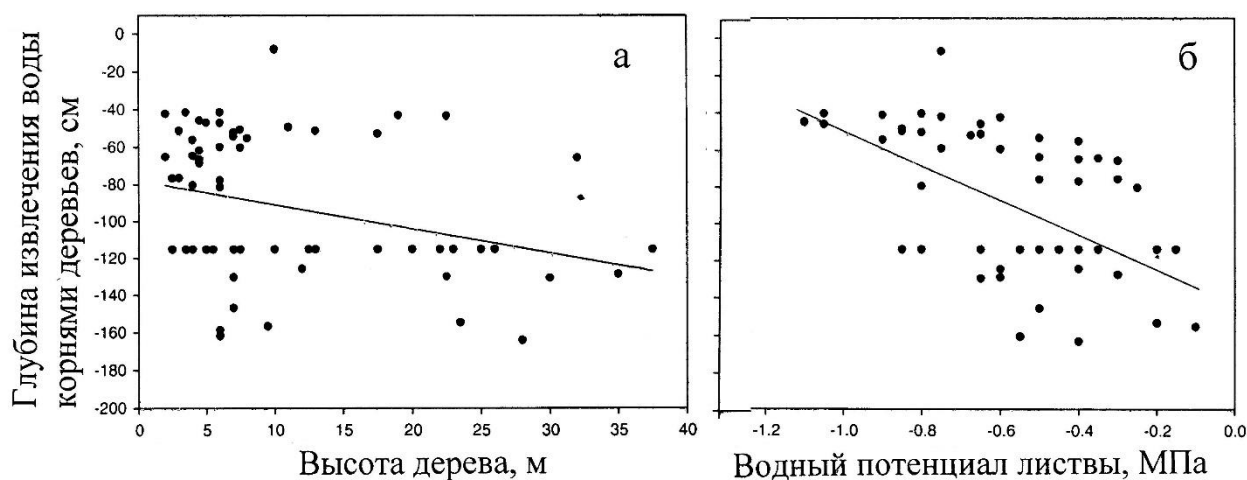


Рис. 22. Зависимость глубины проникновения корней от высоты деревьев (а) и водного потенциала листы (б) в тропических лесах Южной Америки (Depth of soil water..., 2013)

Сделан вывод, что водный потенциал листы может быть использован в качестве ориентировочного показателя глубины проникновения корней в тропических лесах. Некоторые деревья продемонстрировали значительную пластичность в отношении глубины извлечения воды и эффективную адаптивную стратегию для получения водных и питательных ресурсов. Между размерами деревьев и глубиной извлечения воды связи не выявлено: в то время как высокие деревья преимущественно извлекают воду из горизонтов глубиной до 1 м, более низкорослые деревья демонстрируют значительные различия в средней глубине извлечения воды, что не позволяет использовать размеры деревьев для параметризации функциональных моделей по прогнозированию реакции деревьев на предполагаемые изменения условий окружающей среды (Depth of soil water..., 2013).

Исследования, проведенные в условиях ограниченного наличия влаги, не оставляют сомнений в том, что размеры и форма корневой системы у растений в засушливых и влажных условиях различаются (Kutschera, Lichtenegger, 1997). Например, обычно прогнозируется, что растения будут иметь большее соотношение корней и побегов в более сухих условиях, чем в мезогенных (Walter, 1971; Pallardy, 1981; Chapin III, Autumn, Pugnaire, 1993). Тем не менее, абсолютная максимальная глубина укоренения или горизонтальное распространение могут быть больше в системах с повышенной влажностью, где растения обычно имеют более крупные размеры. Это различие между абсолютными и относительными размерами растений важно для понимания экологических процессов в различных масштабах.

Например, горизонтальное распространение корней и максимальная глубина укоренения влияют на конкурентные отношения растений и определяют потенциальный запас ресурсов экосистемы, доступных растениям (Architectural analysis of plant..., 1991; Maximum rooting depth..., 1996). Взаимосвязи между относительными размерами корней и надземной части важны для изучения распределения и аллометрии отдельных растений. В качестве примера последнего можно привести то, что растениям с определенным размером кроны может потребоваться более крупная корневая система на почвах с грубой структурой, поскольку такие почвы оказывают большее сопротивление потоку воды и обладают меньшей влагоудерживающей способностью (Limitation of plant water..., 1998; Jackson, Sperry, Dawson, 2000).

Различные модельные исследования лесов в тропической части Южной Америки показали, что глубина укоренения деревьев является ключевой переменной, объясняющей показатели суммарного испарения, продуктивность и географическое распределение вечнозеленых (Variable tree rooting..., 2021). Однако ни в одном из этих исследований не были учтены затраты ресурсов, временные и физические ограничения, связанные с глубиной укоренения деревьев в условиях конкуренции, что ставит под сомнение экологическую реалистичность полученных результатов. Используя динамическую глобальную модель растительности применительно к тропической и субтропической зоне Южной Америки в современных климатических условиях, было показано, как конкурирующие стратегии укоренения, лежащие в основе компромисса между инвестициями в стоки углерода над и под землей, приводят к более реалистичному моделированию продуктивности и суммарного испарения и, следовательно, пространственного распределения биомассы. Было выявлено, что климат и глубина залегания почвы определяли пространственно неоднородную структуру глубины укоренения и подземной биомассы в исследуемом регионе. Получила подтверждение гипотеза о том, что способность вечнозеленых деревьев приспосабливать свои корневые системы к сезонно сухому климату имеет решающее значение для объяснения нынешнего доминирования, продуктивности и суммарного испарения в вечнозеленых лесах тропической Южной Америки (Variable tree rooting..., 2021).

С целью анализа и прогнозирования размеров и формы корневых систем растений в связи с гидрологическим режимом был использован набор данных, содержащий более 1300 записей о размерах корневой системы растений для древостоев, пустынь, кустарниковых зарослей, лугопастбищных угодий и саванн со среднегодовым количеством осадков менее 1000 мм (Schenk, Jackson, 2002 a, b). Было установлено, что размеры корневой системы различались у разных форм растений и повышались с увеличением размера надземной части в последовательности: однолетние растения

< многолетние разнотравья и травы < полукустарники < кустарнички < деревья. Глубина укоренения увеличивалась с увеличением среднегодовых осадков у всех растительных форм, за исключением кустарников и деревьев, но не была тесно связана с потенциальным суммарным испарением. За исключением деревьев, корневые системы растений, как правило, были более мелкими в сухом и жарком климате и более глубокими в холодном и влажном климате. Среднегодовые осадки в качестве независимой переменной объясняли около 2 % изменчивости глубины укоренения деревьев и около 10 % при включении в модель второй независимой переменной – потенциального суммарного испарения. Модель зависимости усредненных значений глубины укоренения от осадков объясняла 46 % изменчивости зависимой переменной (Schenk, Jackson, 2002 a, b).

Было предложено определять архитектуру корневой системы в качестве эволюционного ответа на пространственно-временную изменчивость доступности ресурсов и соответствующие ограничения роста (Harper, Jones, Sackville Hamilton, 1991). Некоторые исследования показали, что максимальная глубина укоренения в основном ограничена уровнем грунтовых вод или их характеристиками, которые препятствуют укоренению (Cannon, 1949; Stone, Kalisz, 1991; Stone, Comerford, 1994), в то время как другие продемонстрировали, что деревья могут прорасти корнями далеко за пределы подпочвы, в выветрившуюся коренную породу (Schwinning, 2010) или поддерживать активность корней ниже среднего уровня грунтовых вод (Ecological linkages between..., 2004; Water Resources Research..., 2009), например, путем переноса и высвобождения кислорода в условиях избыточного увлажнения (Justin, Armstrong, 1987; Shimamura, Yoshida, Mochizuki, 2007). Таким образом, некоторые растения могут изменять свойства почвы в непосредственной близости от себя (Plant root growth..., 2009), чтобы обеспечить более глубокое проникновение корневой системы. Реагируя на необходимое количество влаги, корни растут настолько поверхностно, насколько это возможно, и настолько глубоко, насколько это необходимо (Schenk, 2008). Несмотря на то, что этот подход дает рациональное объяснение развитию глубоких корней в различных условиях окружающей среды, при этом упускаются из виду другие важные функции корней, такие как потребление элементов питания и механическое закрепление растений (Maeght, Rewald, Pierret, 2013). Таким образом, помимо генетического контроля и физиологических потребностей каждого отдельного вида, на развитие корней влияют внешние физические или биохимические факторы.

4.5. Химизм почвогрунтов

Пространственное распределение и морфология корней, их физиология и симбиотические взаимодействия влияют на способность растений получать доступ к питательным веществам. Появление глубоко укоренившихся растений, особенно в полузасушливых экосистемах, как показано выше, объяснялось поглощением воды. Однако есть свидетельства, что поглощение воды в глубоких горизонтах может быть ограничено даже в засушливых условиях (Nutrient uptake as a contributing..., 2004). Предполагается, что глубокие почвы в полузасушливых регионах могут быть более важными источниками питательных веществ, чем принято считать (Arid-zone *Acacia* species..., 2012). Хотя данных о влиянии глубоких корней на усвоение питательных веществ в тропических почвах по-прежнему недостаточно (Acquisition of phosphorus..., 2011), считается, что глубокие корневые системы важны для усвоения подвижных элементов, таких как калий, а также азот (Plant root distributions..., 2012). Азот в глубоких слоях почвы более подвержен вымыванию, чем в неглубоких почвенных горизонтах (Thorup-Kristensen, Nielsen, 1998; Thorup-Kristensen, 2001). Хотя из-за высокой подвижности нитратов высокая плотность корней может и не требоваться для того, чтобы растения могли истощать определенные участки почвы (Robinson, 1991, 1996), была обнаружена линейная зависимость между плотностью корней и поглощением азота с разной глубины (Kristensen, Thorup-Kristensen, 2004). Исследования показали, что глубоко укореняющиеся виды, такие как дуб, клен и эвкалипт, возможно, выработали различные физиологические стратегии поглощения в глубоких и неглубоких почвенных горизонтах, возможно, оптимизируя эффективность поглощения с точки зрения затрат углерода за счет функциональной специализации в рамках снижения конкуренции. Для лучшего понимания функциональной специализации поглощения питательных веществ тонкими корнями в целом и разработки улучшенных моделей поглощения питательных веществ в частности необходимы дополнительные исследования физиологических свойств глубоких корней (Maeght, Rewald, Pierret, 2013).

Растущие корни оказывают огромное давление на окружающую почву (Misra, Dexter, Alston, 1986). Давление роста глубоких корней вызывает уплотнение почвы и, как следствие, снижение гидравлической проводимости и аэрации и, следовательно, биогеохимического функционирования. Даже горные породы подвержены физическому воздействию глубоких корней: когда они расширяются на стыках или трещинах, давление может ускорить химическое растворение минералов (Richter, Markewitz, 1995; Richter, Walthert, 2007). Корни влияют на концентрацию ионов в своем непосредственном окружении, а также участвуют в других взаимодействиях благодаря корневым выделениям (Hinsinger, 1998). Было показано, что тонкие корни на глубине 1 м могут сбалансировать химизм почвы (Richter, Walthert, 2007). Выделение карбоксилатов глубокими корнями может способствовать доступу к плохо растворимому фосфату железа в засушливых зонах (Arid-

zone *Acacia* species..., 2012). Поскольку глубокие корни непосредственно влияют на распределение углекислого газа и кислотности почвы по профилю, очевидно, что они играют активную роль в физико-химическом выветривании минерального материала и, таким образом, способствуют почвообразованию (Richter, Markewitz, 1995).

Несмотря на низкое содержание углерода в подпочвенных горизонтах, они обеспечивают более половины общих запасов углерода в почве, и поэтому необходим их учет в глобальном цикле углерода (Harrison, Footen, Strahm, 2011; Dynamics of decadally..., 2012; Harper, Tibbett, 2013). Органический углерод почвы имеет три основных источника: рост корней растений, включая экссудаты, перенос растворенного органического углерода и биотурбация (Rumpel, Kögel-Knabner, 2011). Хотя относительная важность каждого источника зависит от климата, типов почв и растительности, важная роль корней в связывании почвенного углерода подчеркивается тем фактом, что полученный из корней углерод обладает высоким потенциалом долгосрочной стабилизации (Kell, 2011). Однако поступление углерода из корней в глубокие слои почвы изучено недостаточно, главным образом из-за неопределенностей, связанных с измерением отслаивания корневых клеток в процессе роста, выделения корневого экссудата и массооборота корней. Поскольку подпочвенные горизонты с низкими концентрациями углерода еще не насыщены углеродом, было высказано предположение, что они могут потенциально его поглощать за счет увеличения поступления углерода в результате массооборота глубоких корней. Динамика глубинного углерода в значительной степени контролируется взаимодействием с почвенными минералами (Dynamics of decadally cycling..., 2012), и поскольку на оба процесса большое влияние оказывают глубокие корни, необходимы исследования изменений в содержании углерода в глубинных почвенных профилях. Информация об углероде, получаемом из корней, необходима для точного описания важнейших процессов, таких как чистая первичная продукция и накопление углерода, от экосистемных до глобальных масштабов, а также в контексте современного и будущего изменения климата (Regional scale patterns..., 2013).

Таким образом, глубокие корни имеют решающее значение для функционирования растений, подземных биоценозов и многих биогеохимических циклов, таких как почвообразование, связывание углерода в почве и другие. Хотя по-прежнему трудно дать абсолютное определение «глубоких корней», существует настоятельная необходимость в пересмотре существующих схем отбора проб и мониторинга корней, чтобы избежать предвзятости в будущих оценках их характеристик. Хотя исследования глубоких корней и ризосферы в ближайшие годы останутся трудоемкими, важнейшие знания, получаемые в отношении функционирования растений и экосистем путем «более глубокого изучения», не оставляют исследователям выбора, особенно в условиях усиливающегося изменения климата (Maeght, Rewald, Pierret, 2013).

Глава 5

МОДЕЛИРОВАНИЕ ВЕРТИКАЛЬНО-ФРАКЦИОННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ БИОМАССЫ КОРНЕЙ

5.1. Экспоненциально убывающие закономерности вертикально-фракционного распределения корней

Биомасса корней уменьшается с глубиной в древостоях любого возраста, но важно знать, как меняется это распределение по глубине в процессе развития древостоя. Исследования биомассы корней в смешанном лиственном лесу США в молодом и приспевающем возрастах показали, что распределения биомассы по вертикальному профилю может зависеть от ее принадлежности к той или иной фракции по толщине (Yanai, Park, Hamburg, 2006). С возрастом увеличиваются не только абсолютные значения биомассы в разных слоях почвогрунта, но и характер распределения биомассы по профилю (рис. 23).

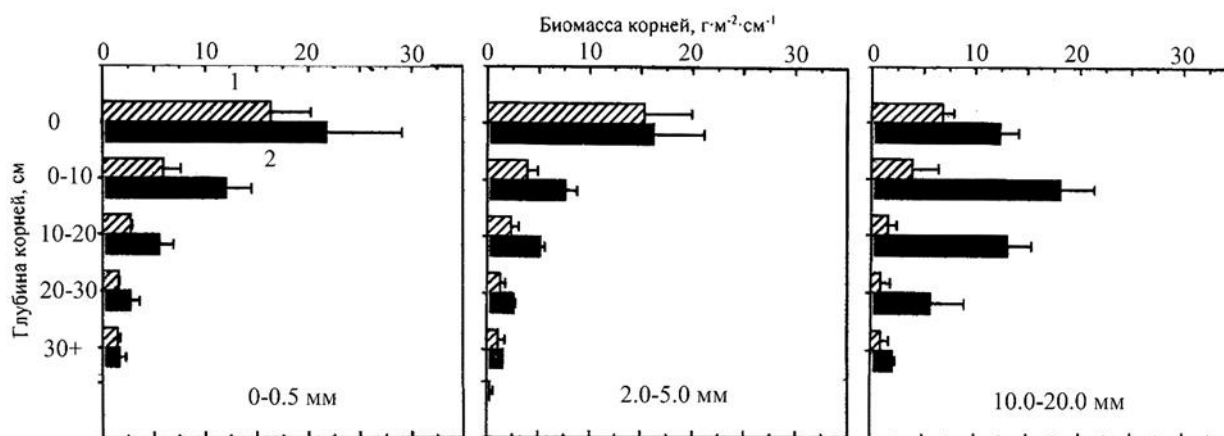


Рис. 23. Распределение биомассы корней в смешанном лиственном лесу США по вертикальному профилю в возрасте 23 (1) и 63 (2) лет (Yanai, Park, Hamburg, 2006)

В другом исследовании биомассы корней в смешанном кленово-буково-березовом насаждении в возрасте 115 лет (Identifying roots..., 2008)

для распознавания видовой принадлежности корней был использован молекулярно-генетический метод (Molecular identification..., 2001). Примерно из 30 мг каждого образца выделяли ДНК, используя стандартную процедуру щелочного лизиса или экстракции хлороформом, модифицированную добавлением поливинилполипирролидона, поливинилпирролидона, бетамеркаптоэтанола и спермидина для повышения эффективности экстракции (Molecular identification..., 2001). Клен был доминирующим видом по биомассе корней. Биомасса его корней толщиной 0...2 мм снижалась вниз по профилю, а максимум биомассы корней толщиной 2...5 мм пришелся на глубину 15...18 см. Корни березы толщиной 0...2 мм были относительно равномерно распределены по профилю, а максимум биомассы корней толщиной 2...5 мм пришелся на слой глубиной 9...15 см. Видовая специфика заполнения биомассой корнеобитаемого пространства и экологических ниш свидетельствует о наиболее полном использовании подземных ресурсов в смешанном насаждении (Identifying roots..., 2008) (рис. 24).

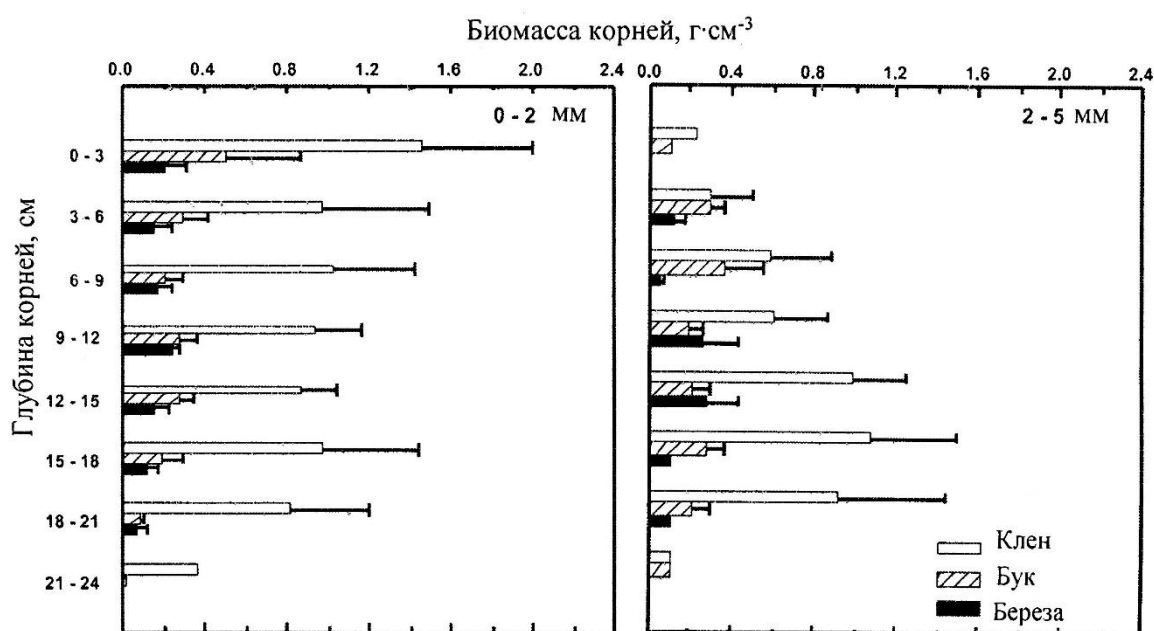


Рис. 24. Распределение биомассы корней в смешанном кленово-буково-березовом лесу США по вертикальному профилю; толщина корней 0...2 мм (слева) и 2...5 мм (справа) (Identifying roots..., 2008)

В двух 80-летних древостоях Бельгии, один с преобладанием дуба и бука, а другой с преобладанием ясеня, был выполнен сравнительный анализ распределения биомассы корней по вертикальному профилю (The above- and belowground..., 2001). Установлен существенно более высокий запас углерода в корнях ясеневого древостоя в верхнем 0...30-сантиметровом слое и, напротив, более высокий запас углерода в корнях дубово-букового древостоя в ниже лежащем слое 30...75 см. Запас стволовой древесины

в двух древостоях различался, но незначительно: в дубово-буковом и ясеневом древостоях он составлял соответственно 301 и 328 $\text{м}^3 \cdot \text{га}^{-1}$. Общая закономерность снижения запаса углерода в корнях двух древостоев коррелировала с закономерностью снижения запаса углерода в почвогрунте (The above- and belowground..., 2001) (рис. 25).

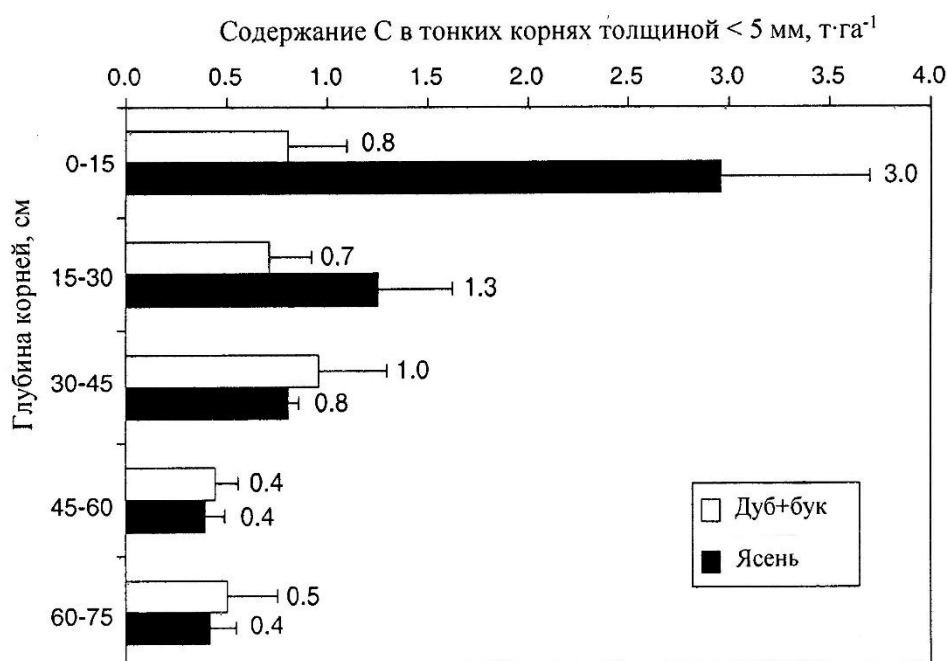


Рис. 25. Распределение углерода в тонких корнях толщиной < 5 мм в дубово-буковом и ясеневом 80-летних древостоях по почвенному профилю (The above- and belowground..., 2001)

На Балканах было исследовано распределение биомассы корней по вертикальному профилю на глубину до 45 см в естественных буковых древостоях в возрасте 47...64 лет и культурах дугласии в возрасте 37...47 лет. Установлено снижение биомассы корней толщиной 0...2 мм вниз по профилю, как у бука, так и у дугласии, но в отношении биомассы корней толщиной 2...5 мм и 5...10 мм какой-либо закономерности изменения по профилю не наблюдалось (Dynamics and vertical distribution..., 2019).

Важным аспектом экологических исследований и ведения хозяйства в лиственно-еловых древостоях являются конкурентные взаимоотношения древесных видов в подземной сфере. Ель и береза в производных насаждениях часто произрастают совместно. Если запас березы в составе насаждения превышает 30 %, то это отрицательно сказывается на развитии корневой системы ели (Рахтеенко, 1981; Бобкова, 2001). Установлено, что в молодом возрасте корневая система ели угнетается корнями березы, но по мере естественного изреживания березы и разложения ее корней названное угнетение ослабевает (Чибисов, 1971). Для среднетаежной подзоны Северо-Запада

России были представлены результаты изучения корневой конкуренции между елью и лиственными породами в 70-летних насаждениях черничного типа леса с различной долей участия ели (Карпечко, Синькевич, 2023). В древостоях с преобладанием лиственных биомасса тонких корней ели толщиной 0...1 мм в верхнем 20-сантиметровом слое составила 0,19...0,21 т·га⁻¹ и толщиной 1...3 мм – 0,21...0,27 т·га⁻¹. В чистых и условно чистых ельниках биомасса корней составила при тех же условиях соответственно 0,47...1,33 и 0,31...1,08 т·га⁻¹, т. е. существенно больше, что, по-видимому, объясняется доминирующим положением ели (Карпечко, Синькевич, 2023).

На Среднем Урале были исследованы распределения биомассы корней в 30-летних еловых культурах, как чистых, так и находящихся под пологом последующего возобновления лиственных. Оценена биомасса корней ели (без учета лиственных) при одной и той же схеме посадки в борозды, но в одном случае с уборкой лиственных в междурядьях, а в другом – без уборки, когда ель сформировалась под пологом лиственных. Установлено, что биомасса корней ели толщиной до 2 см больше в первом варианте по отношению ко второму при глубине почвенного слоя 0...10 см – в 3 раза, при глубине 10...20 см – в 5 раз и при глубине 20...30 см – в 3 раза (Терехов, Усольцев, 2010). Были выведены 2-факторные зависимости доли лиственных, объясняющие 93...98 % изменчивости названной доли лиственных (Терехов, Усольцев, Колтунова, 2008), в общей массе корней (%) от толщины корней и расстояния от поверхности почвы по трем вариантам закладки культур: чистые по пластам с примесью березы (1), чистые по бороздам с примесью березы (2) и по бороздам под пологом последующего возобновления лиственных (3). Установлено количественное выражение конкурентных отношений ели и лиственного полога по доле лиственных в биомассе корней по трем вариантам. При этом степень подавления ели лиственными, выраженная долей последних в общей массе корней, последовательно нарастала от варианта 1 к варианту 3 по всем почвенным слоям. В слое 0...10 см соответственно для корней 0...1 мм 14, 57, 82 %, там же для корней 1...3 мм соответственно 14, 55, 83 % и там же для корней 3...10 мм соответственно 9, 48, 78 %. В слое 10...20 см в той же последовательности соответственно 4, 40, 91 %, 4, 45, 90 % и 6, 36, 97 %. В слое 2...30 см соответственно 16, 31, 92 %, 22, 44, 92 % и 50, 64, 96 %. Преобладание названной доли лиственных в варианте 3 по отношению к другим вариантам произошло вследствие того, что лиственные при уходах не удалялись и практически полностью захватили пространство роста в надземной и подземной сферах (Терехов, Усольцев, Колтунова, 2008).

5.2. О бимодальности вертикально-фракционного распределения корней

В описанных выше результатах исследований распределение корней вглубь почвогрунта ограничивалось обычно 20...45, иногда 75 см. В глобальных обзорах (Gale, Grigal, 1987) распределение корней ограничивалось глубиной 100 см, и практически во всех названных случаях оно характеризовалось экспоненциально убывающей закономерностью.

В США был выполнен анализ распределений биомассы корней на глубину до 2 м. Эта более «глубокая» выборка неожиданно выявила наличие бимодальности вертикального распределения корней (A continental scale analysis..., 2022) (рис. 26). Оказалось, что из 44 исследованных местообитаний в 9 (20 %) было обнаружено наличие бимодального распространения корней, причем в отсутствие каких-либо географических трендов. Вторичный пик биомассы корней на бимодальных участках имелся на глубине более 60 см (33 % из них ниже 1 м), т. е. значительно глубже того места, где прекращалось большинство работ по отбору проб (Yanai, Park, Hamburg, 2006; Identifying roots of northern..., 2008; Терехов, Усольцев, Колтунова, 2008; Терехов, Усольцев, 2010; Dynamics and vertical distribution..., 2019; Карпечко, Синькевич, 2023). Авторы (A continental scale analysis..., 2022) сделали вывод, что эти 20 % местообитаний США не были бы классифицированы как бимодальные, если бы использовались более распространенные, меньшие глубины отбора проб, 20...45 см. Обосновывая бимодальность вертикального распределения корней в качестве природного явления, авторы (A continental scale analysis..., 2022) апеллируют к аналогичным фактам наличия бимодальности в различных научных дисциплинах: от бимодальной массы тела африканских муравьев-ткачиков (Weber, 1946) до бимодальной ассоциации микоризы во влажных тропических лесах (Lu, Hedin, 2019), от распределения водяного пара в атмосферной системе Земли (Zhang, Mapes, Soden, 2003) до распределения цвета и формы галактик во Вселенной (The Bimodal Galaxy..., 2004). В подтверждение названной концепции можно также сослаться на упомянутую в предыдущей главе «двух-горизонтную» модель (two-layer model) вертикального распределения корней (Walter, 1939). Исследование вертикально-фракционного распределения корней кукурузы в Кении показало наличие второго пика плотности очень тонких корней ($< 0,5$ мм) на глубине 110 см и тонких корней (0,5...2 мм) на глубине 70 см (Vertical root distribution..., 2011).

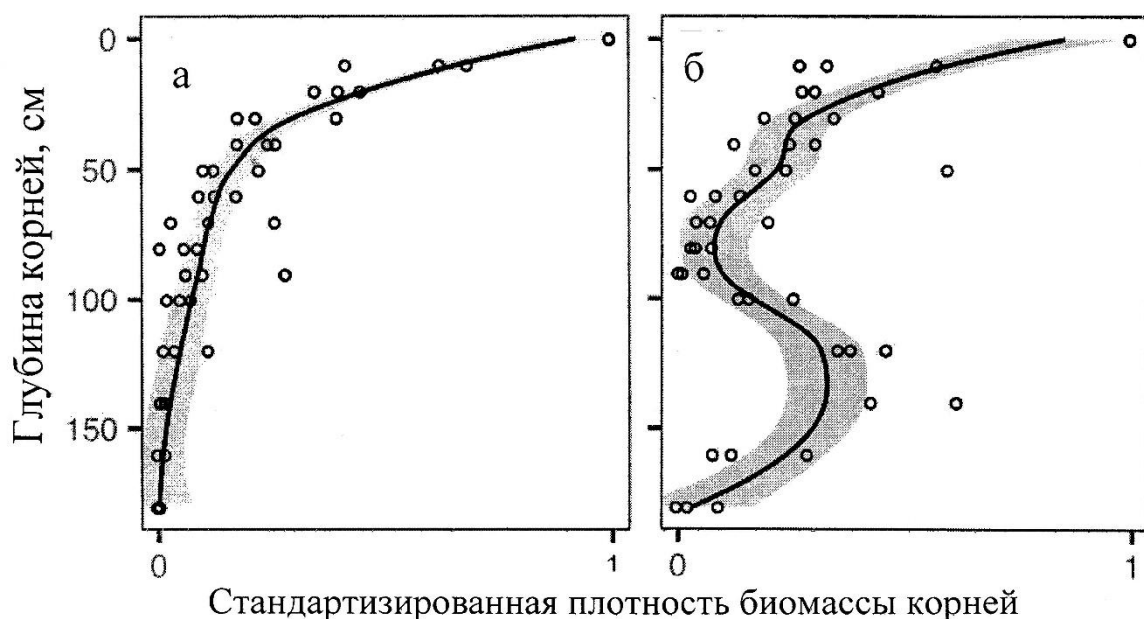


Рис. 26. Вертикальный профиль классического экспоненциального снижения плотности биомассы корней с увеличением глубины (а) и профиль бимодального распределения биомассы корневой системы (б), показывающий наличие вторичного пика биомассы глубоко под поверхностью почвы. Исходная плотность биомассы корней (отношение сухой биомассы к занимаемому объему) стандартизирована относительно максимального значения (от 0 до 1), чтобы облегчить визуализацию и сравнение по местообитаниям (A continental scale analysis..., 2022)

Большая часть перечисленных здесь публикаций связана с оценкой вертикального распределения биомассы корней до некоторой глубины, не обязательно максимальной, поскольку на более глубокие слои приходится ничтожно малая доля общей биомассы, в то время как трудоемкость ее получения возрастает с глубиной (Усольцев, Крепкий, 1994). В глобальной базе данных, включающей в себя 475 профилей корней, только в 9 % профилей корни были отобраны на глубину, ниже которой их не было обнаружено (Schenk, Jackson, 2002b).

Но если цель исследователя не связана с определением биомассы корней, а необходима лишь констатация факта достижения корнями некоторой предельной глубины (см. гл. 4), то результатов подобных исследований применительно к разным экорегионам и разным видам может быть гораздо больше. По крайней мере, глобальные сводки данных о вертикальном распределении корней, проникающих на глубину до 200...300 см, в основных природных биомах не выявили наличия бимодальности (A global analysis of root..., 1996; Schenk, Jackson, 2002 b; Schenk, 2005; Grapevine rooting..., 2006).

Поэтому тезис авторов (A continental scale analysis..., 2022) о наличии бимодальности вертикального распределения корней по почвенному профилю в качестве природного явления довольно сомнителен. Тем более, что и сами авторы не исключают того, что причиной бимодальности может быть

наличие погребенного почвенного горизонта, богатого питательными веществами, иссушение верхнего почвенного слоя в сочетании с наличием запасов воды в более глубоких слоях, присутствие определенных видов, которые специализируются на поиске ресурсов в глубоких слоях почвы.

5.3. Моделирование кумулятивного распределения биомассы корней по вертикальному профилю

При исследовании глубинного распределения корней оценивалась обычно не только биомасса в $\text{кг}\cdot\text{м}^{-2}$, $\text{кг}\cdot\text{га}^{-1}$ или $\text{кг}\cdot\text{м}^{-3}$, но и другие признаки корней: диаметр, длина, число корней или их длина на единицу площади или на единицу объема. В предположении, что характер вертикального распределения корней связан со степенью светолюбия вида независимо от измеренного признака, было предложено анализировать не абсолютные значения признаков, а стандартизированные (кумулятивно нарастающие вглубь от поверхности почвы) в диапазоне от 0 до 1 (Gale, Grigal, 1987). При этом в тот или иной класс светолюбия были включены все имеющиеся признаки, независимо от их размерности, ранжированные от 0 до 1. Исходные данные для теневыносливых, умеренно теневыносливых и светолюбивых видов представлены соответственно 8, 17 и 9 местообитаниями. Для описания вертикального распределения совокупности стандартизированных признаков в пределах класса светолюбия была предложена асимптотическая модель

$$Y = 1 - \beta^h, \quad (5)$$

где Y – кумулятивный признак корней в направлении от поверхности почвы до глубины h , см;

β – параметр модели.

Графики на рис. 27, представляющие результаты табулирования модели (5) для трех классов светолюбия, подтвердили гипотезу авторов о том, что теневыносливые виды располагают корни ближе к поверхности почвы, а светолюбивые, напротив, глубже (Gale, Grigal, 1987).

По материалам глобальной сводки данных о вертикально-фракционном распределении корней деревьев 11 биомов планеты, получена обобщенная закономерность вертикального распределения кумулятивной стандартизированной биомассы корней, описываемой моделью (5) (рис. 28), объясняющей 91 % варьирования зависимой переменной, при значении β , равном 0,97 (A global analysis of root..., 1996).

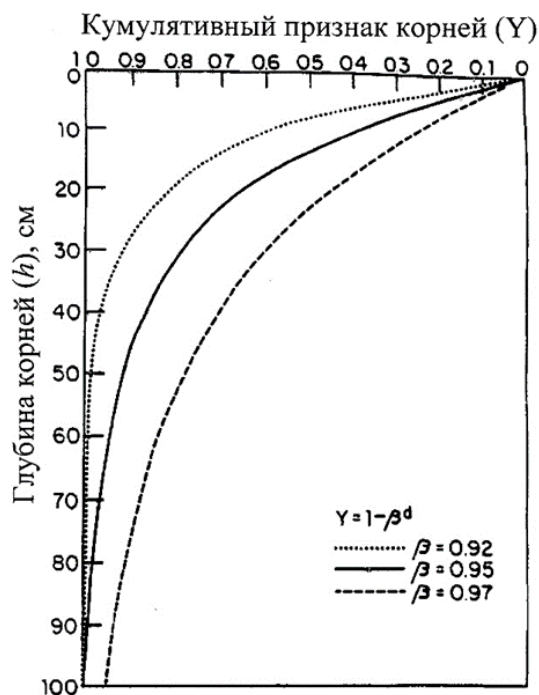


Рис. 27. Вертикальное распределение кумулятивных стандартизированных признаков корней для трех классов светолюбия видов согласно модели (1); параметры β , равные 0,92, 0,95 и 0,97 соответствуют классам светолюбия: теневыносливые, умеренно теневыносливые и светолюбивые (Gale, Grigal, 1987)

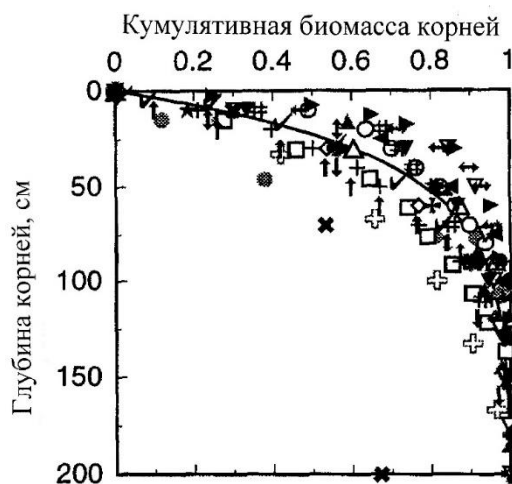


Рис. 28. Распределение кумулятивных стандартизированных значений биомассы корней деревьев по вертикальному профилю 11 биомов планеты (A global analysis of root..., 1996)

В Германии была предпринята попытка дифференцировать вертикальные профили распределения биомассы корней дуба согласно модели (5) в связи с почвенными условиями (рис. 29).

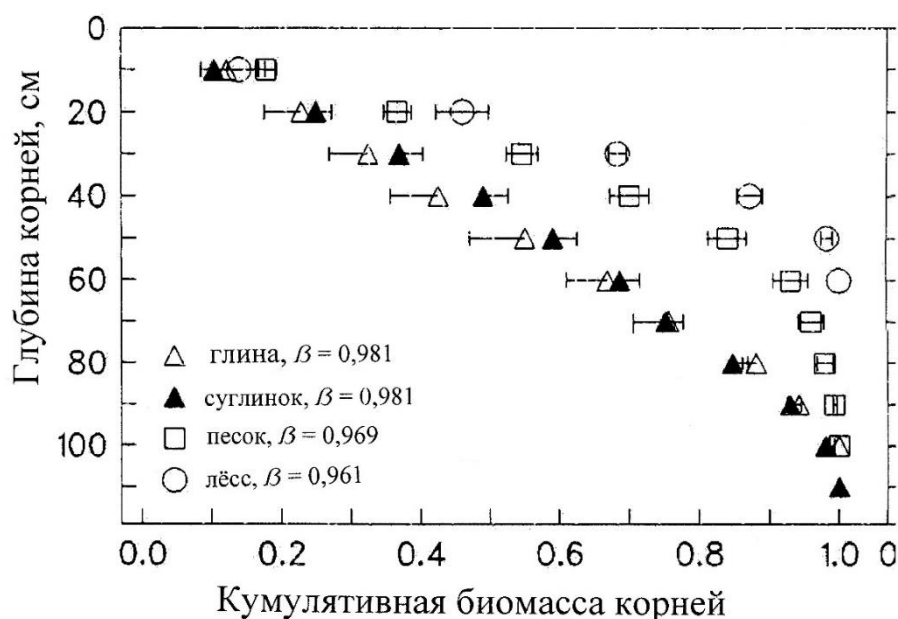


Рис. 29. Распределение кумулятивных стандартизированных значений биомассы корней деревьев дуба по вертикальному профилю на разных типах почв (Thomas, 2000)

Было установлено, что более глубокое распределение корней было на глинах и суглинках ($\beta = 0,980 \dots 0,981$) и более поверхностное – на песчаных и лессовых почвах ($\beta = 0,961 \dots 0,969$). Анализ специфики распределения корней в связи с наличием грунтовых вод и химическим составом почвы позволил выдвинуть гипотезу о том, что в климатических условиях Центральной Европы вертикальное распределение корней дуба в большей степени зависит от наличия питательных веществ, особенно азота, чем от количества доступной растению почвенной воды (Thomas, 2000).

5.4. Двухфакторный регрессионный анализ вертикально-фракционного распределения биомассы корней

Как было показано во Введении, при анализе распределения корней деревьев по их толщинам, градации распределений исследователи выбирают произвольно, что исключает возможность их сопоставлений. В таких случаях прибегают к использованию кумулятивных (накопленных) значений того или иного показателя в абсолютных (Boyce, 1975) или нормализованных (стандартизированных) (Kinerson, Higginbotham, 1973) величинах. При исследовании корневых систем сосны обыкновенной в Тургайском прогибе были получены данные их распределения по ступеням толщины на 11 пробных площадях (Usoltsev, 1989; Усольцев, Крепкий, 1990). На рис. 30 по оси абсцисс отложены значения толщины каждой фракции корней, а по оси ординат – кумулятивные значения соответствующих пока-

зателей биомассы корней. Например, у дерева диаметром ствола 7,6 см значению толщины корня 0,1 см соответствует биомасса корней толщиной от нуля до 0,1 см, равная 2,3 кг; значению толщины корней 0,2 см – масса корней толщиной от нуля до 0,2 см, равная 2,4 кг, и т. д. Наконец, значению толщины корней 10,5 см, или диаметру шейки корня, соответствует вся биомасса корневой системы дерева вместе с пнем, равная 3,7 кг (Usoltsev, 1989; Усольцев, Крепкий, 1990). Очевидно, что кумулята для биомассы корней представляет аллометрическую зависимость биомассы корней нарастающим итогом от соответствующей толщины корней и в логарифмических координатах описывается прямой линией.

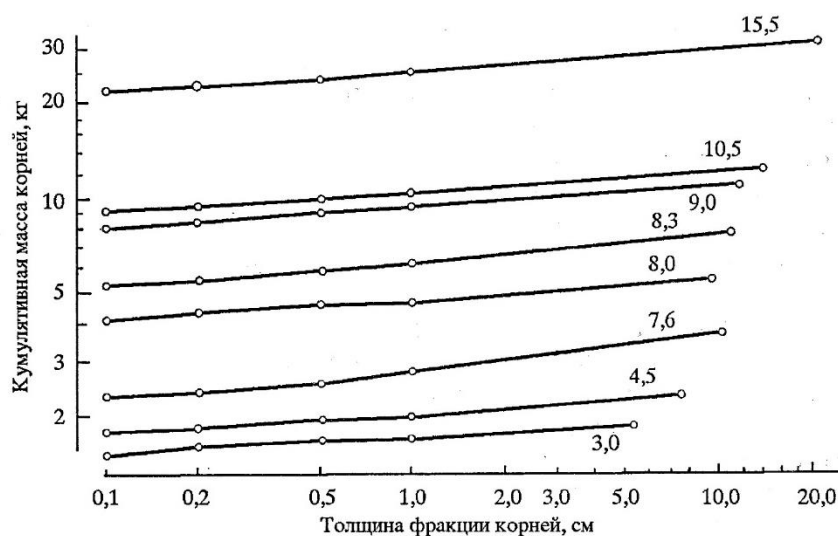


Рис. 30. Зависимость кумулятивных значений биомассы корней сосны от их толщины в логарифмических координатах. Цифрами обозначен диаметр ствола на высоте груди, см (Usoltsev, 1989; Усольцев, Крепкий, 1990)

Имеется несколько публикаций, посвященных анализу биомассы корней деревьев как диаметру корней, так и глубине их укоренения. На первых порах, в период МБП, биомассу корней делили на две фракции – мелкие и крупные (Молчанов, 1971). Довольно часто приводили распределения биомассы корней, либо по их диаметру, либо по глубине укоренения (Каменецкая, 1970; Смирнов, 1971; Development of structural root..., 1999), либо по тому и другому, но раздельно (Каризуми, 1968; Зябченко, Иванчиков, 1978; Benčat, 1989). Опубликованы также двухфакторные матрицы распределения корней, когда в каждом слое биомасса корней представлена по категориям крупности, но в таких случаях не указан предельный диаметр корней (например, приводится градация > 5 мм) и корни изъяты лишь до некоторой глубины, т. е. не определены на полной глубине их проникновения (Vyskot, 1973, 1982, 1983; Смирнов, 1978; Верзунов, 1980; Haland, Braekke, 1989; Чиндяев, 2003). В качестве примера можно привести такие двухфакторные

матрицы распределения корней трех древесных видов в лесостепи Северного Казахстана, произрастающих на луговато-черноземных глубокослабосолончаковых среднесуглинистых почвах (табл. 2).

Таблица 2

Биомасса корневых систем в культурах лиственницы, сосны и березы в лесостепной зоне (Верзунов, 1980)

Толщина корней, мм	Биомасса корней (ц·га ⁻¹) в слое, см				
	0...20	20...40	40...60	60...100	Всего
Лиственница, 55 лет					
> 5	8,93	7,45	4,58	0,93	21,89
2...5	0,56	0,23	0,46	0,31	1,56
1...2	0,71	0,32	0,31	0,29	1,63
< 1	–	0,26	0,51	0,65	1,42
Итого	10,20	8,26	5,86	2,18	26,50
Сосна, 58 лет					
> 5	5,53	13,82	1,69	0,38	21,42
2...5	0,51	0,15	0,19	0,13	0,98
1...2	0,21	0,06	0,08	0,11	0,46
< 1	0,47	–	0,06	0,12	0,65
Итого	6,72	14,03	2,02	0,74	23,51
Береза, 56 лет					
> 5	14,69	7,89	0,52	1,09	24,19
2...5	1,00	0,99	0,30	–	2,29
1...2	0,39	0,22	0,22	0,22	1,05
< 1	0,42	0,34	0,19	0,03	0,98
Итого	16,50	9,44	1,23	1,34	28,51

Очевидно, что результаты подобных двухфакторных матриц распределения биомассы корней трудно сравнивать, и есть несколько причин. Часто не указывался верхний предел толщины корней. Биомасса пня определялась неоднозначно, указывалась отдельно или не учитывалась, а границы классов толщины корней определены у разных авторов по-разному (см. раздел «Введение»). Также использовались различные интервалы глубины проникновения корней, например, 0,2 м (Vyskot, 1973, 1976; Верзунов, 1980; Benčat, 1989), 0,5 м (Крепкий, 1987), переменные интервалы от 0,05 до 0,1 м (Jeník, 1971) и от 0,1 до 0,2 м (Haland, Braekke, 1989).

Для обеспечения сопоставимости двухфакторных вертикально-фракционных распределений биомассы корней была предпринята попытка их моделирования с использованием в качестве независимых переменных кумулятивных значений как толщины корней, так и глубины их проникновения в почву (Усольцев, Крепкий, 1994; Усольцев, 2013).

Исследование распределения биомассы корней было проведено на 11 пробных площадях в одновозрастных древостоях сухой степи Тургайского

прогиба. Возраст деревьев варьировал в культурах от 8 до 26 лет и в естественных древостоях – от 20 до 42 лет. Добротность местопроизрастаний в исследуемом регионе определяется главным образом уровнем грунтовых вод и глубиной залегания песчаных отложений. Водный режим почвы варьировал от свежего до сухого (от Ia до IV класса бонитета). Из семи участков культур шесть были на темно-каштановых почвах и один участок на дерново-боровой почве, а из четырех естественных древостоев один участок на темно-каштановых и три на дерново-боровых почвах. Расстояние между деревьями в культурах варьировало от 1,5 до 2,0 м между рядами и от 0,5 до 0,7 м внутри рядов. Густота древостоев в культурах составляла от 3826 до 11 532 деревьев на гектар, а в естественных насаждениях – от 2049 до 12 286 деревьев на гектар.

Корневые системы 27 модельных деревьев были извлечены, отмыты и разделены на классы по толщине. Для экономии затрат были объединены два подхода, описанных в работах Н. Каризуми (1968) и И. Р. Рахтеенко и Б. И. Якушева (1968): на шести участках были выкопаны деревья примерно среднего диаметра. Средняя горизонтальная площадь, приходящаяся на корневую систему дерева, была рассчитана путем деления площади участка на количество деревьев. Рассчитанная площадь была обозначена в виде квадрата с деревом в центре, а корни деревьев были выкопаны слоями глубиной по 10 см. Затем данные были объединены по 50-сантиметровым слоям, чтобы сократить расходы на сушку и взвешивание. Когда средний диаметр дерева превышал 12 см, корневую систему с целью снижения затрат времени выкапывали только с одной стороны пня (1/2 часть площади). На остальных пяти участках деревья росли биогруппами на расстоянии всего 10...15 см друг от друга, а их корни сильно переплелись, и было невозможно их отделить. Средний диаметр дерева составлял менее 8,0 см, и корневые системы 27 соседних деревьев были выкопаны совместно, а биомасса тонких корней была распределена между деревьями каждой биогруппы пропорционально биомассе пня. Корни отбирали путем просеивания почвы через сито с размером ячеек 3 мм, а затем вручную сортировали по диаметрам. Оставшиеся корни, в основном тонкие диаметром менее 1 мм, были отмыты от просеянной почвы через сита с различной шириной ячеек. Все корни были высушены до постоянной массы при температуре 100 °С.

На рис. 30 была показана аллометрическая зависимость кумулятивных значений биомассы корней от их толщины по мере увеличения градаций. Монотонно убывающий характер зависимости массы корней данной градации толщин от глубины исследуемого слоя почвогрунта (см. рис. 30) дает основание для того, чтобы представить матрицу распределения биомассы корней для каждого дерева в виде двумерной кумуляты: вначале суммируются нарастающим итогом от минимальных к максимальным толщинам значения биомассы корней для каждого слоя почвогрунта, т. е. по строкам,

а затем полученные значения суммируются нарастающим итогом повторно, но уже не по строкам, а по столбцам в направлении сверху вниз, т. е. для каждой градации толщин в направлении от верхнего слоя почвогрунта к нижнему. Пример последовательного трансформирования матрицы распределения массы корней на примере одного из модельных деревьев приведен в табл. 3.

Таблица 3

Экспериментальные и расчетные (по модели) данные о распределении массы корней в абсолютно сухом состоянии 20-летнего дерева в естественном сосняке (Усольцев, Крепкий, 1994)

Глубина слоя почвогрунта, м	Масса корней (кг) по градациям толщин, см					
	0...0,1	0,1...0,2	0,2...0,5	0,5...1,0	1,0...4,6	Итого
0...0,5	0,876	0,027	0,025	0,021	0,146	1,095
0,5...1,0	0,112	0,007	0,009	0,010	0,001	0,139
1,0...1,5	0,056	0,006	0,008	0,004	—	0,074
1,5...2,0	0,091	0,002	0,001	—	—	0,094
2,0...2,5	0,046	0,001	—	—	—	0,047
2,5...2,6	0,003	—	—	—	—	0,003
Итого	1,184	0,043	0,043	0,035	0,147	1,452
Исходные данные после суммирования по строкам (одномерная кумулята)						
0...0,5	0,876	0,903	0,928	0,949	1,095	—
0,5...1,0	0,112	0,119	0,128	0,138	0,139	—
1,0...1,5	0,056	0,062	0,070	0,074	—	—
1,5...2,0	0,091	0,093	0,094	—	—	—
2,0...2,5	0,046	0,047	—	—	—	—
2,5...2,6	0,003	—	—	—	—	—
Исходные данные после суммирования одномерной кумуляты по столбцам (двумерная кумулята)						
0...0,5	0,876	0,903	0,928	0,949	1,095	—
0,5...1,0	0,988	1,022	1,056	1,087	1,234	—
1,0...1,5	1,044	1,084	1,126	1,161	—	—
1,5...2,0	1,135	1,177	1,220	—	—	—
2,0...2,5	1,181	1,224	—	—	—	—
2,5...2,6	1,184	—	—	—	—	—
2,5...2,6	1,184	—	—	—	—	—

Окончание табл. 3

Глубина слоя почвогрунта, м	Масса корней (кг) по градациям толщин, см					
	0...0,1	0,1...0,2	0,2...0,5	0,5...1,0	1,0...4,6	Итого
Расчетные данные по модели (9)						
0...0,5	0,718	0,038	0,054	0,043	0,103	0,956
0,5...1,0	0,115	0,006	0,008	0,007	0,004	0,140
1,0...1,5	0,075	0,004	0,006	0,004	–	0,089
1,5...2,0	0,057	0,004	0,003	–	–	0,064
2,0...2,5	0,048	0,002	–	–	–	0,050
2,5...2,6	0,008	–	–	–	–	0,008
Итого	1,021	0,054	0,071	0,054	0,107	1,307

Для каждого слоя почвогрунта выведены аллометрические зависимости

$$\ln P_i = a_0 + a_1 \ln d_i, \quad (6)$$

где P_i – кумулятивное (интегральное) значение массы фракции корней в абсолютно сухом состоянии, кг;

d_i – верхнее значение толщины корней в пределах i -й градации, см (например, $d_i = 0,1$ см для градации от 0 до 0,1 см; $d_i = 0,2$ см для градации от 0,1 до 0,2 см и т. д.).

Константы a_0 и a_1 в уравнениях (6) изменяются от слоя к слою почвогрунта и для корневой системы всего дерева выведена двухфакторная аллометрическая зависимость

$$\ln P_i = a_0 + a_1 \ln d_i + a_2 \ln h_j, \quad (7)$$

где h_j – наибольшее расстояние j -го слоя почвогрунта от поверхности почвы, м (например, $h_j = 0,5$ м для слоя от 0 до 0,5 м; $h_j = 1,0$ м для слоя от 0,5 до 1,0 м и т. д.).

Предварительно на уровне модельных деревьев были получены 3-факторные аллометрические модели (Усольцев, 1988)

$$\ln P_i = a_0 + a_1 \ln A + a_2 \ln D + a_3 \ln H, \quad (8)$$

где P_i – биомасса i -й фракции корней, кг;

A – возраст дерева, лет;

D – диаметр ствола на высоте груди, см;

H – высота дерева, м.

Коэффициенты детерминации для всех корней и их тонкой фракции составили соответственно 0,982 и 0,980.

Если модель (7) описывала закономерность распределения биомассы корней одного дерева, имеющего возраст A , диаметр D и высоту H , то, путем совмещения уравнений (7) и (8), было описано вертикально-фракционное двумерное распределение кумулятивных значений биомассы корней для совокупности деревьев (9), с дополнительным вводом в модель в качестве дополнительной независимой переменной глубины проникновения корневой системы $H_{\max}$, м:

$$\ln P_i = -3,0986 + 1,1913 \ln A + 0,4059 \ln D + 0,4709 \ln H - 1,0674 \ln A \ln H_{\max} + \\ + 1,2030 \ln D \ln H_{\max} + 0,1203 \ln h_j + 0,0729 \ln h_j \ln H + 0,0781 \ln d_i \ln H_{\max}; \\ R^2 = 0,974. \quad (9)$$

Для выхода на двумерные кумуляты (см. табл. 3) путем табулирования модели (9) было необходимо сократить размерность модели. Это выполнено путем расчета вспомогательных моделей с последующей подстановкой их по рекурсивному принципу в основную модель (9). В частности, была рассчитана двухфакторная зависимость высоты дерева H от возраста A и диаметра D и зависимость максимальной глубины проникновения корней $H_{\max}$ от уровня грунтовых вод. Кроме того, рассчитаны две модели огибающих, т. е. ограничивающих матрицу кумулят как по вертикали, так и по горизонтали (Усольцев, Крепкий, 1994).

Последовательным вычитанием полученных табулированием модели (9) значений биомассы корней в направлении от более глубоких слоев почвогрунта к поверхности почвы (по вертикали) для каждой градации толщины и, на втором этапе, последовательным вычитанием полученных значений биомассы в направлении от крупных фракций к мелким (по горизонтали) для каждого слоя почвогрунта, т. е. в последовательности, противоположной той, что была показана в табл. 3, составлена искомая таблица вертикально-фракционного распределения массы корней.

Был рассчитан другой вариант модели двумерной кумуляты биомассы корней по тем же исходным данным, с тем отличием, что из числа независимых переменных был исключен возраст дерева как коррелирующий с его высотой (Hoffmann, Usoltsev, 2001). Был получен существенно более низкий коэффициент детерминации (0,40 против 0,97) и смещение оценок около 27 %, что почти втрое выше смещения оценок по первому варианту (10 %).

Изложенные неопределенности при интерпретации моделей вертикально-фракционного распределения фитомассы корней, а также некоторые противоречия в подходах по двум вариантам, могут быть сняты или дополнены новыми при моделировании распределений массы корней в других лесорастительных условиях и применительно к разным древесным видам.

Глава 6

АЛЛОМЕТРИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ БИОМАССЫ КОРНЕЙ

6.1. Аллометрические модели для оценки биомассы корней наземными методами

Поскольку знания о биомассе корневых систем и архитектуре корней ограничены вследствие уже упоминаемых трудностей с получением экспериментальных данных, особенно у крупных деревьев, активно разрабатываются аллометрические модели для оценки биомассы корневых систем непосредственно по диаметру на высоте груди. Эта зависимость основана на гипотезе о том, что рост структурных корней зависит от диаметра ствола и развитие надземной и подземной биомассы дерева поддерживает аллометрический баланс (Köstler, Brückner, Bibelriether, 1968; Santantonio, 1990; Lacoïnte, 2000). Исследования, показывающие взаимосвязь между диаметром ствола и биомассой корней, проводятся редко по сравнению с исследованиями по надземной биомассе, при этом применимость результатов ограничивается насаждениями, в которых были получены исходные данные. Такие соотношения могут быть полезны для прогнозирования биомассы корневых систем, поскольку они основаны на легко доступных для измерений параметрах надземной морфоструктуры деревьев (Santantonio, Hermann, Overton, 1977; Bartelink, 1998; Drexhage, Gruber, 1999; Millikin, Bledsoe, 1999; Le Goff, Ottorini, 2001).

В главе 5 была приведена 3-факторная аллометрическая модель биомассы скелетных корней, включающая в качестве независимых переменных диаметр ствола, высоту дерева и его возраст, объясняющая 98 % изменчивости биомассы корней в сосняках Тургайского прогиба, при этом вклад каждой независимой переменной в объяснение изменчивости биомассы был статистически значим (Усольцев, 1988). В исследовании, проведенном в Польше в молодняках березы повислой 2-го класса возраста, проанализирована связь биомассы скелетных корней (полученной путем раскопки без отмывки тонкой фракции) с каждым из трех массообразующих показателей дерева (Estimating coarse roots..., 2013) (рис. 31). Оказалось, что наибольший вклад в объяснение изменчивости биомассы корней вносит диаметр ствола (73 %) и наименьший – возраст дерева (45 %). Поэтому в большинстве опубликованных работ приводятся аллометрические модели биомассы корней в связи с диаметром ствола, как наиболее значимой независимой переменной, вносящей наибольший вклад в объяснение изменчивости биомассы корней.

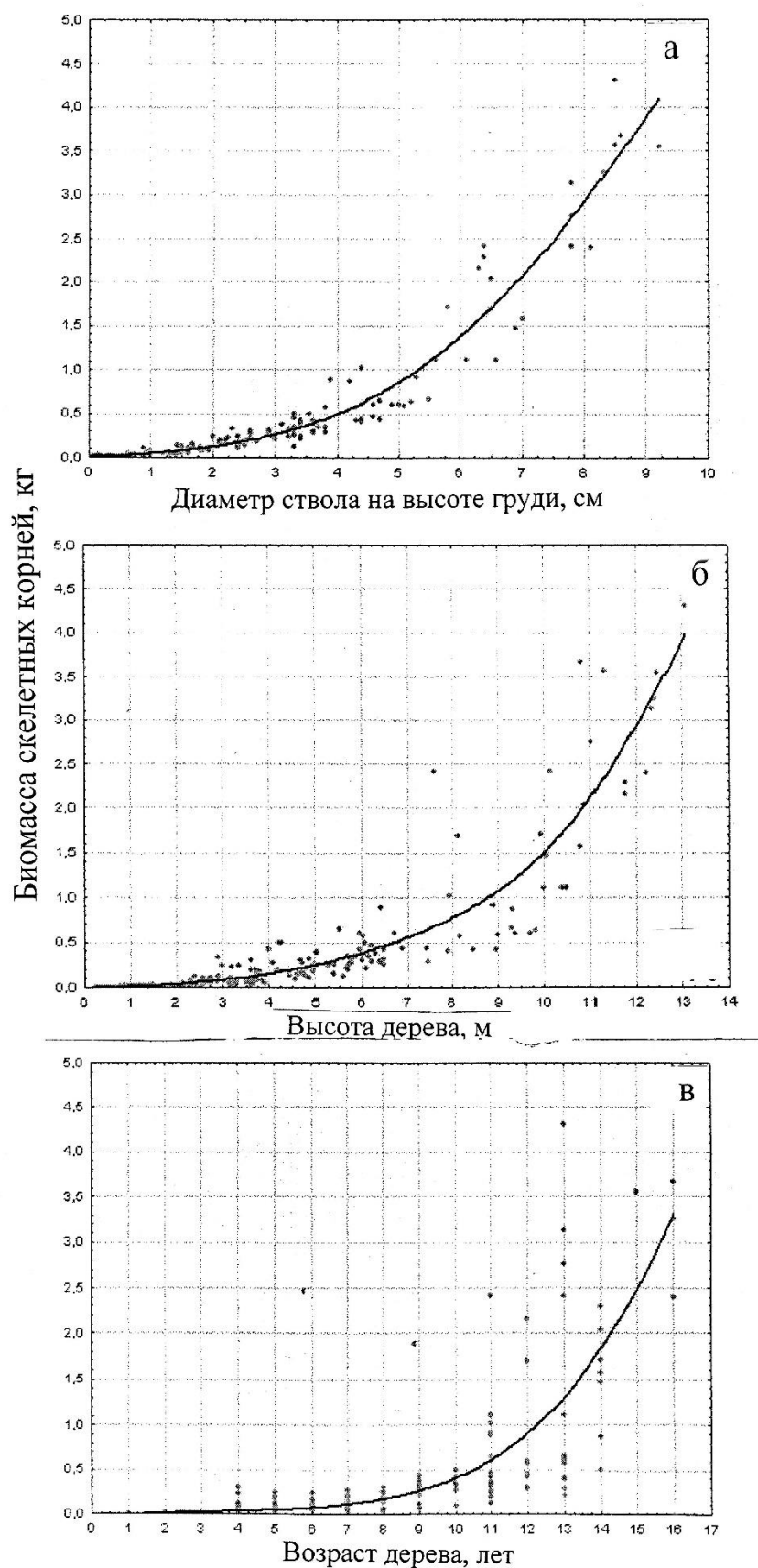


Рис. 31. Связь биомассы скелетных корней в молодняках березы повислой с диаметром ствола (а), высотой дерева (б) и его возрастом (в). Коэффициенты детерминации составили соответственно 0,729; 0,638 и 0,454 (Estimating coarse roots..., 2013)

На рис. 32 представлена зависимость общей биомассы корней и ее тонкой фракции (< 1 мм), полученной путем отмывки на ситах, объясняющая соответственно 95,6 и 93,3 % изменчивости зависимой переменной. Если совокупность трех массообразующих показателей объясняла 98 % изменчивости, то один лишь диаметр ствола – около 96 % изменчивости биомассы корней в сосняках Тургайского прогиба (Усольцев, 1988).

На рис. 33 показана связь биомассы корней 20...28-летних дубов, произрастающих на северо-востоке Франции, с диаметром ствола, объясняющая 94 % изменчивости зависимой переменной и полученная по данным 71 модельного дерева (Drexhage, Colin, 2001). Это показатель (94 %), близкий к полученному в сосняках Тургайского прогиба (95,6 %), но более высокий по отношению к показателю (73 %), полученному в березняках Польши. Столь большая разница в объясненной изменчивости, по-видимому, объясняется разным способом аппроксимации: в первых двух случаях анализировались данные после логарифмирования, а в последнем – без логарифмирования. Известно, что логарифмирование снижает остаточную дисперсию, которая становится более равномерной (Baskerville, 1972), что и повышает коэффициент детерминации по сравнению с таковым, полученным без логарифмирования данных.

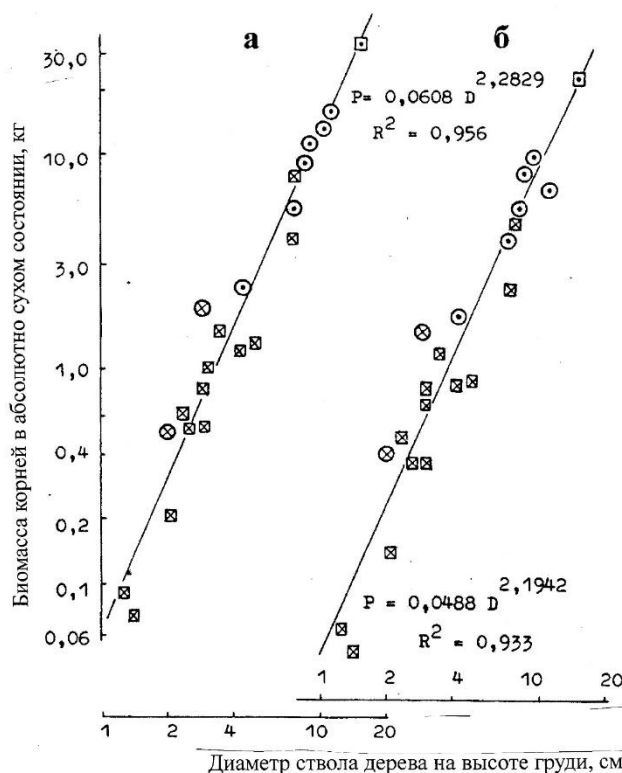


Рис. 32. Аллометрическая связь общей массы корней в абсолютно сухом состоянии (а) и тонкой их фракции (б) с диаметром ствола модельных деревьев в логарифмических координатах. Кругами обозначены культуры, квадратами – естественные сосняки; темно-каштановые почвы обозначены точками, дерново-боровые – крестиками (Усольцев, 1988)

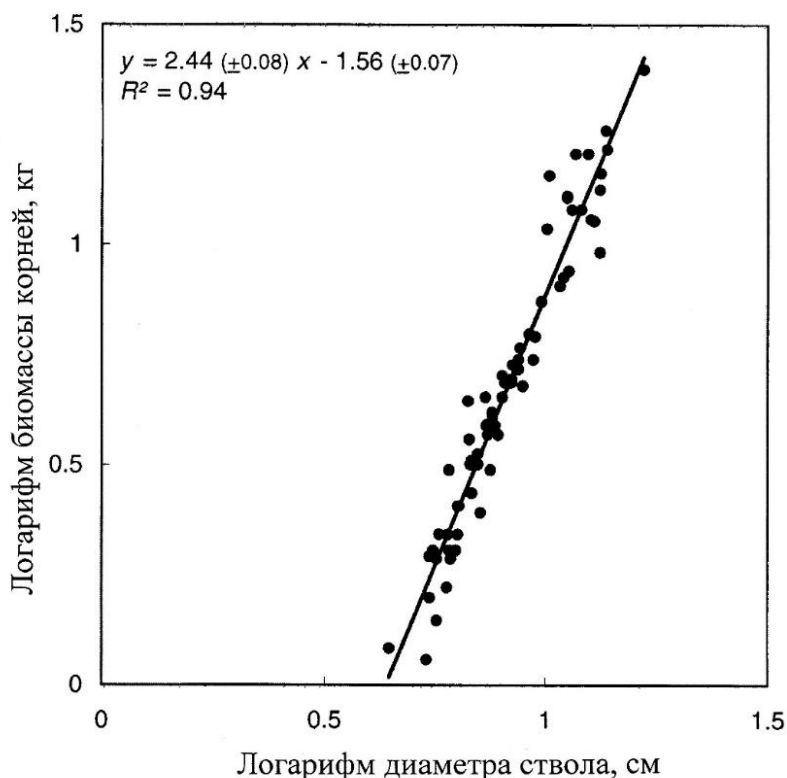


Рис. 33. Связь биомассы корней 20...28-летних дубов во Франции с диаметром ствола в логарифмических координатах (Drexhage, Colin, 2001)

Поскольку связь биомассы корней с диаметром ствола в логарифмических координатах оказывалась обычно близкой к функциональной, были предприняты попытки вывода обобщенных моделей для нескольких древесных видов. На рис. 34 показан результат такого обобщения (Santantonio, Hermann, Overton, 1977). Некоторые исследователи обоснованно выражали беспокойство по поводу распространения регрессионных зависимостей далеко за пределы диапазона размеров деревьев, по которым эти зависимости были получены (Whittaker, Woodwell, 1971), или по поводу их применения в широких географических регионах (Honer, 1971). Тем не менее, было показано (Kira, Shidei, 1967), что разные виды в пределах сообщества и даже разные виды из разных регионов могут быть объединены в одной аллометрической модели. Рис. 35 свидетельствует о том, что характер зависимости биомассы корневой системы от диаметра ствола на высоте груди предельно согласован между видами. По мнению авторов (Santantonio, Hermann, Overton, 1977), то, насколько полезны подобные обобщенные модели, и какой уровень точности является приемлемым, будет зависеть от целей конкретного планируемого исследования.

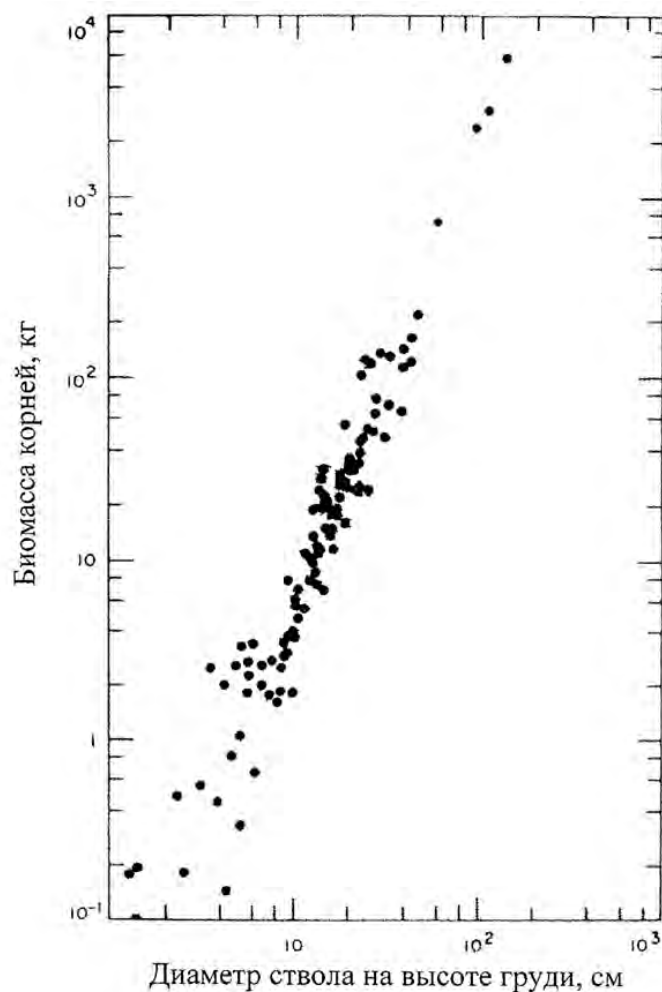


Рис. 34. Связь биомассы корней с диаметром ствола на высоте груди (Santantonio, Hermann, Overton 1977)

Аналогичный анализ был проведен другими исследователями для пяти хвойных и четырех лиственных видов, охватывающих широкий диапазон диаметра ствола и условий произрастания (Drexhage, Colin, 2001). Коэффициенты детерминации варьировали у разных видов в интервале от 0,73 для *Quercus ilex* до 0,99 для *Pinus sylvestris*. Авторы констатировали (Drexhage, Colin, 2001), что регрессии, полученные в разных местообитаниях и по данным, полученным разными методами, схожи, но не идентичны (см. рис. 35). Впрочем, за исключением *Quercus ilex* и *Quercus douglasii*, регрессии для остальных видов сосредоточены на рис. 35 в довольно узком диапазоне. Причины, по которым названные два вида не вписались в общую модель, требуют дополнительного исследования. Они могли быть вызваны недостаточным количеством или некорректными методами получения исходных данных. Неизвестные причины могли увеличивать остаточную дисперсию относительно общей и, как следствие, снижать регрессионный коэффициент, или угол наклона линий регрессии (Усольцев, 2004).

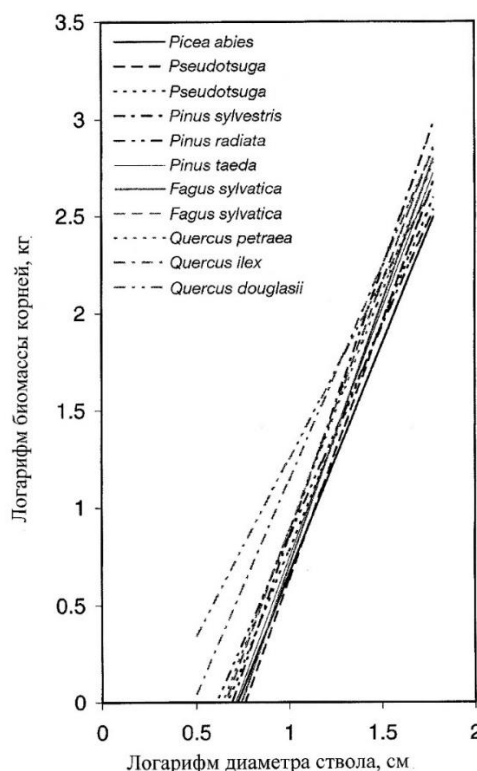


Рис. 35. Связь логарифма биомассы корней с диаметром ствола на высоте груди для девяти видов, произрастающих в разных лесорастительных условиях (Drexhage, Colin, 2001)

Сегодня для основных древесных видов Северной Америки, Европы, Японии и Китая опубликовано соответственно около 2600, 800, 1000 и 6000 аллометрических моделей для подеревной как надземной, так и подземной биомассы (Comprehensive database..., 2004; Muukkonen, Mäkipää, 2006; Hosoda, Iehara, 2010; A review of biomass equations..., 2020), и их количество продолжает расти. Тем не менее, для множества видов в пределах рода данные отсутствуют. Для заполнения «белых пятен» разрабатываются так называемые «метамодели», представляющие собой обобщенные в пределах рода закономерности, которые можно применять для видов, по которым аллометрических моделей биомассы корней пока нет (Видоспецифичная аллометрия..., 2019; Усольцев, Цепордей, Часовских, 2023; Обобщенные модели..., 2024).

6.2. Аллометрические модели для оценки биомассы корней дистанционными методами

В последние годы технологии дистанционного зондирования лесов на основе беспилотных летательных аппаратов (дронов) позволили получать фотоизображения параметров крон деревьев с максимально близкого

расстояния, что обеспечивает не только высокую точность и скорость измерений, но и возможность различать деревья по видовой принадлежности (Current and emerging operational..., 2007; Усольцев, 2014; SiDroForest..., 2022). В этой связи была предпринята попытка разработки аллометрических моделей, предназначенных для оценки биомассы деревьев лесообразующих родов России по диаметру кроны. Для реализации поставленной цели исследования использована авторская база данных в количестве 15200 определений биомассы деревьев (Усольцев, 2023). Из нее отобраны 1665 модельных деревьев пяти хвойных и 780 модельных деревьев шести лиственных видов. Поскольку фактические значения биомассы деревьев представлены в базе данных несколькими викарирующими видами в пределах рода, анализ зависимости биомассы дерева от его диаметра кроны выполнен на уровне родов и подродов.

Была принята следующая структура аллометрической модели (Усольцев, Цепордей, Часовских, 2023):

$$\ln P_r = a_0 + a_1(\ln D_{cr}), \quad (10)$$

где P_r – биомасса корней в абсолютно сухом состоянии, кг;

D_{cr} – диаметр кроны, м.

При расчете моделей (10) применена их коррекция на логарифмическое преобразование (Baskerville, 1972).

Результаты расчета модели (10) представлены в табл. 4. Все регрессионные коэффициенты моделей, представленных в табл. 4, достоверны на уровне $p < 0,001$, что обеспечивает воспроизводимость полученных результатов (Guttinger, 2020).

Таблица 4

Результаты расчета моделей (10)

Род (подрод)	Зависимая переменная	Регрессионные коэффициенты модели (10)		$adjR^2$ *	SE**
		a_0	a_1		
Подрод <i>Pinus</i> L. (двухвойные сосны)	$\ln P_r$	0,2914	2,1315	0,747	0,83
<i>Picea</i> L.	$\ln P_r$	– 1,6477	3,9079	0,859	0,77
<i>Abies</i> Mill.	$\ln P_r$	– 1,2933	3,3717	0,651	0,81
<i>Larix</i> Mill.	$\ln P_r$	0,7476	2,2860	0,694	0,70
<i>Betula</i> L.	$\ln P_r$	1,5260	1,7772	0,666	0,65
<i>Quercus</i> L.	$\ln P_r$	2,4277	1,4565	0,814	0,40

Здесь и далее:

* $adjR^2$ – коэффициент детерминации, скорректированный на число переменных;

** SE – стандартная ошибка уравнения.

В последние годы в мире активно совершенствуются технологии оценки углерод депонирующей функции лесного покрова, из которых одна из наиболее перспективных – технология бортового лазерного зондирования. Перспективность этой технологии обусловлена высокой сложностью морфологической структуры древостоев, наличием многоярусности полога, дифференциацией листвы по его профилю, хаотичностью архитектоники кроны и трудно уловимой мозаикой нижних ярусов, что затрудняет применение традиционных методов наземной таксации. В этой связи была предпринята попытка построения аллометрических моделей биомассы корней для лесобразующих родов Евразии по высоте дерева и диаметру кроны – показателям, легко измеряемым путем бортового лазерного зондирования (Improving AGB estimations..., 2024). Использована авторская база данных (Усольцев, 2023) и применена структура двухфакторной аллометрической модели (Вейисов, Каплин, 1976)

$$\ln P_r = a_0 + a_1 \ln D_{cr} + a_2 \ln H, \quad (11)$$

где P_r – биомасса корней, кг;

D_{cr} – диаметр кроны, м;

H – высота дерева, м.

Результаты расчета моделей (11) показаны в табл. 5.

Таблица 5

Результаты расчета моделей (11)

Род (подрод)	Зависимая переменная	Регрессионные коэффициенты модели (11)			$adjR^2$	SE
		a_0	a_1	a_2		
Подрод <i>Pinus</i> L. (двухвойные сосны)	$\ln P_r$	– 2,2715	1,2307	1,3971	0,766	0,80
<i>Picea</i> L.	$\ln P_r$	– 2,7877	0,7678	1,8013	0,954	0,59
<i>Abies</i> Mill.	$\ln P_r$	– 1,5837	2,1189	0,7831	0,849	0,55
<i>Larix</i> Mill.	$\ln P_r$	– 0,3435	1,8637	0,5916	0,692	0,69
<i>Cryptomeria japonica</i> D. Don.	$\ln P_r$	– 2,6007	1,5098	1,6387	0,971	0,16
<i>Chamaecyparis</i> Spach.	$\ln P_r$	– 3,7548	1,1709	2,0510	0,765	0,59
<i>Betula</i> L.	$\ln P_r$	– 2,9349	1,2968	1,8058	0,874	0,56
<i>Quercus</i> L.	$\ln P_r$	– 2,8982	1,6505	1,4486	0,929	0,47

Нужно отметить, что добавление в модель (11) дополнительной независимой переменной в виде высоты дерева по большинству родов увеличило объяснительную способность модели (11) по сравнению с (10).

Глава 7

МОДЕЛИ ОТНОСИТЕЛЬНЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ БИОМАССЫ КОРНЕЙ

7.1. Взаимосвязи относительной биомассы корней с таксационными и экологическими показателями

Исходя из концепции постоянства (возможно, генетически закрепленного в оптимальных условиях роста) корне-лиственных функциональных связей (Казарян, 1969; Лир, Польстер, Фидлер, 1974), в опубликованных источниках устанавливались видоспецифичные значения отношения подземной биомассы к надземной (Pr/Pa) (в зарубежной литературе это root: shoot ratio, или R:S ratio): для мягколиственных древесных видов Канады 0,222 (Monserud, Huang, Yang, 2006), для произрастающих в Канаде березы повислой и сосны обыкновенной соответственно 0,32 и 0,17 (Bray, 1963), для диптерокарповых древостоев Малайзии 0,18 (Estimation of root biomass..., 2010), для лесного покрова на мировом уровне 0,25 (A global map of root..., 2021), а указаниями Межправительственной группы экспертов по изменению климата (IPCC, 2006) рекомендовано общее для всех древесных видов значение Pr/Pa , равное 0,235. Однако в результате многочисленных исследований была установлена высокая изменчивость Pr/Pa : от 0,23 до 0,54 в сосновых молодняках Центральной Европы (Differential above- and belowground..., 1999), от 0,22 до 0,41 для 13 видов Великобритании (Levy, Hale, Nicoll, 2004), от 0,05 до 2,47 для глобального лесного покрова (A global map of root..., 2021), от 0,72 до 0,88 для дуба персидского в Иране (Assessment of root-shoot..., 2017), от 0,12 до 0,58 у сосны замечательной в Новой Зеландии (Root/shoot ratios..., 2007), от 0,36 до 0,58 у эвкалипта в Австралии (Patterns of below- and aboveground..., 2006) и от 0,09 до 0,67 для хвойных и лиственных видов северо-востока Китая (Wang, Fang, Zhu, 2008).

Знание величины Pr/Pa древостоя важно и в прикладном отношении. Известно, что вследствие высокой трудоемкости биомасса корней определяется очень редко по сравнению с надземной биомассой: например, из 235 определений биомассы сосновых древостоев лишь 9 имели данные о биомассе корней (Production and carbon allocation..., 1994). В таких случаях массу корней можно оценить по величине Pr/Pa .

По мере развертывания исследований по оценке биомассы корней в различных лесорастительных условиях были выявлены закономерности увеличения Pr/Pa :

- по мере возрастания дефицита тепла в широтном и высотном градиентах (Базилевич, Родин, 1968; Plant biomass and productivity..., 2005; Root: shoot ratios across..., 2012; Treeline advances..., 2017; Improved estimates of biomass..., 2018);
- по мере возрастания дефицита почвенной влаги (Büsgen, 1901; Bray, 1963; Базилевич, Родин, 1968; Fernandez, Caldwell, 1975; Nihlgård, Lindgren, 1977; Chapin, 1980; Крамер, Козловский, 1983; Axelsson, 1981; Keyes, Grier, 1981; Brown, Lugo, 1982; Fine roots, net primary..., 1985; Murphy, Lugo, 1986; Root dynamics in drying..., 1991; Patterns of below- and aboveground..., 2006; Tree size and climatic..., 2017; Xu, Yu, Li, 2017; Biomass partitioning pattern..., 2021);
- по мере роста дефицита почвенной аэрации, например, с переходом от черничного к сфагновому типу леса (Абражко, 1983);
- с ростом дефицита элементов питания (Büsgen, 1901; Базилевич, Родин, 1968; Waring, Schlesinger, 1985; Vitousek, Sanford, 1986; Conifer and angiosperm..., 1987; Строение корневой системы..., 2004; Fine root biomass..., 2019);
- обратно пропорционально возрасту древостоя (Bray, 1963; Обмен веществ и энергии..., 1977; Крамер, Козловский, 1983; Зябченко, Иванчиков, 1978; П. Ермоленко, Л. Ермоленко, 1981; Усольцев, 1988; Gerhardt, Fredriksson, 1995).

На основе базы данных о биомассе лесообразующих видов Евразии (Усольцев, 2010) были установлены статистически значимые закономерности изменения Pr/Pa по зональным поясам и индексу континентальности (Усольцев, 2016). Названные закономерности оказались прямо противоположными для хвойных и листопадных видов в трансконтинентальных градиентах зональности и континентальности: у хвойных Pr/Pa снижается по мере приближения к полюсу континентальности и в направлении от субарктического к субэкваториальному зональному поясу, а у лиственных, напротив, возрастает. Причины такого противоречия не были объяснены. В Китае было проанализировано изменение биомассы корней, отнесенное к надземной биомассе, в связи с географической широтой (Plant biomass and productivity..., 2005). Установлено увеличение названного соотношения в направлении с юга на север, при этом на юге это была лиственница Принца Рупрехта, а на севере – лиственница Гмелина (рис. 36).

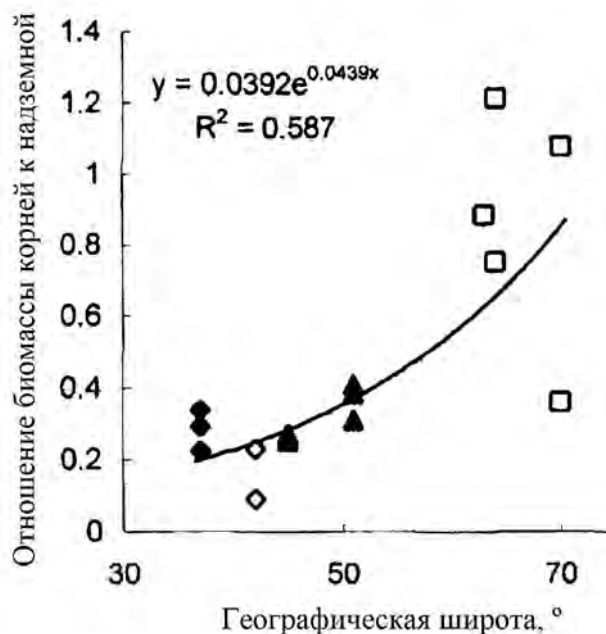


Рис. 36. Изменение относительной биомассы корней лиственниц в широтном градиенте; широтная последовательность видов лиственницы в направлении с юга на север: Принца Рупрехта, ольгинская и Гмелина (Plant biomass and productivity..., 2005)

7.2. Модели относительных показателей биомассы корней в климатических градиентах Евразии

Обобщенные модели относительных показателей биомассы корней рекомендуются для оценки подземной биомассы на основе более легко измеряемой надземной биомассы в различных масштабах (экосистема, ландшафт, регион и биом) (Brown, 2002; Belowground biomass dynamics..., 2003; Mokany, Raison, Prokushkin, 2006), а также рекомендуются для учета выбросов углерода в национальных кадастрах парниковых газов и проектах по снижению выбросов углерода в лесах (IPCC, 2006). На основе 649 данных о биомассе корней и надземной на территории Китая от бореальных лесов на севере до субтропиков на юге были построены зависимости относительных показателей биомассы корней для некоторых древесных видов в градиентах температур и осадков (рис. 37 и 38).

Судя по рис. 37, можно заключить, что для большинства видов поддерживается закономерность повышения относительной биомассы корней (см. рис. 36) в направлении с юга на север, или по мере увеличения дефицита тепла, однако соответствующие регрессии объясняют лишь от 6 до 23 % изменчивости зависимой переменной. На основании рис. 38 также нельзя сделать определенный вывод о связи относительной биомассы корней со среднегодовыми осадками, поскольку характер связи для разных видов

различный ($R^2 = 0,13...0,28$), а по некоторым видам связь отсутствует. По-видимому, столь низкие коэффициенты детерминации, а также отсутствие связи относительной биомассы корней с климатическими показателями объясняются тем, что не была учтена морфоструктура насаждений. По этой же причине попытка выявить какие-либо закономерности в изменении относительной биомассы корней под влиянием комплекса абиотических и биотических факторов на глобальном уровне не увенчалась успехом (Root biomass allocation..., 1997).

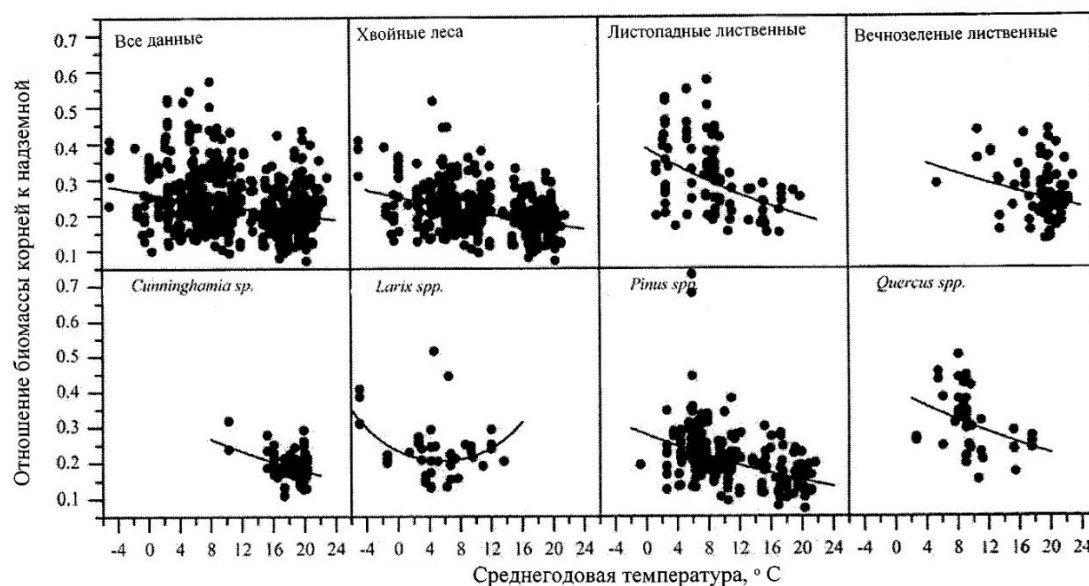


Рис. 37. Зависимость фактических данных относительной биомассы корней лесообразующих видов Китая от среднегодовой температуры (Root: shoot ratios across..., 2012)

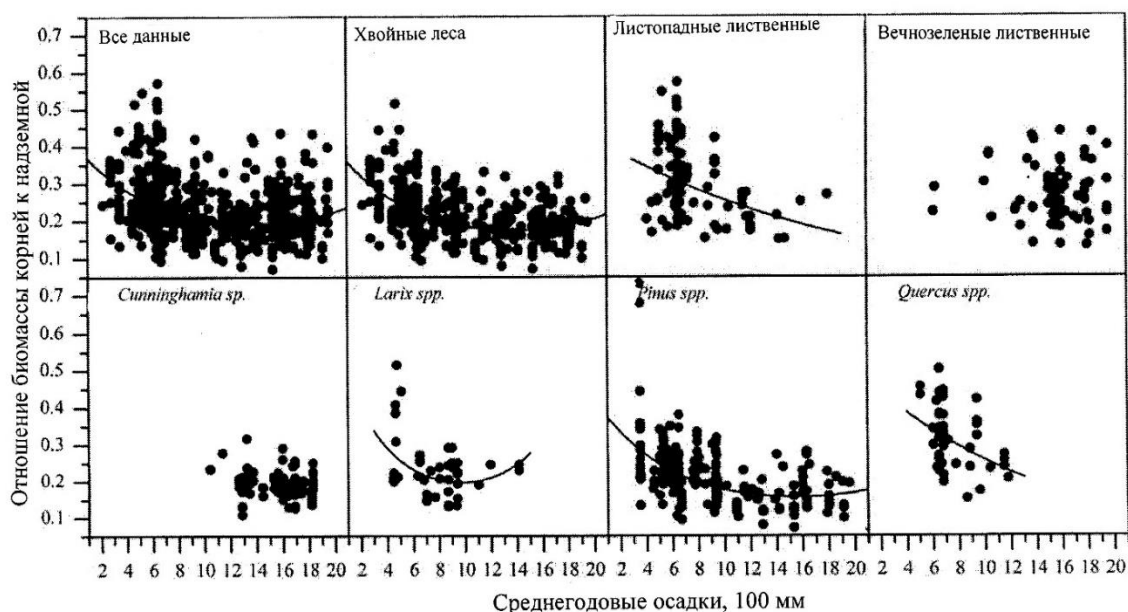


Рис. 38. Зависимость фактических данных относительной биомассы корней лесообразующих видов Китая от среднегодовых осадков (Root: shoot ratios across..., 2012)

С учетом изложенного, была предпринята попытка моделирования изменения относительной биомассы корней в связи не только с климатическими показателями, но и с показателями морфоструктуры древостоев. Для этого была использована авторская база данных о биомассе лесов Евразии (Usoltsev, 2020). Выполнен анализ относительной биомассы корней лесообразующих родов Евразии, полученной на 1782 пробных площадях, согласно структуре модели (Усольцев, Цепордей, 2022):

$$\ln(Pr/Pa) = a_0 + a_1(\ln A) + a_2(\ln D) + a_3(\ln M) + a_4(\ln N) + a_5(\ln A)(\ln N) + a_6(\ln A)(\ln M) + a_7[\ln(T + 50)] + a_8[\ln(T + 50)]^2 + a_9(\ln PR) + a_{10}[\ln(T + 50)](\ln PR)\}, \quad (12)$$

где A – возраст древостоя, лет;

D – средний диаметр ствола на высоте груди, см;

N – густота древостоя, тыс. экз·га⁻¹;

M – запас, м³·га⁻¹;

Pr/Pa – отношение биомассы корней к надземной;

T – средняя температура января, °C;

PR – среднегодовые осадки, мм.

Для наглядности полученных закономерностей изменения относительной биомассы корней по климатическим переменным модели (12) были представлены в графической 3D-интерпретации. Для этого в модели (12) подставлены средние значения таксационных показателей по каждому древесному роду (подроду) и построены зависимости Pr/Pa от январской температуры и годовичных осадков (рис. 39).

Согласно рис. 39, зависимость Pr/Pa биомассы всех древесных видов (родов) от температур и осадков описывается 3D-поверхностью пропеллеро-образной формы. В холодных регионах при повышении осадков Pr/Pa увеличивается, но по мере перехода к теплым регионам характеризуется противоположным трендом. При повышении температуры во влажных регионах Pr/Pa снижается, но по мере перехода в сухие условия начинает возрастать. Тем самым было установлено действие принципа лимитирующего фактора Либиха в трансконтинентальных пространственных градиентах температур и осадков (Усольцев, Цепордей, 2022).

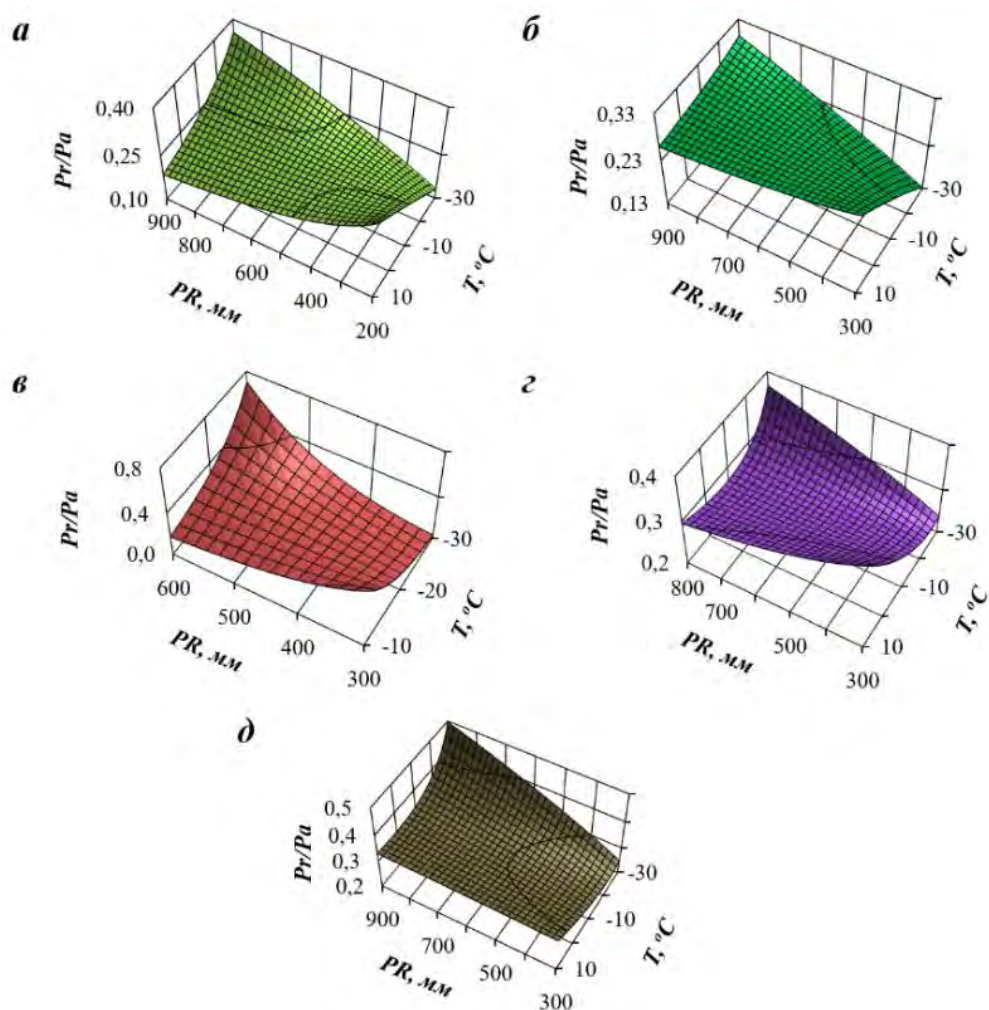


Рис. 39. Изменение расчетных значений Pr/Pa биомассы в градиентах температур и осадков при неизменных таксационных показателях древостоев; индексы *a*, *б*, *в*, *г*, *д* обозначают древостои соответственно двухвойных сосен, пихт, пятихвойных сосен (кедров), берез и осин (Усольцев, Цепордей, 2022)

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В экологии растений наименее изучены их корневые системы, несмотря на то, что корни в не меньшей степени, чем листва, определяют продукционный потенциал растения. Это связано с известной трудностью для исследователя работать в «подвалах биосферы». Методы оценки биомассы скелетных и тонких (сосущих) корней существенно различаются.

Наиболее проблематична оценка биомассы тонких (сосущих) корней, особенно при необходимости учитывать их сезонный массооборот, т. е. соотношение вновь появляющихся и отмирающих корней. В отличие от деструктивных методов, связанных с повреждением корневых систем, прозрачная труба миниризотрона, помещенная в почву, позволяет проводить оценку роста и массооборота корней в течение длительного периода времени без нарушения почвенных условий или корневых процессов.

Однако это довольно трудоемкий процесс, поскольку стандартные подходы к анализу данных видеоизображения корней предполагают их ручное выделение и маркировку, и в последнее время разрабатывается программное обеспечение для сокращения доли ручного труда в процессе. Активно разрабатываются также методы машинного многокомпонентного обучения для автоматической маркировки корней на изображениях, полученных с помощью миниризотрона, в том числе – контролируемого машинного обучения. Были исследованы подходы к трансферному и глубокому обучению для преодоления проблем, возникающих при наличии изображений корней с малочисленными метками. Вычленение тонких корней относится к области семантической сегментации изображений, которая является одной из самых сложных задач в компьютерном зрении. Вместо назначения меток на уровне изображений в задачах их классификации, семантическая сегментация изображений требует, чтобы модель предсказывала метку для каждого пикселя. Для решения задач семантической сегментации предложено несколько методов, основанных на глубоких сверточных нейронных сетях.

Функционирование корней в значительной степени зависит от архитектуры всей корневой системы, представляющей собой трехмерную структуру подземной части растения, включая как топологическое расположение компонентов, так и их геометрические характеристики. Использование измерений структуры корней в сочетании с методами моделирования позволяет получить 3D-характеристику архитектуры корневой системы, в том числе с использованием формы многомасштабных древовидных графов. Загрязнение почв вызывает существенные изменения архитектуры корней.

Для разработки глобальных биогеохимических моделей и моделей роста растительных сообществ в качестве исходных материалов необходимы данные о глубине проникновения корневых систем растений. Данные о максимальной глубине укоренения и горизонтальном распространении корней полезны для прогнозирования функциональных различий между формами роста растений и при предполагаемых сценариях изменения климата. Хотя потенциальное влияние глубоких корней на многие экосистемные процессы давно известно, информация о реальной важности глубоких корней с точки зрения функционирования растений и экосистем, глобальных водных циклов и биогеохимии почв остается скудной.

Биомасса корней уменьшается с глубиной их проникновения в почвогрунт по классической экспоненциальной схеме в древостоях любого возраста, но важно знать, как меняется это распределение по глубине в процессе развития древостоя и конкурентных взаимоотношений древесных видов в подземной сфере. Предложенная схема бимодальности вертикального распределения корней по почвенному профилю в качестве природного явления, хотя и подтверждается локально, но всеобщий ее характер довольно сомнителен. Для обеспечения сопоставимости двухфакторных вертикально-фракционных распределений биомассы корней предложены их модели с использованием в качестве независимых переменных кумулятивных значений как толщины корней, так и глубины их проникновения в почву.

Поскольку знания о биомассе корневых систем и архитектуре корней ограничены из-за трудностей, с получением экспериментальных данных, особенно у крупных деревьев, активно разрабатываются аллометрические модели для оценки биомассы корневой системы непосредственно по диаметру на высоте груди. Поскольку связь биомассы корней с диаметром ствола в логарифмических координатах оказывалась обычно близкой к функциональной, предложены обобщенные модели для нескольких древесных видов.

В последние годы технологии дистанционного зондирования лесов на основе беспилотных летательных аппаратов (дронов) позволили получать фотоизображения параметров крон деревьев с максимально близкого расстояния, что обеспечивает не только высокую точность и скорость измерений, но и возможность различать деревья по видовой принадлежности. В этой связи разработана серия аллометрических моделей, предназначенных для оценки биомассы корней деревьев лесообразующих родов России по диаметру кроны. Ввиду активного совершенствования технологий бортового лазерного зондирования, появилась возможность оперативно и с приемлемой точностью оценивать не только диаметр (площадь сечения) кроны, но и высоту дерева. В этой связи предложена серия аллометрических моделей для оценки биомассы корней лесообразующих родов Евразии по двум независимым переменным – диаметру кроны и высоте дерева.

Относительная биомасса корней (root: shoot ratio) широко исследуется во всем мире, и известны ее связи с дефицитом тепла, почвенной аэрации и влаги, а также с возрастом деревьев и древостоев. Исследование изменений относительной биомассы корней в градиентах температур и осадков с учетом морфоструктуры древостоев основных лесобразующих родов Евразии показало наличие закономерности, описываемой 3D-поверхностью пропеллеро-образной формы. В холодных регионах при повышении осадков относительная биомасса корней увеличивается, но по мере перехода к теплым регионам характеризуется противоположным трендом. При повышении температуры во влажных регионах относительная биомасса корней снижается, но по мере перехода в сухие условия начинает возрастать. Тем самым было установлено действие принципа лимитирующего фактора Либиха в трансконтинентальных пространственных градиентах температур и осадков.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

Абражко М. А. Пространственное распределение и динамика биомассы корней ели // Факторы регуляции экосистем еловых лесов. Л. : Наука, 1983. С. 89–97.

Аткин А. С. Фитомасса и обмен веществ в сосновых лесах. Красноярск : Ин-т леса и древесины, 1984. 135 с.

Афанасьев А. Д., Афанасьева Ж. С. Классификация изображений с помощью сверточных нейронных сетей: шаг за шагом. Иркутск, Южно-Сахалинск, 2020. 64 с.

Базилевич Н. И., Родин Л. Е. Запасы органического вещества в подземной сфере растительных сообществ суши Земли // Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы (Международный симпозиум СССР). Л. : Наука, 1968. С. 3–7.

Байтулин И. О. Корневая система растений аридной зоны Казахстана. Алма-Ата : Наука, 1979. 184 с.

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

Бяллович Ю. П. Биогеоценотические горизонты // Труды МОИП. Отдел. биол. 1960. Т. 3. С. 43–60.

Вейисов С., Каплин В. Г. К методике определения надземной фитомассы белого саксаула в Восточных Каракумах // Проблемы освоения пустынь. 1976. № 1. С. 60–64.

Верзунов А. И. Рост лиственницы и устойчивость культурных фитоценозов с ее господством на полугидроморфных почвах лесостепи Северного Казахстана // Экология. 1980. № 2. С. 38–44.

Вертикально-фракционное распределение фитомассы в лесах / под ред. С. Э. Вомперского, А. И. Уткина. М. : Наука, 1986. 262 с.

Веселкин Д. В. Распределение тонких корней хвойных деревьев по почвенному профилю в условиях загрязнения выбросами медеплавильного производства // Экология. 2002. № 4. С. 250–253.

Видоспецифичная аллометрия и «всеобщая» модель структуры надземной биомассы рода *Prunus* L.: мета-анализ / В. А. Усольцев, А. Ф. Уразова, А. В. Борников, И. С. Цепордей // Леса России и хозяйство в них. 2019. Вып. 70. № 3. С. 4–15.

Гаврилов Д. А. Исследование применимости сверточной нейронной сети U-Net к задаче сегментации изображений авиационной техники // Компьютерная оптика. 2021. Т. 45, № 4. С. 575–579.

Гельберг М. Г., Кузнецов С. И. К построению математической модели динамики структуры кроны хвойных пород // Журнал общей биологии. 1976. Т. XXXVII, № 2. С. 292–297.

Гиниятуллин Р. Х. Распределение корней березы повислой по почвенному профилю в условиях полиметаллического загрязнения Стерлитамакского промышленного центра // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2012. Т. 14, № 5. С. 253–256.

Дзенс-Литовская Н. Н. Зольный состав лесной растительности в Савальской лесостепи // Почвоведение. 1946. № 4. С. 209–226.

Ермоленко П. М., Ермоленко Л. Г. Высотно-поясные особенности роста кедра и пихты в Западном Саяне // Формирование и продуктивность древостоев. Новосибирск : Наука, 1981. С. 19–53.

Зверев Н. Е., Сеидова Р. Д. Подземная масса кустарниковых и полукустарничковых растений Каракумов // Проблемы освоения пустынь. 1990. № 1. С. 49–54.

Зябченко С. С., Иванчиков А. А. Зональные особенности формирования сосняков черничных Карелии и Кольского полуострова и динамика структуры растительной массы в них // Формирование и продуктивность сосновых насаждений Карельской АССР и Мурманской области. Петрозаводск : Институт леса КФ АН СССР, 1978. С. 30–75.

Казарян В. О. Старение высших растений М. : Наука, 1969. 314 с.

Калинин М. И. Корневедение. М. : Экология, 1991. 173 с.

Калинин М. И. Корневые системы деревьев и повышение продуктивности леса. Львов : Вища школа, 1975. 175 с.

Калинин М. И. Моделирование лесных насаждений (биометрия и стереометрия). Львов : Вища школа, 1978. 207 с.

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

Каменецакая И. В. Фитомасса и годичный прирост сосны (*Pinus sylvestris* L.) в тридцатилетних сосняках южной тайги // Формирование годичного кольца и накопление органической массы у деревьев. М. : Наука, 1970. С. 62–83.

Каризуми Н. Определение биомассы корней в лесах путем отбора проб из почвенных блоков // Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы (Международный симпозиум СССР). Л. : Наука, Ленинградское отделение, 1968. С. 79–86.

Карманова И. В., Судницына Т. Н., Ильина Н. А. Пространственная структура сложных сосняков. М. : Наука, 1987. 201 с.

Карпечко А. Ю., Синькевич С. М. Влияние реконструктивной рубки в лиственно-еловом древостое на корневую конкуренцию пород // Известия вузов. Лесной журнал. 2023. № 3. С. 99–112.

Кибзун А. П., Ле К. Ч. Опыт математической оценки вертикально-фракционного распределения фитомассы надземной части древостоя лесостепной дубравы // Лесоведение. 1979. № 5. С. 19–25.

Костычев П. А. Почвы черноземной области России, их происхождение, состав и свойства. СПб., 1886. 124 с.

Крамер П. Д., Козловский Т. Т. Физиология древесных растений. М. : Лесная промышленность, 1983. 464 с.

Крепкий И. С. Корневые системы сосны в лесных культурах бора Аман-Карагай Кустанайской области // Лесные экосистемы в условиях континентального климата. Красноярск : Изд-во Красноярского ун-та, 1987. С. 105–110.

Лир Х., Польстер Г., Фидлер Г.-И. Физиология древесных растений. М. : Лесная промышленность, 1974. 424 с.

Лыхмус К. Н., Оя Т. А. К методике изучения подземной части древостоев // Лесоведение. 1983. № 4. С. 56–62.

Мина В. Н. Круговорот азота и зольных элементов в дубравах лесостепи // Почвоведение. 1955. № 6. С. 32–44.

Мирошниченко Ю. М. Корневые системы древесных и кустарниковых растений и их экология в Восточных Каракумах // Ботанический журнал. 1975. Т. 60, № 12. С. 1776–1795.

Модификация архитектуры сверточной нейронной сети U-Net в задаче сегментации мультиканальных спутниковых изображений / В. В. Хрящев, А. Л. Приоров, В. А. Павлов, Р. В. Ларионов // Цифровая обработка сигналов. 2019. № 3. С. 39–45.

Молчанов А. А. Научные основы ведения хозяйства в дубравах лесостепи. М. : Наука, 1964. 255 с.

Молчанов А. А. Продуктивность органической массы в лесах различных зон. М. : Наука, 1971. 275 с.

Николенко С., Кадуринов А., Архангельская Е. Глубокое обучение. СПб. : Питер, 2019. 480 с.

Обмен веществ и энергии в сосновых лесах Европейского Севера / Н. И. Казимиров, А. Д. Волков, С. С. Зябченко [и др.] Л. : Наука, 1977. 304 с.

Обобщенные модели фитомассы деревьев ивы (род *Salix* L.): мета-анализ / А. А. Парамонов, В. А. Усольцев, С. В. Третьяков [и др.] // Лесной журнал. 2024. № 5. С. 64–75.

Обумахов Д. Л. Расчетный метод определения геометрических параметров корневой системы яблони для обоснования способов полива // Научный журнал Российского НИИ проблем мелиорации. 2014. № 1 (13). С. 109–119.

Орлов А. Я. Хвойные леса Амгунь-Буреинского междуречья. М. : АН СССР, 1955. 208 с.

Попов К. П. Фисташка в Средней Азии. Ашхабад: Ылым, 1979. 161 с.

Приручить нейросеть: принципы работы и словарь терминов // Наука : [сайт]. 2025. URL: https://naukatv.ru/articles/priruchit_nejroset_printsipy_raboty_i_slovar_terminov (дата обращения: 10.03.2025).

Рахтеенко И. Н. Корневое питание ели и березы при взаимодействии их корневых систем // Известия АН БССР. Серия: Биологические науки. 1981. № 3 (5–8). С. 123.

Рахтеенко И. Р., Якушев Б. И. Комплексный метод исследования корневых систем растений // Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы (Международный симпозиум СССР). Л. : Наука, Ленинградское отд-ние, 1968. С. 45–49.

Ремезов Н. П., Быкова Л. Н. Потребление и круговорот азота и зольных элементов в осинниках // Почвоведение. 1953. № 8. С. 28–41.

Саурина Н. И., Каменецкая И. В. Масса корней сосны обыкновенной (*Pinus silvestris* L.) в сосняке мшисто-лишайниковом южной тайги // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биол. 1969. Т. 74, № 5. С. 96–100.

Словарь терминов по нейронным сетям // Университет искусственного интеллекта : [сайт]. 2021. URL: <https://old.neural-university.ru/vocabulary-neural-networks> (дата обращения: 10.03.2025).

Смирнов В. В. Органическая масса в некоторых лесных фитоценозах европейской части СССР. М. : Наука, 1971. 362 с.

Смирнов В. В. Учет динамики растительной органической массы в лесных сообществах // Методы изучения биологического круговорота в различных природных зонах ; под ред. А. А. Роде. М. : Мысль, 1978. С. 21–82.

Соловьев Р. А., Тельпухов Д. В., Кустов А. Г. Автоматическая сегментация спутниковых снимков на базе модифицированной сверточной нейронной сети UNET // Инженерный вестник Дона. 2017. Т. 47, № 4. С. 1–36.

Строение корневой системы растений сосны в ювенильном возрасте в условиях Южного Урала / С. В. Залесов, Л. И. Аткина, Л. П. Абрамова, Н. А. Луганский // Леса Урала и хозяйство в них. 2004. Т. 24. С. 46–51.

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

Терехов Г. Г., Усольцев В. А., Колтунова А. И. Соотношение массы корней культур ели сибирской и вторичного лиственного древостоя как характеристика их конкурентных отношений в связи с рубками ухода на Среднем Урале // Известия Оренбургского государственного аграрного ун-та. 2008. № 2 (18). С. 45–50.

Тольский А. П. Исследование Энглера над развитием корней древесных пород // Лесной журнал. 1904а. № 2. С. 415–425.

Тольский А. П. К вопросу о влиянии типа почвы на строение корней сосны // Труды опытных лесничеств. Вып. 2. СПб, 1904б. 17 с.

Тюкавина О. Н., Попова Л. Ф. Корневая система тополя бальзамического (*Populus balsamifera* L.) // Известия вузов. Лесн. журн. 2022. № 6. С. 71–81.

Усольцев В. А. Биологическая продуктивность лесов Северной Евразии: методы, база данных и ее приложения. Екатеринбург : УрО РАН, 2007. 636 с.

Усольцев В. А. Биологическая продуктивность лесообразующих пород в климатических градиентах Евразии: к менеджменту биосферных функций лесов. Екатеринбург : УГЛТУ, 2016. 383 с.

Усольцев В. А. В подвалах биосферы: Что мы знаем о первичной продукции корней деревьев? // Эко-потенциал. 2018. № 4 (24). С. 24–77.

Усольцев В. А. Вертикально-фракционная структура фитомассы деревьев. Исследование закономерностей. Екатеринбург : УГЛТУ, 2013. 603 с.

Усольцев В. А. О применении регрессионного анализа в лесоводственных задачах // Лесная таксация и лесоустройство. 2004. № 1 (33). С. 49–55.

Усольцев В. А. Перспективы 3D-моделирования пространственной структуры фитомассы лесов // Эко-потенциал. 2014. № 2 (6). С. 55–71.

Усольцев В. А. Рост и структура фитомассы древостоев. Новосибирск : Наука, 1988. 253 с.

Усольцев В. А. Фитомасса и первичная продукция лесов Евразии. Екатеринбург : УрО РАН, 2010. 573 с.

Усольцев В. А. Фитомасса модельных деревьев для дистанционной и наземной таксации лесов Евразии : монография : электронная база данных. 3-е изд., доп. Екатеринбург : Ботанический сад УрО РАН, Уральский государственный лесотехнический университет, 2023. URL: <https://elar.usfeu.ru/handle/123456789/12451> (дата обращения: 11.03.2025).

Усольцев В. А., Крепкий И. С. Закономерности соотношений надземной и подземной фитомассы в сосняках Кустанайской области // Вестник сельскохозяйственной науки Казахстана. 1984. № 3. С. 73–79.

Усольцев В. А., Крепкий И. С. Распределение массы ветвей и корней сосны по их толщинам: моделирование и составление таблиц // Лесная таксация и лесоустройство : межвузовский сборник научных трудов. Красноярск : СибТИ, 1990. С. 50–59.

Усольцев В. А., Крепкий И. С. Регрессионный анализ вертикально-фракционного распределения массы корней в сосняках Аман-Карагайского бора // Экология. 1994. № 2. С. 21–33.

Усольцев В. А., Цепордей И. С. Отношение подземной биомассы к надземной лесообразующих видов Евразии в градиентах температур и осадков // Биосфера. 2022. Т. 14, № 3. С. 158–179.

Усольцев В. А., Цепордей И. С., Часовских В. П. Всеобщие аллометрические модели фитомассы берез (род *Betula* L.): мета-анализ // Труды Санкт-Петербургского научно-исследовательского института лесного хозяйства. 2023. № 4. С. 4–15.

Усольцев В. А., Цепордей И. С., Часовских В. П. Модели для оценки биомассы деревьев лесообразующих видов по диаметру кроны в связи с использованием дронов // Хвойные бореальной зоны. 2023. Т. 41, № 4. С. 300–305.

Уткин А. И., Дылис Н. В. Изучение вертикального распределения фитомассы в лесных биогеоценозах // Бюллетень МОИП. Отдел. биол. 1966. Т. 71, № 6. С. 79–91.

Чибисов Г. А. Рост корневых систем в березово-еловых насаждениях и влияние на них рубок ухода // Сборник работ по лесному хозяйству и лесохимии. Архангельск : Северо-Западное книжное изд-во, 1971. С. 121–130.

Чиндяев А. С. Гидротехнические мелиорации лесных земель. Методические указания по изучению корневых систем деревьев для студентов и аспирантов ЛХФ. Екатеринбург : УГЛТУ, 2003. 52 с.

Шалыт М. С. Подземная часть некоторых луговых, степных и пустынных растений и фитоценозов // Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 205–442.

Якушев Б. И. Исследование растений и почв: эколого-физиологические методы. Минск : Наука и техника, 1988. 71 с.

Якушев Б. И. Электрометрический способ оценки массы подземных органов растений // Доклады АН БССР. 1972. Т. 16, № 9. С. 848–850.

A continental scale analysis reveals widespread root bimodality / M. Lu, S. Wang, A. Malhotra [et al.] // bioRxiv. 2022. P. 1–29.

A global analysis of root distribution for terrestrial biomes / R. B. Jackson, J. Canadell, J. R. Ehleringer [et al.] // Oecologia. 1996. Vol. 108. P. 389–411.

A global map of root biomass across the world's forests / Y. Huang, P. Ciais, M. Santoro [et al.] // Earth System Science Data. 2021. Vol. 13. P. 4263–4274.

A portable fluorescence spectroscopy imaging system for automated root phenotyping in soil cores in the field / A. Wasson, L. Bischof, A. Zwart, M. Watt // Journal of Experimental Botany. 2016. Vol. 67, № 4. P. 1033–1043.

A review of biomass equations for China's tree species / Y. Luo, X. Wang, Z. Ouyang [et al.] // Earth System Science Data. 2020. Vol. 12. P. 21–40.

A starting guide to root ecology: strengthening ecological concepts and standardising root classification, sampling, processing and trait measurements /

G. T. Freschet, L. Pagès, C. Iversen [et al.] // *New Phytologist*. 2021. Vol. 232, № 3. P. 973–1122.

A tracer technique to measure growth and activity of plant root systems / N. S. Hall, W. F. Chandler, C. H. M. Bavel [et al.] // *North Carolina Agricultural Experimental Station, Raleigh, USA. Technical Bulletin*. № 101. 1953. 39 p.

Aber J. D., Federer C. A. A generalized, lumped-parameter model of photosynthesis, evapotranspiration and net primary production in temperate and boreal forest ecosystems // *Oecologia*. 1992. Vol. 92. P. 463–474.

Abramoff M. D., Magalhaes P. J., Ram S. J. Image processing with image // *Biophotonics International*. 2004. Vol. 11. P. 36–42.

Above- and belowground biomass and net primary productivity of a *Larix gmelinii* stand near Tura, Central Siberia / T. Kajimoto, Y. Matsuura, M. A. Sofronov [et al.] // *Tree Physiology*. 1999. Vol. 19. P. 815–822.

Acquisition of phosphorus and other poorly mobile nutrients by roots. Where do plant nutrition models fail? / P. Hinsinger, A. Brauman, N. Devau [et al.] // *Plant and Soil*. 2011. Vol. 348. P. 29–61.

Adams C. M., Hutchinson T. C. Fine-root growth and chemical composition in declining central Ontario sugar maple stands // *Canadian Journal of Forest Research*. 1992. Vol. 22. P. 1489–1503.

Advancing fine root research with minirhizotrons / M. G. Johnson, D. T. Tingey, D. L. Phillips, M. J. Storm // *Environmental and Experimental Botany*. 2001. Vol. 45. P. 263–289.

Aerts R., Bakker C., De Calluwe H. Root turnover as determinant of cycling of C, N, and P in a dry heathland ecosystem // *Biogeochemistry*. 1992. Vol. 15. P. 175–190.

Agardh C. A. *Allgemeine Biologie der Pflanzen*. Greifswald : Koch, 1832. 479 p.

Allen M. F., Kitajima K. In situ high-frequency observations of mycorrhizas // *New Phytologist*. 2013. Vol. 200, № 1. P. 222–228.

Allometric relationships and community biomass estimates for some dominant eucalypts in Central Queensland woodlands / W. H. Burrows, M. B. Hoffmann, J. F. Compton [et al.] // *Australian Journal of Botany*. 2000. Vol. 48. P. 707–714.

Allometric scaling laws linking biomass and rooting depth vary across ontogeny and functional groups in tropical dry forest lianas and trees / C. M. Smith-Martin, X. Xu, D. Medvigy [et al.] // *New Phytologist*. 2020. Vol. 226. P. 714–726.

Almost symmetrical vertical growth rates above and below ground in one of the world's most productive forests / M. Christina, J.-P. Laclau, J. L. M. Gonçalves [et al.] // *Ecosphere*. 2011. Vol. 2. P. 1–10.

An automatic segmentation method for scanned images of wheat root systems with dark discolourations / J. Goclowski, J. Sekulska-Nalewajko, E. Gajewska, M. Wielanek // International Journal of Applied Mathematics and Computer Science. 2009. Vol. 19, № 4. P. 679–689.

An inflatable minirhizotron system for root observations with improved soil/tube contact / A. J. Gijsman, J. Floris, M. van Noordwijk, G. Brouwer // Plant and Soil. 1991. Vol. 134. P. 261–269.

Analysis of transpiration results from the RICE and PILPS workshop / J.-F. Mahfouf, C. Ciret, A. Ducharne [et al.] // Global and Planetary Change. 1996. Vol. 13. P. 73–88.

Anchorage of coniferous trees in relation to species, soil type, and rooting depth / B. C. Nicoll, B. A. Gardiner, B. Rayner, A. J. Peace // Canadian Journal of Forest Research. 2006. Vol. 36. P. 1871–1883.

Andrews S., Hofmann T., Tsochantaridis I. Multiple instance learning with generalized support vector machines // Proceedings of the AAAI Conference on Artificial Intelligence, 18. 2003a. P. 943–944.

Andrews S., Tsochantaridis I., Hofman T. Support vector machines for multiple-instance learning // Advances in Neural Information Processing Systems. 2003b. Vol. 15. P. 561–568.

Annual carbon budget for a young Scots pine / G. I. Ågren, B. Axelsson, J. G. K. Flower-Ellis [et al.] // Structure and function of northern coniferous forests – An ecosystem study ; ed. by T. Persson. 1980. Vol. 32. P. 307–313.

Application of the minirhizotron technique to studying the roots of fruit plants / S. Głuszek, L. Sas Paszt, B. Sumorok [et al.] // Advances in Science and Technology – Research Journal. 2013. Vol. 7, iss. 18. P. 45–53.

Araki H., Iijima M. Rooting nodes of deep roots in rice and maize grown in a long tube // Plant Production Science. 1998. Vol. 1. P. 242–247.

Architectural analysis and synthesis of the plum tree root system in an orchard using a quantitative modelling approach / G. Vercambre, L. Pagès, C. Dousan, R. Habib // Plant and Soil. 2003. Vol. 251. P. 1–11.

Architectural analysis of plant root systems 1. Architectural correlates of root exploitation efficiency / A. H. Fitter, T. R. Stickland, M. L. Harvey, G. W. Wilson // New Phytologist. 1991. Vol. 118. P. 375–382.

Arid-zone *Acacia* species can access poorly soluble iron phosphate but show limited growth response / H. He, T. M. Bleby, E. J. Veneklaas, H. Lambers // Plant and Soil. 2012. Vol. 358. P. 119–130.

Assessing the patterns and controls of fine root dynamics: an empirical test and methodological review / J. J. Hendricks, R. L. Hendrick, C. A. Wilson [et al.] // Journal of Ecology. 2006. Vol. 94. P. 40–57.

Assessment of root-shoot ratio biomass and carbon storage of *Quercus brantii* Lindl. in the central Zagros forests of Iran / Y. Askari, A. Soltani, R. Akhavan, P. T. Kohyani // Journal of Forensic Sciences. 2017. Vol. 63. P. 282–289.

Atger C., Edelin C. A case of sympodial branching based on endogenous determinism in root system: *Platanus* hybrid // *Acta Botanica Gallica*. 1995. Vol. 142. P. 23–30.

Atger C., Edelin C. Premières données sur l'architecture comparée des systèmes racinaires et caulinaires // *Canadian Journal of Botany*. 1994. Vol. 72. P. 963–975.

Automatic segmentation and counting of aphid nymphs on leaves using convolutional neural networks / J. Chen, Y. Fan, T. Wang [et al.] // *Agronomy*. 2018a. Vol. 8. Article 129.

Automatic segmentation of cotton roots in high resolution minirhizotron images based on improved OCRNet / Y. Huang, J. Yan, Y. Zhang [et al.] // *Frontiers in Plant Science*. 2023. Vol. 14. Article 1147034.

Axelsson B. Site differences in yield-differences in biological production or in redistribution of carbon within trees // *Swedish University of Agricultural Sciences, Department of Ecology, Environment Research Report*. 1981. Vol. 9. P. 1–11.

Badrinarayanan V., Kendall A., Cipolla R. Segnet: A deep convolutional encoder-decoder architecture for image segmentation // *IEEE Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence*. 2017. Vol. 39, № 12. P. 2481–2495.

Bai Y., Mas E., Koshimura S. Towards operational satellite-based damage-mapping using U-Net convolutional network: A case study of 2011 Tohoku Earthquake-Tsunami // *Remote Sensing*. 2018. Vol. 10, № 10. Article 1626.

Ballard R. Use of fertilizers to maintain productivity of intensively managed forest plantations // *Proceedings Impact of Intensive Harvesting on Forest Nutrient Cycling*. Northeast For. Exp. Sta. USDA For. Serv. Pennsylvania. College of Environmental Science and Forestry, State University of New York, 1979. P. 321–342.

Barber S. A. Soil Nutrient Bioavailability. A Mechanistic Approach. New York : John Wiley & Sons, Inc., 1984. 398 p.

Barnsley M. Fractals everywhere. Boston : Academic Press Inc., 1988. 396 p.

Bartelink H. H. A model of dry matter partitioning in trees // *Tree Physiology*. 1998. Vol. 18. P. 91–101.

Barthélémy D., Caraglio Y. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny // *Annals of Botany*. 2007. Vol. 99. P. 375–407.

Baskerville G. L. Use of logarithmic regression in the estimation of plant biomass // *Canadian Journal of Forest Research*. 1972. Vol. 2, № 1. P. 49–53.

Baumann D. L., Workmaster B. A., Kosola K. R. 'Ben Lear' and 'Stevens' cranberry root and shoot growth response to soil water potential // *Hort-Science*. 2005. Vol. 40. P. 795–798.

Beccari E., Carmona C. P. Aboveground and belowground sizes are aligned in the unified spectrum of plant form and function // *Nature Communications*. 2024. Vol. 15. Article 9199.

Belowground biomass dynamics in the carbon budget model of the Canadian forest sector: recent improvements and implications for the estimation of NPP and NEP / Z. Li, W. A. Kurz, M. J. Apps, S. J. Beukema // *Canadian Journal of Forest Research*. 2003. Vol. 33. P. 126–136.

Belowground consequences of vegetation change and their treatment in models / R. B. Jackson, H. J. Schenk, E. G. Jobbágy [et al.] // *Ecological Applications*. 2000. Vol. 10. P. 470–483.

Belowground responses as indicators of environmental change / K. A. Vogt, J. Bloomfield, J. M. Perez [et al.] // *Environmental and Experimental Botany*. 1993. Vol. 33. P. 189–205.

Benčat T. Black locust biomass production in Southern Slovakia. Bratislava : VEDA, 1989. 191 p.

Bengio Y. Deep learning of representations for unsupervised and transfer learning // *Proceedings of ICML Workshop on Unsupervised and Transfer Learning*. 2012. P. 17–36.

Bengough A. G. Water dynamics of the root zone: rhizosphere biophysics and its control on soil hydrology // *Vadose Zone Journal*. 2012. Vol. 11, № 2. P. 1–6.

Bert D., Danjon F. Carbon concentration variations in the roots, stem and crown of mature *Pinus pinaster* (Ait.) // *Forest Ecology and Management*. 2006. Vol. 222. P. 279–295.

Bias and random errors in estimators of net root production: A simulation approach / J. S. Singh, W. K. Lauenroth, H. W. Hunt, D. M. Swift // *Ecology*. 1984. Vol. 65. P. 1760–1764.

Bille J. C. Etude de la production primaire nette d'un écosystème sahélien // Paris : Travaux et Documents, ORSTOM, 1977. 82 p.

Biomass distribution and above- and belowground production in young and mature *Abies amabilis* ecosystems of the Washington Cascades / C. C. Grier, K. A. Vogt, M. R. Keyes, R. L. Edmonds // *Canadian Journal of Forest Research*. 1981. Vol. 11, № 1. P. 155–167.

Biomass partitioning pattern of *Rheum tanguticum* on the Qinghai–Tibet Plateau was affected by water-related factors / F. Xiong, X. Nie, L. Yang [et al.] // *Plant Ecology*. 2021. Vol. 222. P. 499–509.

Birdsey R. A. Methods to estimate forest carbon storage // *Forests and global change* ; ed. By R. N. Sampson, D. Hair. Vol. 1. 1992. P. 255–261.

Bloomfield J., Vogt K. A., Vogt D. J. Decay rate and substrate quality of fine roots and foliage of two tropical tree species in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico // *Plant and Soil*. 1993. Vol. 150. P. 233–245.

Blume-Werry G. The belowground growing season // *Nature Climate Change*. 2021. Vol. 25. Article 1922.

Böhm W. Methods of studying root systems. Berlin, Germany : Springer Verlag, 1979. 188 p.

Borkhausen M. B. Theoretisch-praktisches Handbuch der Forstbotanik und Forsttechnologie. Gießen & Darmstadt : Georg Friedrich Heyer, 1800. 866 p.

Bormann F. H., Graham Jr. B. F. Translocation of silvicides through root grafts // Forestry. 1958. Vol. 58. P. 402–403.

Boul S. W., Hole F. D., McCracken R. J. Soil genesis and classification. 2nd ed. Ames, Iowa, USA : The Iowa State University Press, 1980. 404 p.

Box E. O. Plant functional types and climate at the global scale // Journal of Vegetation Science. 1996. Vol. 7. P. 309–320.

Boyce S. G. The Use of Bole Surface in the Estimation of Woodland Production // Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences. 1975. Vol. 271. P. 139–148.

Bray J. R. Root production and the estimation of net productivity // Canadian Journal of Botany. 1963. Vol. 41. P. 65–72.

Bray J. R., Gorham E. Litter production in forests of the world // Advances in Ecological Research. 1964. Vol. 2. P. 101–157.

Breazeale J. F. Maintenance of moisture-equilibrium and nutrition of plants at and below the wilting percentage // Arizona Agricultural Experiment Station Technical Bulletin. 1930. Vol. 29. P. 137–177.

Breiman L. Random forests // Machine Learning. 2001. Vol. 45, № 1. P. 5–32.

Brown D. A., Upchurch D. R. Minirhizotrons: A summary of methods and instruments in current use // Minirhizotron observation tubes: Methods and applications for measuring rhizosphere dynamics ; ed. by H. M. Taylor. ASA Spec. Publ. № 50. ASA, CSSA, SSSA, Inc., Madison, WI, 1987. P. 15–30.

Brown S. Measuring carbon in forests: current status and future challenges // Environmental Pollution. 2002. Vol. 116. P. 363–372.

Brown S., Lugo A. The storage and production of organic matter in tropical forests and their role in the global carbon cycle // Biotropica. 1982. Vol. 14, № 3. P. 161–187.

Bruijnzeel L. A. Hydrological functions of tropical forests: not seeing the soil for the trees // Agriculture, Ecosystems and Environment. 2004. Vol. 104. P. 185–228.

Burke M. K., Raynal D. J. Fine root growth phenology, production, and turnover in a northern hardwood forest ecosystems // Plant and Soil. 1995. Vol. 162. P. 135–146.

Burton A. L., Brown K. M., Lynch J. P. Phenotypic diversity of root anatomical and architectural traits in *Zea* species // Crop Science. 2013. Vol. 53. P. 1–15.

Büsgen M. Einiges über Gestalt und Wachstumsweise der Baumwurzeln // Allgemeine Forst und Jagdzeitung. 1901. Vol. 72. P. 273–278.

Cahn M. D., Zobel R. W., Bouldin D. R. Relationship between root elongation rate and diameter and duration of growth of lateral roots of maize // *Plant and Soil*. 1989. Vol. 119. P. 271–279.

Caldwell M. M. Root structure: the considerable cost of belowground functions // *Topics in plant population biology* ; ed. by O. T. Solbrig, S. Jain, G. B. Johnson, P. H. Raven. New York : Columbia University Press, 1979. P. 408–427.

Can changes in canopy and/or root system architecture explain historical maize yield trends in the US corn belt? / G. Hammer, Z. Dong, G. McLean [et al.] // *Crop Science*. 2009. Vol. 49. P. 299–312.

Cannon W. A. A tentative classification of root systems // *Ecology*. 1949. Vol. 30, № 4. P. 542–548.

Carbon and nitrogen interactions for forest ecosystems / K. A. Vogt, D. J. Vogt, S. T. Gower, C. C. Grier // *Above- and below-ground interactions in forest trees in acidified soils* ; ed. by H. Persson. 1990. P. 203–235.

Carbon inputs and water uptake in deep soils of an Eastern Amazon forest / E. A. Davidson, P. Lefebvre, P. M. Brando [et al.] // *Forest Science*. 2011. Vol. 57, № 1. P. 51–58.

Carbon pools and flux of global forest ecosystems / R. K. Dixon, S. Brown, R. A. Houghton [et al.] // *Science*. 1994. Vol. 263. P. 185–190.

Carmean W. H. Forest site quality evaluation in the United States // *Advances in Agronomy*. 1975. Vol. 27. P. 209–269.

Casper B. B., Jackson R. B. Plant competition underground // *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1997. Vol. 28. P. 545–570.

CBAM: convolutional block attention module / S. Woo, J. Park, J. Lee, I. S. Kweon // *European Conference on computer vision*. 2018. Vol. 11211. P. 3–19.

Cell image segmentation using generative adversarial networks, transfer learning, and augmentations / M. Majurski, P. Manescu, S. Padi [et al.] // *IEEE/CVF Conference on Computer Vision and Pattern Recognition Workshops (CVPRW)*. 2019. P. 1114–1122.

Cerri C. C., Volkoff B. Carbon content in a yellow Latosol of central Amazon rain forest // *Acta Oecologica. Oecologia Generalis*. 1987. Vol. 8. P. 29–42.

Chapin F. S. III. The mineral nutrition of wild plants // *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1980. Vol. 11. P. 233–260.

Chapin III F. S., Autumn K., Pugnaire F. Evolution of suites of traits in response to environmental stress // *American Naturalist*. 1993. Vol. 142 (Suppl.). P. S78–S92.

Characterisation of structural tree root architecture using 3D digitising and AMAPmod software / F. Danjon, H. Sinoquet, C. Godin [et al.] // *Plant and Soil*. 1999. Vol. 211. P. 241–258.

Chen J. H., Barber S. A. Soil pH and phosphorus and potassium uptake by maize evaluated with an uptake model // Soil Science Society of America Journal. 1990. Vol. 54. P. 1032–1036.

Chen Y., Bi J., Wang J. Z. MILES: Multiple-instance learning via embedded instance selection // IEEE Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence. 2006. Vol. 28. P. 1931–1947.

Chen Y., Zhou X. Plant root image processing and analysis based on 2D scanner // IEEE 5th International Conference on Bio-Inspired Computing: Theories and Application. Ghangsha, China, 2010. P. 1216–1220.

Chen Z., Chang H., Wang B. Studies on biomass and production of the lower subtropical evergreen broadleaved forest in Heishiding nature reserve, China. VI. Distribution, biomass and production of roots // Journal of Tropical Ecology. 1994. Vol. 10. P. 273–279.

Chong D. L. S., Mougin E., Gastellu-Etchegorry J. P. Relating the Global Vegetation Index to net primary productivity and actual evapotranspiration over Africa // International Journal of Remote Sensing. 1993. Vol. 14. P. 1517–1546.

Clemensson-Lindell A. Triphenyltetrazolium chloride as an indicator of fine-root vitality and environmental stress in coniferous forest stands: applications and limitations // Plant and Soil. 1994. Vol. 159. P. 297–300.

Clemensson-Lindell A., Persson H. Fine-root vitality in a Norway spruce stand subjected to various nutrient supplies // Plant and Soil. 1995. Vol. 168–169. P. 167–172.

CNN features off-the-shelf: an astounding baseline for recognition / A. Sharif Razavian, H. Azizpour, J. Sullivan, S. Carlsson // Proceedings of the IEEE Conference on Computer Vision and Pattern Recognition Workshops. 2014. P. 806–813.

Colin F., Danjon F., Wehrlen L. Etudes racinaires au sein du programme “Croissance” de l’INRA (*Quercus petraea* et *Pinus pinaster*) // Revue Forestiere Francaise. 1995. Vol. 46. P. 165–172.

Collet C., Löf M., Pagès L. Root system development of oak seedlings analysed using an architectural model. Effects of competition with grass // Plant and Soil. 2006. Vol. 279. P. 367–383.

Comparison of ELISA for fusarium, visual screening, and deoxynivalenol analysis of fusarium head blight for barley field nurseries / N. S. Hill, S. M. Neate, B. Cooper [et al.] // Crop Science. 2008. Vol. 48. P. 1389–1398.

Comprehensive database of diameter-based regressions for North American tree species / J. C. Jenkins, D. C. Chojnacky, L. S. Heath, R.A. Birdsey // USDA Forest Service Northeastern Research Station. General Technical Report NE-319. 2004. 45 p.

Conifer and angiosperm fine-root biomass in relation to stand age and site productivity in Douglas-fir forests / K. A. Vogt, D. J. Vogt, E. E. Moore [et al.] // Ecology. 1987. Vol. 75. P. 857–870.

Constantin A., Ding J. J., Lee Y. C. Accurate road detection from satellite images using modified U-Net // 2018 IEEE Asia Pacific Conference on Circuits and Systems (APCCAS), IEEE, 2018. P. 423–426.

Corn growth and development. PMR 1009 / L. J. Abendroth, R.W. Elmore, M. J. Boyer, S. K. Marlay. Ames : Iowa State Univ. Extension, 2011. 50 p.

Cortes C., V. Vapnik Support-vector networks // Machine Learning. 1995. Vol. 20, № 3. P. 273–297.

Coutts M. P. Developmental processes in tree root systems // Canadian Journal of Forest Research. 1987. Vol. 17. P. 761–767.

Coutts M. P., Lewis G. J. When is structural root system determined in Sitka spruce? // Plant and Soil. 1983. Vol. 71. P. 155–160.

Craine J. M. Competition for nutrients and optimal root allocation // Plant and Soil. 2006. Vol. 285. P. 171–185.

Cuevas E., Medina E. Root production and organic matter decomposition in a Tierra Firme forest of the Upper Rio Negro Basin // Wurzelökologie und Ihre Nutzanwendung ; ed. by W. Böhm, L. Kutschera, E. Lichtenegger. 1983. P. 653–666.

Current and emerging operational uses of remote sensing in Swedish forestry / H. Olsson, M. Egberth, J. Engberg [et al.] // Proceedings of the XVII-th annual forest inventory and analysis symposium ; ed. by R. E. McRoberts, G. A. Reams, P. C. Van Deusen, W. H. McWilliams. Washington, DC : U. S. Department of Agriculture, Forest Service, 2007. P. 39–46.

Dai J., He K., Sun J. Instance-aware semantic segmentation via multi-task network cascades // Proceedings of the IEEE Conference on Computer Vision and Pattern Recognition, 2016. P. 3150–3158.

Danjon F., Berthier S., Gouskou K. Root system topological and fractal branching analysis in *P. Pinaster* // Proc. 4th Int. Workshop on Functional-Structural Plant Models ; ed. by C. Godin, J. Hanan, W. Kurth [et al.]. UMR AMAP, Montpellier, France, 2004. P. 75–78.

Danjon F., Fourcaud T., Bert D. Root architecture and wind-firmness of mature *Pinus pinaster* // New Phytologist. 2005. Vol. 168. P. 387–400.

Danjon F., Reubens B. Assessing and analyzing 3D architecture of woody root systems, a review of methods and applications in tree and soil stability, resource acquisition and allocation // Plant and Soil. 2008. Vol. 303. P. 1–34.

Dansgaard W. Stable isotopes in precipitation // Tellus. 1964. Vol. 16. P. 436–468.

DART: a software to analyse root system architecture and development from captured images / J. Le Bot, V. Serra, J. Fabre [et al.] // Plant and Soil. 2010. Vol. 326. № 1–2. P. 261–273.

Data augmentation using conditional generative adversarial networks for leaf counting in Arabidopsis plants / Y. Zhu, M. Aoun, M. Krijn [et al.] // Computer Vision Problems in Plant Phenotyping (CVPPP2018), 2018. P. 1–11.

Dcan: Deep contour-aware networks for object instance segmentation from histology images / H. Chen, X. Qi, L. Yu [et al.] // Medical Image Analysis. 2017. Vol. 36. P. 135–146.

de Reffye P. Modélisation de l'architecture des arbres par des processus stochastiques. Simulation spatiale des modèles tropicaux sous l'effet de la pesanteur. Application au Coffea robusta. Thèse de doctorat d'Etat. Université de Paris-Sud Orsay, 1979. 194 p.

Decaf: a deep convolutional activation feature for generic visual recognition / J. Donahue, Y. Jia, O. Vinyals [et al.] // International Conference on Machine Learning, 2014. P. 647–655.

Deep high-resolution representation learning for human pose estimation / K. Sun, B. Xiao, D. Liu, J. Wang // 2019 IEEE conference on computer vision and pattern recognition. Long Beach, CA, USA, 2019. P. 5686–5696.

Danjon F., Khuder H., Stokes A. Deep phenotyping of coarse root architecture in *R. pseudoacacia* reveals that tree root system plasticity is confined within its architectural model // PLoS ONE. 2013. Vol. 8, № 12. Article e83548.

de Reffye P., Elguero E., Costes E. Growth units construction in trees: a stochastic approach // Acta Biotheoretica. 1991. Vol. 39. P. 325–342.

Deep residual learning for image recognition / K. He, X. Zhang, S. Ren, J. Sun // 2016 IEEE Conference on Computer Vision and Pattern Recognition. Las Vegas, NV, USA, 2016. P. 770–778.

Deeplab: semantic image segmentation with deep convolutional nets, atrous convolution, and fully connected crfs / L. C. Chen, G. Papandreou, I. Kokkinos [et al.] // IEEE Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence. 2018. Vol. 40. P. 834–848.

Depth of soil water uptake by tropical rainforest trees during dry periods: does tree dimension matter? / C. Stahl, B. Hérault, V. Rossi [et al.] // Oecologia. 2013. Vol. 173. P. 1191–1201.

Developing existing plant root system architecture models to meet future agricultural challenges / L. Wu, M. B. McGeachan, C. A. Watson, J. A. Baddeley // Advances in Agronomy. 2005. Vol. 85. P. 181–219.

Development and validation of a deep learning based automated minirhizotron image analysis pipeline / F. M. Bauer, L. Larm, S. Morandage [et al.] // Plant Phenomics. 2022. Vol. 9. P. 1–14.

Development of a model estimating root length density from root impacts on a soil profile in pearl millet (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br). Application to measure root system response to water stress in field conditions / A. Faye, B. Sine, J. L. Chopart [et al.] // PloS One. 2019. Vol. 14, № 7. P. 1–18.

Development of a technique for the measurement of root geometry in the soil using resin-impregnated blocks and image-analysis / P. J. Commins, A. B. McBratney, A. J. Koppi // Journal of Soil Science. 1991. Vol. 42. P. 237–250.

Development of structural root architecture and allometry of *Quercus petraea* / M. Drexhage, M. Chauvière, F. Colin, C. N. N. Nielsen // Canadian Journal of Forest Research. 1999. Vol. 29. P. 600–608.

Dictionary based multiple instance learning / A. Shrivastava, J. K. Pillai, V. M. Patel, R. Chellappa // 2014 IEEE International Conference on Image Processing (ICIP), 2014. P. 160–164.

Dieskau C. J. F. Das regelmäßige Versetzen von Bäumen in Wäldern und Gärten. Weiningen : J. G. Zanissh verlegts, 1776. 167 p.

Dietterich T. G., Lathrop R. H., Lozano-Perez T. Solving the multiple instance problem with axis-parallel rectangles // Artificial Intelligence. 1997. Vol. 89. P. 31–71.

Differences in root longevity of some tree species / K. E. Black, C. G. Harbron, M. Franklin [et al.] // Tree Physiology. 1998. Vol. 18. P. 259–264.

Differential above- and belowground biomass accumulation of European *Pinus sylvestris* populations in a 12-year-old provenance experiment / J. Oleksyn, P. B. Reich, W. Chalupka, M. G. Tjoelker // Scand. J. Forest Res. 1999. Vol. 14. P. 7–17.

Dove H. W. Über den Zusammenhang der Wärmeänderung der Atmosphäre mit der Entwicklung der Pflanzen. Abhandlungen der Königlichen Akademie der Wissenschaften zu Berlin, 1846. 69 p.

Drexhage M., Colin F. Estimating root system biomass from breast-height diameters // Forestry. 2001. Vol. 74. № 5. P. 491–497.

Drexhage M., Gruber F. Above- and belowstump relationships for *Picea abies* – estimating root system biomass from breast-height diameters // Scan. J. For. Res. 1999. Vol. 14. P. 328–333.

Droughts, hydraulic redistribution, and their impact on vegetation composition in the Amazon forest / G. Wang, C. Alo, R. Mei [et al.] // Plant Ecology. 2011. Vol. 212, № 4. P. 663–673.

Duhamel du Monceau H. Des semis et plantations des arbres, et de leur culture. Paris : Guerin Delatour, 1760. 383 p.

Dupuy L., Fourcaud T., Stokes A. A numerical investigation into the influence of soil type and root architecture on tree anchorage // Plant and Soil. 2005. Vol. 278. P. 119–134.

Dynamics and vertical distribution of roots in European beech forests and Douglas fir plantations in Bulgaria / L. Lozanova, M. Zhiyanski, E. Vangelova [et al.] // Forests. 2019. Vol. 10. Article 1123.

Dynamics of decadal cycling carbon in subsurface soils / J. Koarashi, W. C. Hockaday, C. A. Masiello, S. E. Trumbore // Journal of Geophysical Research. 2012. Vol. 117. Article G03033.

ECA-Net: Efficient channel attention for deep convolutional neural networks / Q. Wang, B. Wu, P. Zhu [et al.] // 2020 IEEE Conference on Computer Vision and Pattern Recognition. Seattle, WA, USA, 2020. P. 11531–11539.

Ecological linkages between aboveground and belowground biota / D. A. Wardle, R. D. Bardgett, J. N. Klironomos [et al.] // *Science*. 2004. Vol. 304. P. 1629–1633.

Edwards J. G. Field based 3D digitising of woody root architecture – techniques and results // *Proc. 3rd Int. Symp. on Dynamics of Physiological Processes in Woody Roots*. Australia, 2003. P. 1–36.

Effect of fertilisation on 3D root architecture in 12-year-old *Pinus pinaster* trees / F. Danjon, D. Bert, A. Porté [et al.] // *Proc. 4th Int. Symp. on Dynamics of Physiological Processes in Roots of Woody Plants*. UK, 2007. P. 1–36.

Effect of phosphorus availability on basal root shallowness in common bean / H. Liao, G. Rubio, X. L. Yan [et al.] // *Plant and Soil*. 2001. Vol. 232. P. 69–79.

Effects of elevated CO₂ and N fertilization on fine root dynamics and fungal growth in seedling *Pinus ponderosa* / D. T. Tingey, D. L. Phillips, M. G. Johnson [et al.] // *Environmental and Experimental Botany*. 1997. Vol. 37. P. 73–83.

Effects of elevated CO₂ and nitrogen on the synchrony of shoot and root growth in *ponderosa* pine / D. T. Tingey, M. G. Johnson, D. L. Phillips [et al.] // *Tree Physiology*. 1996. Vol. 16. P. 905–914.

Effects of elevated CO₂, N-fertilization, and season on survival of *ponderosa* pine fine roots / M. G. Johnson, D. L. Phillips, D. T. Tingey, M. J. Storm // *Canadian Journal of Forest Research*. 2000. Vol. 30. P. 220–228.

Effects of long-term selection on seedling traits and ABA accumulation in commercial maize hybrids / M. C. Sanguineti, D. N. Duvick, S. Smith [et al.] // *Maydica*. 2006. Vol. 51. P. 329–338.

Eissenstat D. M. Cost and benefits of constructing roots of small diameter // *Journal of Plant Nutrition*. 1992. Vol. 1. P. 763–782.

Eissenstat D. M., Caldwell M. M. Seasonal timing of root growth in favorable microsites // *Ecology*. 1988. Vol. 69. P. 870–873.

Eissenstat D. M., Van Rees K. C. J. The growth and function of pine roots // *Environmental constraints on the structure and productivity of pine forest ecosystems: A comparative analysis* // *Ecological Bulletin (Copenhagen)* ; ed. by H. L. Gholz, S. Linder, R. E. McMurtrie. 1994. Vol. 43. P. 76–91.

Eissenstat D. M., Yanai R. D. The ecology of root lifespan // *Advances in Ecological Research*. 1997. Vol. 27. P. 1–60.

Eizenberg H., Hershenhorn J., Ephrath J. E. Factors affecting the efficacy of *Orobanche Cumana* chemical control in sunflower // *Weed Research*. 2009. Vol. 49. P. 308–315.

Encoder-decoder with atrous separable convolution for semantic image segmentation / L.-C. Chen, Y. Zhu, G. Papandreou [et al.] // *Computer vision – ECCV 2018. Lecture Notes in Computer Science*. 2018. Vol. 11211. P. 833–851.

Engelbrecht B. M. J., Kursar T. A. Comparative drought-resistance of seedlings of 28 species of co-occurring tropical woody plants // *Oecologia*. 2003. Vol. 136. P. 383–393.

Walter A., Silk W. K., Schurr U. Environmental effects on spatial and temporal patterns of leaf and root growth // *Annual Review of Plant Biology*. 2009. Vol. 60. P. 279–304.

Eissenstat D. M., Wells C. E., Wang L. Root efficiency and mineral nutrition in apple // *Acta Horticulturae*. 2001. Vol. 564. P. 165–184.

Ericsson A., Persson H. Seasonal changes in starch reserves and growth of fine roots of 20-year-old scots pine // *Ecological Bulletins*. 1980. Vol. 32. P. 239–250.

Eshel A. On the fractal dimensions of a root system // *Plant, Cell and Environment*. 1998. Vol. 21. P. 247–251.

Estimating age-dependent costs and benefits of roots with contrasting life span: comparing apples and oranges / T. J. Bouma, R. D. Yanai, A. D. Elkin [et al.] // *New Phytologist*. 2001. Vol. 150. P. 685–695.

Estimating coarse roots biomass in young silver birch stands on post-agricultural lands in central Poland / Sz. Bijak, M. Zasada, A. Bronisz [et al.] // *Silva Fennica*. 2013. Vol. 47, № 2. Article id963.

Estimating Douglas-fir fine root biomass and production from living bark and starch / K. A. Vogt, D. J. Vogt, E. E. Moore [et al.] // *Canadian Journal of Forest Research*. 1985. Vol. 15. P. 177–179.

Estimation of root biomass based on excavation of individual root systems in a primary dipterocarp forest in Pasoh Forest Reserve, Peninsular Malaysia / K. Niiyama, T. Kajimoto, Y. Matsuura [et al.] // *Journal of Tropical Ecology*. 2010. Vol. 26. P. 71–284.

Fabiao A., Persson H. A., Steen E. Growth dynamics of superficial roots in Portuguese plantations of *Eucalyptus globulus* Labill. studied with a mesh bag technique // *Plant and Soil*. 1985. Vol. 83. P. 233–242.

Faster R-CNN: Towards Real-Time Object Detection with Region Proposal Networks. *Advances in Neural Information Processing Systems* / S. Ren, K. He, R. Girshick, J. Sun // *IEEE Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence*. 2015. Vol. 39, № 6. P. 91–99.

Ferguson J. C., Smucker A. J. M. Modifications of the minirhizotron video camera system for measuring spatial and temporal root dynamics // *Soil Science Society of America Journal*. 1989. Vol. 53. P. 1601–1605.

Fernandez O. A., Caldwell M. M. Phenology and dynamics of root growth of three cool semi-desert shrubs under field conditions // *Journal of Ecology*. 1975. Vol. 63, № 2. P. 703–714.

Fine root biomass and the associated C and nutrient pool under the alder (*Alnus* spp.) plantings on reclaimed technosols / B. Świątek, B. Woś, M. Chodak [et al.] // *Geoderma*. 2019. Vol. 337. P. 1021–1027.

Fine roots in hemiboreal forest stands and clearcut areas with nutrient-rich organic soils in Latvia: Morphological traits, production and carbon input / A. Lazdinš, G. Petaja, A. Bardule [et al.] // *Forests*. 2024. Vol. 15. Article 1500.

Fine roots, net primary production, and soil nitrogen availability: A new hypothesis / K. J. Nadelhoffer, J. D. Aber, J. M. Melillo // *Ecology*. 1985. Vol. 66. P. 1377–1390.

Fine root turnover in forest ecosystems in relation to quantity and form of nitrogen availability: a comparison of two methods / J. D. Aber, J. M. Melillo, K. J. Nadelhoffer [et al.] // *Oecologia* (Berlin). 1985. Vol. 66. P. 317–321.

Fisher J. B., Honda H. Branch geometry and effective leaf area: a study of *Terminalia* branching pattern. 2. Survey of real trees // *American Journal of Botany*. 1979. Vol. 66. P. 645–655.

Fitter A. H. An architectural approach to the comparative ecology of plant root systems // *New Phytologist*. 1987. Vol. 106 (Suppl.). P. 61–67.

Fitter A., Hodge A., Robinson D. Plant response to patchy soils // *The Ecological Consequences of Environmental Heterogeneity*; ed. by M. J. Hutchings, E. A. John, A. J. A. Stewart. Oxford: Blackwell Science, 2000. P. 71–90.

Flower-Ellis J. G. K., Persson H. Investigations of structural properties and dynamics of Scots pine stands // *Ecological Bulletins*. 1980. Vol. 32. P. 125–138.

Fogel R., Hunt G. Contribution of mycorrhizae and soil fungi to nutrient cycling in a Douglas-fir ecosystem // *Canadian Journal of Forest Research*. 1983. Vol. 13. P. 219–232.

Fogel R. Root turnover and productivity of coniferous forests // *Plant and Soil*. 1983. Vol. 71. P. 75–85.

Forest responses to climate change in the northwestern United States: Ecophysiological foundations for adaptive management / D. J. Chmura, P. D. Anderson, G. T. Howe [et al.] // *Forest Ecology and Management*. 2011. Vol. 261, № 7. P. 1121–1142.

Fort F., Freschet G. T. Plant ecological indicator values as predictors of fine-root trait variations // *Journal of Ecology*. 2020. Vol. 108. P. 1565–1577.

Freckman D. W., Virginia R. A. Plant-feeding nematodes in deep-rooting desert ecosystems // *Ecology*. 1989. Vol. 70. P. 1665–1678.

Freschet G. T., C. Roumet Sampling roots to capture plant and soil functions // *Functional Ecology*. 2017. Vol. 31, № 8. P. 1506–1518.

Friend A. L., Eide M. R., Hinckley T. M. Nitrogen stress alters root proliferation in Douglas-fir seedling // *Canadian Journal of Forest Research*. 1990. Vol. 20. P. 1524–1529.

From lab to field, new approaches to phenotyping root system architecture / J. Zhu, P. A. Ingram, P. N. Benfey, T. Elich // *Current Opinion in Plant Biology*. 2011. Vol. 14. P. 310–317.

Fully-automated root image analysis (faRIA) / N. Narisetti, M. Henke, C. Seiler [et al.] // *Scientific Reports*. 2021. Vol. 11, № 1. Article 16047.

Gale M. R., Grigal D. F. Vertical root distributions of northern tree species in relation to successional status // *Canadian Journal of Forest Research*. 1987. Vol. 17. P. 829–834.

Gallais A., Coque M. Genetic variation and selection for nitrogen use efficiency in maize: a synthesis // *Maydica*. 2005. Vol. 50. P. 531–547.

Gallais A., Hirel B. An approach to the genetics of nitrogen use efficiency in maize // *Journal of Experimental Botany*. 2004. Vol. 55. P. 295–306.

Gao S., Pan W. L., Koenig R. T. Integrated root system age in relation to plant nutrient uptake activity // *Agronomy Journal*. 1998. Vol. 90. P. 505–510.

Gardner W. R. Relations of root distribution to water uptake and availability // *Agronomy Journal*. 1964. Vol. 56. P. 41–45.

Gavito M. E., Curtis P. S., Jakobsen I. Neither mycorrhizal inoculation nor atmospheric CO₂ concentration has strong effects on pea root production and root loss // *New Phytologist*. 2001. Vol. 149. P. 283–290.

Generalized dictionaries for multiple instance learning / A. Shrivastava, V. M. Patel, J. K. Pillai, R. Chellappa // *International Journal of Computer Vision*. 2015. Vol. 114. P. 288–305.

Genetic analysis of maize root characteristics in response to low nitrogen stress / L. Chun, G. Mi, J. Li [et al.] // *Plant and Soil*. 2005. Vol. 276. P. 369–382.

Genetic and environmental control of seasonal carbohydrate dynamics in trees of diverse *Pinus sylvestris* populations / J. Oleksyn, R. Zytowskiak, P. Karolewski [et al.] // *Tree Physiology*. 2000. Vol. 20, № 12. P. 837–847.

Genetic variation for N-remobilization and postsilking N-uptake in a set of maize recombinant inbred lines. 3. QTL detection and coincidences / M. Coque, A. Martin, J. B. Veyrieras [et al.] // *Theoretical and Applied Genetics*. 2008. Vol. 117. P. 729–747.

Genotypic variation for root architecture traits in seedlings of maize (*Zea mays* L.) inbred lines / B. Kumar, A. H. Abdel Ghani, J. Reyes-Matamoros [et al.] // *Plant Breeding*. 2012. Vol. 131. P. 465–478.

Genotypic variation in root growth angle in rice (*Oryza sativa* L.) and its association with deep root development in upland fields with different water regimes / Y. Kato, J. Abe, A. Kamoshita, J. Yamagishi // *Plant and Soil*. 2006. Vol. 287. P. 117–129.

Gerhardt K., Fredriksson D. Biomass allocation by broad-leaf mahogany seedlings, *Swietenia macrophylla* (King), in abandoned pasture and secondary dry forest in Guanacaste, Costa Rica // *Biotropica*. 1995. Vol. 27. P. 174–182.

Global root traits (GRooT) database / N. R. Guerrero-Ramírez, L. Mommer, G. T. Freschet [et al.] // *Global Ecology and Biogeography*. 2021. Vol. 30. P. 25–37.

Gholz H. L., Hendry L. C., Cropper Jr W. P. Organic matter dynamics of fine roots in plantations of slash pine (*Pinus elliotti*) in north Florida // *Canadian Journal of Forest Research*. 1986. Vol. 16. P. 529–538.

Godin C. Representing and encoding plant architecture: a review // *Annals of Forest Science*. 2000. Vol. 57. P. 413–438.

Godin C., Costes E., Caraglio Y. Exploring plant topological structure with the AMAPmod software: an outline // *Silva Fennica*. 1997. Vol. 31. P. 355–366.

Godin C., Costes E., Sinoquet H. A method for describing plant architecture which integrates topology and geometry // *Annals of Botany*. 1999. Vol. 84. P. 343–357.

Goodfellow Y., Bengio Y., Courville A. *Deep learning*. The MIT Press, 2016. 785 p.

Gower S. T., Vogt K. A., Grier C. C. Carbon dynamics of Rocky Mountain Douglas-fir: influence of water and nutrient availability // *Ecological Monographs*. 1992. Vol. 62. P. 43–65.

Gradient-based learning applied to document recognition / Y. LeCun, L. Bottou, Y. Bengio, P. Haffner // *Proceedings of the Institute of Electrical and Electronics Engineers*. 1998. Vol. 86, № 11. P. 2278–2324.

Graham B. F. Jr., Bormann F. H. Natural root grafts // *The Botanical Review*. 1966. Vol. 32. P. 255–292.

Grapevine rooting patterns: A comprehensive analysis and a review / D. R. Smart, E. Schwass, A. Lakso [et al.] // *Am. J. Enol. Vitic.* 2006. Vol. 57. P. 89–104.

Grieder C., Trachsel S., Hund A. Early vertical distribution of roots and its association with drought tolerance in tropical maize // *Plant and Soil*. 2014. Vol. 377. P. 295–308.

Grift T. E., Novais J., Bohn M. High-throughput phenotyping technology for maize roots // *Biosystems Engineering*. 2011. Vol. 110. P. 40–48.

Gross R. Construction application of hydraulic soil excavation // *Proceedings: Trees and building sites*; ed. by G. Watson, D. Weeley. International Society of Arboricultural, Savoy, IL, 1995. P. 177–184.

Growth and carbon stocks of a spruce forest chronosequence in central Europe / M. Mund, E. Kummerow, M. Hein [et al.] // *Forest Ecology and Management*. 2002. Vol. 171. P. 275–296.

Growth responses and root characteristics of lettuce grown in aeroponics, hydroponics, and substrate culture / Q. S. Li, X. Q. Li, B. Tang, M. M. Gu // *Horticulturae*. 2018. Vol. 4, № 4. Article 35.

Growth, loss, and vertical distribution of *Pinus radiata* fine roots growing at ambient and elevated CO₂ concentration / S. M. Thomas, D. Whitehead, J. B. Reid [et al.] // *Global Change Biology*. 1999. Vol. 5. P. 107–121.

Guttinger S. The limits of replicability // *European Journal for Philosophy of Science*. 2020. Vol. 10. P. 1–17.

Haland B., Brække F. H. Distribution of root biomass in a lowshrub pine bog // *Scandinavian Journal of Forest Research*. 1989. Vol. 4, № 3. P. 307–316.

Hales S. *Vegetable staticks: or, an account of some statical experiments on the sap in vegetables: Being an essay towards a natural history of vegetation* // London : W. & J. Innys and T. Woodward, 1727. 214 p.

Hallé F., Oldemann R. A. A. *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*. Paris : Masson, 1970. 178 p.

Hansson A. C., Steen E., Andren O. Root-growth of daily irrigated and fertilized barley investigation with ingrowth cores, soil cores and minirhizotrons // Swedish Journal of Agricultural Research. 1992. Vol. 22, № 4. P. 141–152.

Harper J. L., Jones M., Sackville N. R. Hamilton The evolution of roots and the problems of analyzing their behavior // Plant root growth: An ecological perspective ; ed. by D. Atkinso. Oxford : Blackwell Scientific Publications, 1991. P. 3–22.

Harper R. J., Tibbett M. The hidden organic carbon in deep mineral soils // Plant and Soil. 2013. Vol. 368. P. 641–648.

Harrington C. A., DeBell D. S. Above- and below-ground characteristics associated with wind toppling in a young *Populus plantation* // Trees. 1996. Vol. 11. P. 109–118.

Harris W. F., Goldstein R. A., Henderson G. S. Analysis of forest biomass pools, annual primary production and turnover of biomass for a mixed deciduous forest watershed // IUFRO biomass studies ; ed. by H. E. Young. Orono : University of Maine, USA. 1973. P. 43–64.

Harrison R., Footen P., Strahm B. Deep soil horizons: contribution and importance to soil carbon pools and in assessing whole ecosystem response to management and global change // Forest Science. 2011. Vol. 57. P. 67–76.

Hatiya K., Tochiaki K., Fujimori T. Analysis on the growth of a young larch (*Larix leptolepis*) plantation with excessively high stand density // Journal of the Japanese Forest Society. 1966. Vol. 48, № 12. P. 445–448.

Haynes B. E., Gower S. T. Belowground carbon allocation in unfertilized and fertilized red pine plantations in northern Wisconsin // Tree Physiology. 1995. Vol. 15. P. 317–325.

Henderson R., Ford E. D., Renshaw E. Morphology of the structural root system of *Sitka spruce*. 2. Computer simulation of rooting pattern // Forestry. 1983a. Vol. 56. P. 137–153.

Hendrick R. L., Pregitzer K. S. Applications of minirhizotrons to understand root function in forests and other natural ecosystems // Plant and Soil. 1996. Vol. 185. P. 293–304.

Hendrick R. L., Pregitzer K. S. Spatial variation in root distribution and growth associated with minirhizotrons // Plant and Soil. 1992. Vol. 143. P. 283–288.

Hendrick R. L., Pregitzer K. S. The dynamics of fine root length, biomass, and nitrogen content in two northern hardwood ecosystems // Canadian Journal of Forest Research. 1993. Vol. 23. P. 2507–2520.

Hertel D. Das Feinwurzelsystem von Rein- und Mischbeständen der Rotbuche: Struktur, Dynamik und interspezifische Konkurrenz // Dissertationes Botanicae 317. Berlin, Germany : J. Cramer, 1999. 190 p.

Heth D., Donald D. G. M. Root biomass of *Pinus radiata* D Don. // South African Forestry Journal. 1978. Vol. 107. P. 60–70.

Higgins K. B., Lamb A. J., van Wilgen B. W. Root systems of selected plant species in mesic mountain fynbos in the Jonkershoek Valley, south-western Cape Province // *South African Journal of Botany*. 1987. Vol. 53. P. 249–257.

High-resolution minirhizotrons advance our understanding of root-fungal dynamics in an experimentally warmed peatland / C. E. Defrenne, J. Childs, C. W. Fernandez [et al.] // *New Phytologist*. 2021. Vol. 3, № 5. P. 640–652.

High-resolution representations for labeling pixels and regions / K. Sun, Y. Zhao, B. Jiang [et al.] // *arXiv* : [сайт]. 2019. URL: <https://arxiv.org/abs/1904.04514> (accessed: 9.04.2025).

High-throughput in situ root image segmentation based on the improved DeepLabv3+ Method / C. Shen, L. T. Liu, L. X. Zhu [et al.] // *Frontiers in Plant Science*. 2020. Vol. 11. Article 576791.

High-throughput three-dimensional visualization of root system architecture of rice using X-ray computed tomography / S. Teramoto, S. Takayasu, Y. Kitomi [et al.] // *Plant Methods*. 2020. Vol. 16, № 1. Article 66.

Hinsinger P. How do plant roots acquire mineral nutrients. Chemical processes involved in the rhizosphere // *Advances in Agronomy*. 1998. Vol. 64. P. 225–265.

Hochholdinger F. The maize root system: morphology, anatomy, and genetics // *Handbook of Maize: Its Biology* ; ed. by S. C. Hake, J. L. Bennetzen. New York : Springer, 2009. P. 145–160.

Hochholdinger F., Tuberosa R. Genetic and genomic dissection of maize root development and architecture // *Current Opinion in Plant Biology*. 2009. Vol. 12. P. 172–177.

Hodge A. Arbuscular mycorrhizal fungi influence decomposition of, but not plant nutrient capture from, glycine patches in soil // *New Phytologist*. 2001. Vol. 151. P. 725–734.

Hoffmann C. W., Usoltsev V. A. Modelling root biomass distribution in *Pinus sylvestris* forests of the Turgai Depression of Kazakhstan // *Forest Ecology and Management*. 2001. Vol. 149. P. 103–114.

Honer T. G. Weight relations in open- and forest-grown balsam fir trees // *Forest Biomass Studies*. University of Maine ; ed by. H. E. Young. Orono, 1971. P. 65–77.

Hosegood P. H. The root distribution of Kikuyu grass and Wattle trees // *East African Agricultural and Forestry Journal*. 1963. Vol. 29. P. 60–61.

Hosoda K., Iehara T. Aboveground biomass equations for individual trees of *Cryptomeria japonica*, *Chamaecyparis obtusa* and *Larix kaempferi* in Japan // *Journal of Forestry Research*. 2010. Vol. 15, № 5. P. 299–306.

Hou Q., Zhou D., Feng J. Coordinate attention for efficient mobile network design // *2021 IEEE Conference on Computer Vision and Pattern Recognition*. 2021. P. 13708–13717.

How transferable are features in deep neural networks? / J. Yosinski, J. Clune, Y. Bengio, H. Lipson // *Advances in Neural Information Processing Systems 27 (NIPS '14)*, NIPS Foundation, 2014. P. 3320–3328.

Hu J., Shen L., Sun G. Squeeze-and-excitation networks // *2018 IEEE Conference on computer vision and pattern recognition, CVPR 2018*. Salt Lake City, UT, USA, 2018. P. 2011–2023.

Huh M., Agrawal P., Efros A. A. What makes imagenet good for transfer learning? // *Advances in Neural Information Processing Systems NIPS 2016 Workshop (2016)* arXiv preprint arXiv. 2016. Paper 1608.08614.

Hund A. Genetic variation in the gravitropic response of maize roots to low temperatures // *Plant Root*. 2010. Vol. 4. P. 22–30.

Hund A., Reimer R., Messmer R. A consensus map of QTLs controlling the root length of maize // *Plant and Soil*. 2011. Vol. 344. P. 143–158.

Hund A., Ruta N., Liedgens M. Rooting depth and water use efficiency of tropical maize inbred lines, differing in drought tolerance // *Plant and Soil*. 2009a. Vol. 318. P. 311–325.

Hund A., Trachsel S., Stamp P. Growth of axile and lateral roots of maize: I. Development of a phenotyping platform // *Plant and Soil*. 2009. Vol. 325. P. 335–349.

Hydraulic redistribution in three Amazonian trees / R. Oliveira, T. Dawson, S. Burgess, D. Nepstad // *Oecologia*. 2005. Vol. 145. P. 354–363.

Hydrologic regulation of plant rooting depth / Y. Fan, G. Miguez-Macho, E. G Jobbágy [et al.] // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2017. Vol. 114. P. 10572–10577.

Identifying roots of northern hardwood species: patterns with diameter and depth / R. D. Yanai, M. C. Fisk, T. J. Fahey [et al.] // *Canadian Journal of Forest Research*. 2008. Vol. 38. P. 2862–2869.

Iglovikov V., Shvets A. Terausnet: U-Net with vgg11 encoder pre-trained on imagenet for image segmentation // *ResearchGate* : [сайт]. URL: https://www.researchgate.net/publication/322568421_TerausNet_U-Net_with_VGG11_Encoder_Pre-Trained_on_ImageNet_for_Image_Segmentation (accessed: 10.04.2025).

Image analysis of video-recorded plant root systems / A. J. M. Smucker, J. C. Ferguson, W. P. DeBruyn [et al.] // *Minirhizotron observation tubes: Methods and applications for measuring rhizosphere dynamics* ; ed by H. M. Taylor. 1987. P. 67–80.

Image-based high-throughput field phenotyping of crop roots / A. Bucksch, J. Burridge, L. M. York [et al.] // *Plant Physiology*. 2014. Vol. 166. P. 470–486.

ImageNet: a large-scale hierarchical image database / J. Deng, W. Dong, R. Socher [et al.] // *2009 IEEE Conference on Computer Vision and Pattern Recognition*. IEEE, 2009. P. 248–255.

Improved estimates of biomass expansion factors for Russian forests / D. Schepaschenko, E. Moltchanova, A. Shvidenko [et al.] // *Forests*. 2018. Vol. 9, № 6. P. 1–23.

Improving AGB estimations by integrating tree height and crown radius from multisource remote sensing / X. Liu, L. Dong, S. Li [et al.] // *PLoS ONE*. 2024. Vol. 19, № 10. P. 1–15.

Improving drought tolerance in maize: a view from industry / H. Campos, M. Cooper, J. E. Habben [et al.] // *Fields Crop Research*. 2004. Vol. 90. P. 19–34.

In situ phenotyping of grapevine root system architecture by 2D or 3D imaging: Advantages and limits of three cultivation methods / Y. Krzyzaniak, F. Cointault, C. Loupiac [et al.] // *Frontiers of Plant Science*. 2021. Vol. 12. P. 638–688.

Influence of wind loading on root system development and architecture in oak seedlings (*Quercus robur* L.) / E. Tamasi, A. Stokes, B. Lasserre [et al.] // *Trees*. 2005. Vol. 19. P. 374–384.

Ioffe S., Szegedy C. Batch normalization: Accelerating deep network training by reducing internal covariate shift // *ICML'15 : Proceedings of the 32nd International Conference on International Conference on Machine Learning*. 2015. Vol. 37. P. 448–456.

2006 IPCC Guidelines for National Greenhouse Gas Inventories. Vol. 4. Agriculture, Forestry and Other Land Use. Institute for Global Environmental Strategies, Hayama, Japan, 2006. URL: <https://www.ipcc-nggip.iges.or.jp/public/2006gl/vol4.html> (accessed: 11.03.2025).

Itoh S. In situ measurement of rooting density by micro-rhizotron // *Soil Science and Plant Nutrition*. 1985. Vol. 31. P. 653–656.

Iversen C. M., McCormack M. L. Filling gaps in our understanding of belowground plant traits across the world: an introduction to a virtual issue // *New Phytologist*. 2021. Vol. 231. P. 2097–2103.

Jackson R. B., Caldwell M. M. Geostatistical patterns of soil heterogeneity around individual perennial plants // *Journal of Ecology*. 1993. Vol. 81. P. 683–692.

Jackson R. B., Mooney H. A., Schulze E.-D. A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents // *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. 1997. Vol. 94. P. 7362–7366.

Jackson R. B., Sperry J. S., Dawson T. E. Root water uptake and transport: using physiological processes in global predictions // *Trends in Plant Science*. 2000. Vol. 5. P. 482–488.

Jeník J. Root structure and underground biomass in equatorial forests // *Productivity of forest ecosystems : Proceedings of the Brussels symposium organized by UNESCO and the International Biological Programme ; ed. by P. Duviigneaud*. Paris, 1971. P. 323–331.

Jiao C. Functions of multiple instances for learning target signatures // *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing*. 2015. Vol. 53. P. 4670–4686.

John T. V. St., Coleman D. C., Reid C. P. P. Growth and spatial distribution of nutrient-absorbing organs: selective exploitation of soil heterogeneity // *Plant and Soil*. 1983. Vol. 71. P. 487–493.

Joslin J. D., Henderson G. S. A test of the budget method: a refined approach to the measurement of the root turnover // *Fourth Central Hardwood Forest Conference* ed. by R. N. Muller. 1982. P. 220–228.

Joslin J. D., Henderson G. S. The determination of percentages of living tissue in woody fine root samples using triphenyltetrazolium chloride // *Forest Science*. 1984. Vol. 30. P. 965–970.

Jourdan C., Rey H. Architecture and development of the oil-palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) root system // *Plant and Soil*. 1997. Vol. 189. P. 33–48.

Jourdan C., Rey H., Guedon Y. Architectural analysis and modelling of the branching process of the young oil-palm root system // *Plant and Soil*. 1995. Vol. 177. P. 63–72.

Justin S. H. F. W., Armstrong W. The anatomical characteristics of roots and plant response to soil flooding // *New Phytologist*. 1987. Vol. 106. P. 465–495.

Kahn B. A., Stoffella J. P. Nodule distribution among root morphological components of field-grown cowpeas // *Journal of the American Society for Horticultural Science*. 1991. Vol. 116. P. 655–658.

Karizumi N., Tsutsumi T. A reference of the root systems on the forest trees (to 1955) // *Journal of Japanese Forest Society*. 1958. Vol. 40, № 5. P. 202–223.

Kell D. B. Breeding crop plants with deep roots: their role in sustainable carbon, nutrient and water sequestration // *Annals of Botany*. 2011. Vol. 108. P. 407–418.

Ker M. F., Raalte G. D. Tree biomass equations for *Abies balsamea* and *Picea glauca* in northwestern New Brunswick // *Canadian Journal of Forest Research*. 1981. Vol. 11, № 1. P. 13–17.

Keyes M. R. Ecosystem development in *Abies amabilis* stands of the Washington Cascades: Root growth and its role in net primary production. Seattle, Washington, USA, 1982. 110 p.

Keyes M. R., Grier C. C. Above- and belowground net production in 40-year-old Douglas-fir stands on low and high productivity sites // *Canadian Journal of Forest Research*. 1981. Vol. 11. P. 599–605.

Kinerson R. S., Higginbotham K. O. A quantitative description and simulation of branch wood production relationships in the forest canopy // *IUFRO Symposium: Forest biomass* ; ed. by H. Young. 1973. P. 65–76.

Kimura K., Kikuchi S., Yamasaki S.-I. Accurate root length measurement by image analysis // *Plant and Soil*. 1999. Vol. 216, № 1–2. P. 117–127.

Kingma D. P., Ba J. Adam: A Method for Stochastic Optimization // *3rd International Conference on Learning Representations*. 2015. P. 1–15.

Kira T., Shidei T. Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of the Western Pacific // *Japanese Journal of Ecology*. 1967. Vol. 17, № 2. P. 70–87.

Kleidon A., Heimann M. Assessing the role of deep rooted vegetation in the climate system with model simulations: mechanism, comparison to observations and implications for Amazonian deforestation // *Climate Dynamics*. 2000. Vol. 16. P. 183–199.

Kodrík J. Poznatky z kalamít spôsobených mechanickými abiotickými činiteľmi v lesoch Slovenska // *Lesy a lesnícky výskum pre tretie tisícročie* ; ed. by R. Petras. Zvolen : Lesnícky výskumný ústav vo Zvolene, 1998. P. 215–217.

König I. Sammlung praktischer Erfahrungen aus der Forstwissenschaft. Leipzig : Hartmann, 1820. 96 p.

Köstler J. N., Brückner E., Bibelriether H. Die Wurzeln der Waldbäume: Untersuchungen zur Morphologie der Waldbäume in Mitteleuropa. Hamburg und Berlin : Verlag Paul Parey, 1968. 284 p.

Konôpka B. Koreňový systém – základ statickej stability lesných drevín // *Ochrana lesa* ; ed. by P. Hlavač Zvolen : Technická univerzita vo Zvolene, 2003. P. 147–152.

Kosola K. R., Dickmann D., Parry D. Carbohydrates in individual poplar fine roots: effects of root age and defoliation // *Tree Physiology*. 2002. Vol. 22. P. 741–746.

Kosola K. R., Eissenstat D. M., Grahm J. H. Root demography of mature citrus trees: the influence of *Phytophthora nicotianae* // *Plant and Soil*. 1995. Vol. 171. P. 283–288.

Kozłowski T. T., Pallardy S. G. Acclimation and Adaptive Responses of Woody Plants to Environmental Stresses // *The Botanical Review*. 2002. Vol. 68. № 2. P. 270–334.

Kristensen H. L., Thorup-Kristensen K. Uptake of ¹⁵N labeled nitrate by root systems of sweet corn, carrot and white cabbage from 0.2–2.5 meters depth // *Plant and Soil*. 2004. Vol. 265. P. 93–100.

Krizhevsky A., Sutskever I., Hinton G. E. ImageNet classification with deep convolutional neural networks // *Advances in neural information processing systems 25: 26th annual conference on neural information processing systems 2012*. 2012. P. 1097–1105.

Kurz W. A., Beukema S. J., Apps M. J. Estimation of root biomass and dynamics for the carbon budget model of the Canadian forest sector // *Canadian Journal of Forest Research*. 1996. Vol. 26. P. 1973–1979.

Kurz W. A., Kimmins J. P. Analysis of some sources of error in methods used to determine fine root production in forest ecosystems: a simulation approach // *Canadian Journal of Forest Research*. 1987. Vol. 17. P. 909–912.

Kutschera L. Wurzelatlas mitteleuropäischer Ackerunkräuter und Kulturpflanzen. Frankfurt am Main : DLG-Verlag, 1960. 574 p.

Kutschera L., Lichtenegger E. Bewurzelung von Pflanzen in Verschiedenen Lebensräumen. 5. Band der Wurzelatlas-Reihe. Landesmuseum, Linz, Austria : Land Oberösterreich, OÖ, 1997. 333 p.

LabelMe: A database and web-based tool for image annotation / B. C. Russell, A. Torralba, K. P. Murphy, W. T. Freeman // International Journal of Computer Vision. 2008. Vol. 77, № 1–3. P. 157–173.

Lacointe A. Carbon allocation among tree organs: a review of basic processes and representation in functional-structural tree models // Annals of Forest Science. 2000. Vol. 57. P. 521–533.

Lambers H., Poorter H. Inherent variation in growth rate between higher plants: A search for physiological causes and ecological consequences // Advances in Ecological Research. 1992. Vol. 23. P. 187–261.

Landsberg J. J., Linder S., McMurtrie R. E. A strategic plan for research on managed forest ecosystems in a globally changing environment // Global change and Terrestrial Ecosystems GCTE Report No. 4. GCTE Activity 3.5: Effects of Global Change on Managed Forests. Implementation Plan. 1995. P. 1–17.

Le Goff N., Ottorini J. M. Root biomass and biomass increment in a beech (*Fagus sylvatica* L.) stand in North-East France // Annals of Forest Science. 2001. Vol. 58. P. 1–13.

Leaf retention and cassava productivity / J. I. Lenis, F. Calle, G. Jaramillo [et al.] // Field Crops Research. 2006. Vol. 95. P. 126–134.

Lehmann J., Zech W. Fine root turnover of irrigated hedgerow intercropping in northern Kenya // Plant and Soil. 1998. Vol. 198. P. 19–31.

Levy P. E., Hale S. E., Nicoll B. C. Biomass expansion factors and root: shoot ratios for coniferous tree species in Great Britain // Forestry. 2004. Vol. 77, № 5. P. 421–430.

Lifespans of fungal rhizomorphs under nitrogen fertilization in a pinyon-juniper woodland / K. K. Treseder, M. F. Allen, R. W. Ruess [et al.] // Plant and Soil. 2005. Vol. 270. P. 249–255.

Limitation of plant water use by rhizosphere and xylem conductance: results from a model / J. S. Sperry, F. R. Adler, G. S. Campbell, J. P. Comstock // Plant, Cell and Environment. 1998. Vol. 21. P. 347–359.

Lindsey P. A., Gross R., Milano R. An investigation to assess the importance of street infrastructure improvement on roots of adjacent cork oak tree // Trees and building sites ; ed. by G. Watson, D. Neely. International Society of Arboricultural, Savoy, Illinois, 1995. P. 22–32.

Lipa T. Właściwości fizyczne gleb a system korzeniowy roślin matecznych podkładek wegetatywnych Jabłoni // Acta Agrophysica. 2010. Vol. 15, № 1. P. 135–143.

Liu J., Li J., Chen F. Mapping QTLs for root traits under different nitrate levels at the seedling stage in maize (*Zea mays* L.) // Plant and Soil. 2008. Vol. 305. P. 253–265.

Liu Y., Shao Z., Hoffmann N. Global attention mechanism: Retain information to enhance channel-spatial interactions // ArXiv : [сайт]. 2021. URL: <https://arxiv.org/abs/2112.05561> (accessed: 14.03.2025).

Long J., Shelhamer E., Darrell T. Fully convolutional networks for semantic segmentation // 2015 IEEE Conference on computer vision and pattern recognition. 2015. P. 3431–3440.

Loudon J. C. Eine Encyclopaedie des Gartenwesens; enthaltend die Theorie und Praxis des Gemüsebaues, der Blumenzucht, Baumzucht und der Landschaftsgärtnerei, mit Inbegriff der neuesten Entdeckungen und Verbesserungen. Band. Weimar, 1823. P. 389–626.

Lu M., Hedin L. O. Global plant-symbiont organization and emergence of biogeochemical cycles resolved by evolution-based trait modelling // Nature Ecology & Evolution. 2019. Vol. 3. P. 239–250.

Lucot E., Bruckert S. Organisation du système racinaire du chêne pédonculé (*Quercus robur*) développé en conditions édaphiques non contraignantes (sol brun lessivé colluvial) // Annals of Forest Science. 1992. Vol. 49, № 5. P. 465–479.

Lussenhop J., Fogel R., Pregitzer K. A new dawn for soil biology: video analysis of root-soil-microbial faunal interactions // Agriculture, Ecosystems and Environment. 1991. Vol. 34. P. 235–249.

Lynch J. P. Root architecture and plant productivity // Plant Physiology. 1995. Vol. 109. P. 7–13.

Lynch J. P. Steep, cheap and deep: an ideotype to optimize water and N acquisition by maize root systems // Annals of Botany. 2013. Vol. 112, № 2. P. 347–357.

Lynch J. P., Brown K. M. Topsoil foraging – an architectural adaptation of plants to low phosphorous availability // Plant and Soil. 2001. Vol. 237. P. 225–237.

Lynch J. M., Whipps J. M. Substrate flow in the rhizosphere // Plant and Soil. 1990. Vol. 129, № 1. P. 1–10.

Lyr H., Hoffmann G. Growth rates and growth periodicity of tree roots // International Review of Forestry Research ; ed. by J. A. Romberger, P. Mikola. 1967. Vol. 2. P. 181–236.

Machado R. M. A., Oliveira M. R. G. Tomato root distribution, yield and fruit quality under different subsurface drip irrigation regimes and depths // Irrigation Science. 2005. Vol. 24. P. 15–24.

Maeght J.-L., Rewald B., Pierret A. How to study deep roots – and why it matters // Frontiers in Plant Science. 2013. Vol. 4. Article 299.

Maize root complexity analysis using a support vector machine method / D. Zhong, J. Novais, T. E. Grift [et al.] // Comput Electron Agric. 2009. Vol. 69. P. 46–50.

Maize root growth angles become steeper under low N conditions / S. Trachsel, S. M. Kaeppler, K. M. Brown, J. P. Lynch // Fields Crop Res. 2013. Vol. 140. P. 18–31.

Majdi H. Root sampling methods – applications and limitations of the minirhizotron technique // Plant and Soil. 1996. Vol. 185. P. 255–258.

Majdi H., Smucker A. J. M., Persson H. A comparison between minirhizotron and monolith sampling methods for measuring root growth of maize (*Zea mays* L.) // Plant and Soil. 1992. Vol. 147. P. 127–134.

Malhi Y., Wright J. Spatial patterns and recent trends in the climate of tropical rainforest regions // Philosophical Transactions B. 2004. Vol. 359 (1443). P. 311–329.

Mandelbrot B. B. The fractal geometry of nature. New York : W. N. Freeman, 1983. 468 p.

Manual recording of minirhizotrons data and its application to study the effect of herbicide and nitrogen fertilizer on tree and pasture root growth in a silvopastoral system / C. D. Campbell, L. A. Mackie-Dawson, E. J. Reid [et al.] // Agroforestry Systems. 1994. Vol. 26. P. 75–87.

Maron O., Lozano-Pérez T. A framework for multiple-in // Advances in Neural Information Processing Systems 10 ; ed. by M. I. Jordan, M. J. Kearns, S. A. Solla. Cambridge : MIT Press, 1998. P. 570–576.

Marshall J. D., Waring R. H. Predicting fine root production and turnover by monitoring root starch and soil temperature // Canadian Journal of Forest Research. 1985. Vol. 15. P. 791–800.

Maximum rooting depth of vegetation types at the global scale / J. Canadell, R. B. Jackson, J. R. Ehleringer [et al.] // Oecologia. 1996. Vol. 108. P. 583–595.

McCarthy M. C., Enquist B. J. Consistency between an allometric approach and optimal partitioning theory in global patterns of plant biomass allocation // Functional Ecology. 2007. Vol. 21. P. 713–720.

McKenzie B. E., Peterson C. A. Root browning in *Pinus banksiana* Lamb. and *Eucalyptus pilularis* Sm. 1. Anatomy and permeability of the white and tannin zones // Botanica Acta. 1995. Vol. 108. P. 127–137.

McMichael B. L., Taylor H. M. Applications and limitations of rhizotrons and minirhizotrons // Minirhizotron Observation Tubes : Methods and Applications for Measuring Rhizosphere Dynamics ; ed. by H. M. Taylor. 1987. P. 1–13.

McMinn R. G. Characteristics of Douglas-fir root systems // Canadian Journal of Botany. 1963. Vol. 41. P. 105–122.

McQueen D. R. The quantitative distribution of absorbing roots of *Pinus silvestris* and *Fagus sylvatica* in a forest succession // Oecologia Plantarum. 1968. Vol. 3. P. 83–99.

Methodological considerations in measuring biomass, production, respiration and nutrient resorption for tree roots in natural ecosystems / K. A. Vogt, D. J. Vogt, E. E. Moore, D. G. Sprugel // Winship applications of continuous and steady-state methods to root biology ; ed. by J. G. Torrey, L. J. 1989. P. 217–232.

Microsoft COCO: Common Objects in Context. Computer Vision – ECCV 2014. ECCV 2014 / T.-Y. Lin, M. Maire, S. Belongie [et al.] // Lecture Notes in Computer Science. 2014. Vol. 8693. P. 1–16.

Milchunas D. G., Lauenroth W. K. Carbon dynamics and estimates of primary production by harvest, ^{14}C dilution, and ^{14}C turnover // *Ecology*. 1992. Vol. 73. P. 593–607.

Millikin C. S., Bledsoe C. S. Biomass and distribution of fine and coarse roots from blue oak (*Quercus douglasii*) trees in the northern Sierra Nevada foothills of California // *Plant and Soil*. 1999. Vol. 214. P. 27–38.

Misra R. K., Dexter A. R., Alston A. M. Maximum axial and radial growth pressures of plant roots // *Plant and Soil*. 1986. Vol. 95. P. 315–326.

Modelling root system growth and architecture / L. Pagès, S. Asseng, S. Pellerin, A. Diggle // *Root methods : a handbook* ; ed. by A. L. Smith. Berlin : Springer, 2000. P. 113–146.

Mohl H. Einige anatomische und physiologische Bemerkungen über das Holz der Baumwurzeln // *Botanische Zeitung*. 1862. Vol. 20, № 39. P. 313–319; № 40. P. 321–327.

Mokany K., Raison R. J., Prokushkin A. S. Critical analysis of root: shoot ratios in terrestrial biomes // *Global Change Biology*. 2006. Vol. 12, № 1. P. 84–96.

Molecular identification of fine roots of trees from the Alps: reliable and fast DNA extraction and PCR–RFLP analyses of plastid DNA / I. Brunner, S. Brodbeck, U. Buchler, C. Sperisen // *Mol. Ecol.* 2001. Vol. 10. P. 2079–2087.

Monserud R. A., Huang S., Yang Y. Biomass and biomass change in lodgepole pine stands in Alberta // *Tree Physiology*. 2006. Vol. 26. P. 819–831.

Mooney H. A. The carbon balance of plants // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 1972. Vol. 3. P. 315–346.

Mordelet P., Menaut J.-C., Mariotti A. Tree and grass rooting patterns in an African humid savanna // *Journal of Vegetation Science*. 1997. Vol. 8. P. 65–70.

Morphological and architectural development of root systems in sorghum and maize / V. Singh, E. J. van Oosterom, D. R. Jordan [et al.] // *Plant and Soil*. 2010. Vol. 333. P. 287–299.

Morphology of the structural root system of Sitka spruce. 1. Analysis and quantitative description / R. Henderson, E. D. Ford, E. Renshaw, J. D. Deans // *Forestry*. 1983b. Vol. 56. P. 121–135.

Morphology of the structural root system of Sitka spruce. 1. Analysis and quantitative description / R. Henderson, E. D. Ford, E. Renshaw, J. D. Deans // *Forestry*. 1988. Vol. 56. P. 121–135.

Multiple instance learning with manifold bags / B. Babenko, N. Verma, P. Dollár, S. Belongie // *Proceedings of the 28th International Conference on Machine Learning*. 2011. P. 1–8.

Murphy P. G., Lugo A. E. Structure and biomass of a subtropical dry forest in Puerto Rico // *Biotropica*. 1986. Vol. 18. P. 89–96.

Muukkonen P., Mäkipää R. Biomass equations for European trees: Addendum // *Silva Fennica*. 2006. Vol. 40, № 4. P. 763–773.

Mycorrhizal and rhizomorph dynamics in a loblolly pine forest during 5 years of free-air-CO₂-enrichment / S. G. Pritchard, A. E. Strand, M. L. McCormack [et al.] // *Global Change Biology*. 2008. Vol. 14. P. 1–13.

Mycorrhizal role in net primary production and nutrient cycling in *Abies amabilis* [Dougl.] forbes ecosystems in western Washington / K. A. Vogt, C. C. Grier, R. L. Edmonds, C. E. Meier // *Ecology*. 1982. Vol. 63. P. 370–380.

Neill C. Comparison of soil coring and ingrowth methods for measuring belowground production // *Ecology*. 1992. Vol. 73. P. 1918–1921.

Newbould P. J. Methods for estimating the primary production of forests. Oxford – Edinburg : Blackwell Scientific Publications, 1967. 67 p.

Newell A., Yang K., Deng J. Stacked hourglass networks for human pose estimation // *Lecture Notes in Computer Science* ; ed. by B. Leibe, J. Matas, N. Sebe, M. Welling. 2016. Vol. 9912. P. 483–499.

Next generation shovelomics: set up a tent and REST / T. Colombi, N. Kirchgessner, C. A. Le Marié [et al.] // *Plant and Soil*. 2015. Vol. 388, № 1–2. P. 1–20.

Nicoullaud B., Darthout R., Duval O. Étude de l'enracinement du blé tendre d'hiver et du maïs dans les sols argilo-limoneux de Petite beauce // *Étude et Gestion des Sols*. 1995. Vol. 2. P. 183–200.

Nielsen C. C. N., Hansen J. K. Root CSA-Root biomass prediction models in six tree species and improvement of models by inclusion of root architectural parameters // *Plant and Soil*. 2006. Vol. 280. P. 339–356.

Nieuwenhuis M. A., Wills J. M. The effect of cultivation technique on root architecture of young Sitka spruce (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.) trees on surface water gleys // *New Forests*. 2002. Vol. 24. P. 195–213.

Nihlgård B., Lindgren L. Plant biomass, primary production and bioelements of three mature beech forests in South Sweden // *Oikos*. 1977. Vol. 28. P. 95–104.

Nitrogen efficiency as related to dry matter partitioning and root system size in tropical mid-altitude maize hybrids under different levels of nitrogen stress / M. Worku, M. Bänziger, D. Friesen [et al.] // *Fields Crop Research*. 2012. Vol. 130. P. 57–67.

Non-local neural networks / X. Wang, R. Girshick, A. Gupta, K. He // 2018 IEEE Conference on Computer Vision and Pattern Recognition. 2018. P. 7794–7803.

Nutrient uptake as a contributing explanation for deep rooting in arid and semiarid ecosystems / R. L. McCulley, E. G. Jobbágy, W. T. Pockman, R. B. Jackson // *Oecologia*. 2004. Vol. 141, № 4. P. 620–628.

Nygaard P. H., de Wit H. A. Effects of elevated soil solution Al concentrations on fine roots in a middle-aged Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) stand // *Plant and Soil*. 2004. Vol. 265. P. 131–140.

Ontogenetic trends in the morphological features of main stem annual shoots of *Pinus pinaster* (Pinaceae) / P. Heuret, C. Meredieu, T. Coudurier, D. Barthélémy // *American Journal of Botany*. 2006. Vol. 93. P. 1577–1587.

Oppelt A. L., Kurth W., Godbold D. L. Contrasting rooting patterns of some arid-zone fruit tree species from Botswana – II. Coarse root distribution // *Agroforestry Systems*. 2005. Vol. 64. P. 13–24.

Otsu N. A threshold selection method from gray-level histograms // *IEEE Transactions on Systems, Man, and Cybernetics: Systems*. 1979. Vol. 9. P. 62–66.

Overcoming small minirhizotron datasets using transfer learning / W. Xu, G. Yu, A. Zare [et al.] // *Computers and Electronics in Agriculture*. 2020. Vol. 175. Article 105466.

Overestimation of net root production: A real or imaginary problem? / K. A. Vogt, C. C. Grier, S. T. Gower [et al.] // *Ecology*. 1986. Vol. 67. P. 577–579.

Overfeat: integrated recognition, localization and detection using convolutional networks / P. Sermanet, D. Eigen, X. Zhang [et al.] // *International Conference on Learning Representations*, 16. 2014. Article 1312.6229.

Ovington J. D. Quantitative ecology and the woodland ecosystem concept // *Advances in Ecological Research*. 1962. Vol. 1. P. 103–192.

Pagès L. Modelling root system architecture // *Plant roots: the hidden half*; ed. by Y. Weisel, A. Eshel, U. Kafkafi. 3rd edn. Marcel Dekker, New York, 2002. P. 175–186.

Pagès L. Why model root system architecture? // *Proc. Conference “The supporting roots of trees and woody plants: form, function and physiology”*; ed. by A. Stokes. Dordrecht : Kluwer, 1999. Vol 87. P. 187–194.

Pagès L., Doussan C., Vercambre G. An introduction on below-ground environment and resource acquisition, with special reference on trees. Simulation models should include plant structure and function // *Annals of Forest Science*. 2000b. Vol. 57. P. 513–520.

Pallardy S. G. Closely related woody plants // *Water deficits and plant growth*; ed. by T. T. Kozlowski. New York : Academic Press, 1981. P. 511–548.

Pandey R. K., Vasan A., Ramakrishnan A. Segmentation of liver lesions with reduced complexity deep models // *International Conference on Signal Processing and Communications (SPCOM 2018)*. Indian Institute of Science, Bangalore, INDIA, 2018. Article 1805.09233.

Partitioning of soil water among trees in a seasonally dry tropical forest / F. C. Meinzer, J. L. Andrade, G. Goldstein [et al.] // *Oecologia*. 1999. Vol. 121. P. 293–301.

Partridge N. L., Veatch J. O. The relationship between soil profile and root development of fruit trees // *Proceedings of the American Society for Horticultural Science*. 1932. Vol. 14. P. 200–207.

Passioura J. B. Phenotyping for drought tolerance in grain crops: when is it useful to breeders? // *Funct Plant Biol*. 2012. Vol. 39. P. 851–859.

Pateña G., Ingram K. T. Digital acquisition and measurement of peanut root minirhizotron images // *Agronomy Journal*. 2000. Vol. 92. P. 541–544.

Patterns and drivers in spring and autumn phenology differ above- and belowground in four ecosystems under the same macroclimatic conditions / S. Schwieger, G. Blume-Werry, B. Peters [et al.] // *Plant and Soil*. 2019. Vol. 445. P. 217–229.

Patterns of below- and aboveground biomass in *Eucalyptus populnea* woodland communities of northeast Australia along a rainfall gradient / A. Zerihun, K. D. Montagu, M. B. Hoffmann, S. G. Bray // *Ecosystems*. 2006. Vol. 9. P. 501–515.

Patterns of ponderosa pine fine root growth as affected by elevated CO₂: initial results / M. G. Johnson, D. T. Tingey, M. J. Storm, D. L. Phillips // *Plant Physiology*. 1995. Vol. 14. P. 81–88.

Peitgen H.-O., Saupe D. The science of fractal images. New York : Springer-Verlag, 1988. 312 p.

Peltophorum pterocarpa – a tree with a root distribution suitable for alley cropping / M. van Noordwijk, K. Hairiah, M. Syekhfani, B. Flach // *Plant roots and their environment* ; ed. by H. Persson, B. L. McMichael. Amsterdam : Elsevier, 1991. P. 526–532.

Persson H. Plant root systems and natural vegetation // *Acta Phytogeographica Suecica* ; ed. by H. Persson, I. Baitulin. 1996. Vol. 81. P. 1–131.

Persson H. Root dynamics in a young Scots pine stand in central Sweden // *Oikos*. 1978. Vol. 30. P. 508–519.

Persson H. The distribution and productivity of fine roots in boreal forests // *Plant and Soil*. 1983. Vol. 71. P. 87–101.

Persson H. The dynamic fine roots of forest trees // *State and change of forest ecosystems – Indicators in current research* ; ed. by G. I. Ågren. Report № 13, 1984. P. 193–204.

Persson H., Ahlström K. Fine-root response to nitrogen supply in nitrogen manipulated Norway spruce catchment areas // *Forest Ecology and Management*. 2002. Vol. 168. P. 29–41.

Peters B., Blume- Werry G., Gillert A. As good as human experts in detecting plant roots in minirhizotron images but efficient and reproducible: the convolutional neural network “RootDetector” // *Scientific Reports*. 2023. Vol. 13. Article 1399.

Phenological mismatches between above- and belowground plant responses to climate warming / H. Liu, H. Wang, N. Li [et al.] // *Nature Climate Change*. 2021. Vol. 1. Article 14.

Pixel level segmentation of early-stage in-bag rice root for its architecture analysis / L. Gong, X. F. Du, K. Zhu [et al.] // *Computers and Electronics in Agriculture*. 2021. Vol. 186. Article 106197.

Plant biomass and productivity of *Larix gmelinii* forest ecosystems in northeast China: intra- and inter-species comparison / W. Wang, Y. Zu, H. Wang [et al.] // *Eurasian Journal of Forest Research*. 2005. Vol. 8, № 1. P. 21–41.

Plant functional types / T. M. Smith, H. H. Shugart, F. I. Woodward, P. J. Burton // *Vegetation Dynamics and Global Change* ; ed. by A. M. Solomon, H. H. Shugart. New York : Chapman & Hall, 1993. P. 272–291.

Plant root distributions and nitrogen uptake predicted by a hypothesis of optimal root foraging / R. E. McMurtrie, C. M. Iversen, R. C. Dewar [et al.] // *Ecology and Evolution*. 2012. Vol. 2. P. 1235–1250.

Plant root growth, architecture and function / A. Hodge, G. Berta, C. Dousan [et al.] // *Plant and Soil*. 2009. Vol. 321. P. 153–187.

Polomski J., Kuhn N. *Wurzelsysteme*. Bern : Haupt-Verlag, 1998. 290 p.

Poorter L., Markesteijn L. Seedling traits determine drought tolerance of tropical tree species // *Biotropica*. 2008. Vol. 40. P. 321–331.

Precipitation as driver of carbon fluxes in 11 African ecosystems / L. Merbold, J. Ardö, A. Arneeth [et al.] // *Biogeosciences*. 2009. Vol. 6. № 6. P. 1027–1041.

Process Modeling of Forest Growth Responses to Environmental Stress / ed. by R. K. Dixon, R. S. Meldahl, G. A. Ruark, W. G. Warren. Timber Press, Portland, Oregon, 1990. 441 p.

Production and carbon allocation pattern of pine forests / S. T. Gower, H. L. Gholz, K. Nakane, V. C. Baldwin // *Ecological Bulletins*. 1994. Vol. 43. P. 115–135.

Protocol for sampling tree and stand biomass / P. Snowdon, J. Raison, H. Keith [et al.]. National Carbon Accounting System. Technical report № 31. Canberra : Australian Greenhouse Office, 2002. 66 p.

Publicover D. A., Vogt K. A. A comparison of methods for estimating forest fine root production with respect to sources of error // *Canadian Journal of Forest Research*. 1993. Vol. 23. P. 1179–1186

Puhe J. Growth and development of the root system of Norway spruce (*Picea abies*) in forest stands – A review // *Forest Ecology and Management*. 2003. Vol. 175, № 1–3. P. 253–273.

Pyramid scene parsing network / H. Zhao, J. Shi, X. Qi [et al.] // 2017 IEEE conference on computer vision and pattern recognition. 2017. P. 6230–6239.

QTL controlling root and shoot traits of maize seedlings under cold stress / A. Hund, Y. Fracheboud, A. Soldati [et al.] // *Theoretical and Applied Genetics*. 2004. Vol. 109. P. 618–629.

Raich J. W., Nadelhoffer K. J. Belowground carbon allocation in forest ecosystems: Global trends // *Ecology*. 1989. Vol. 70. P. 1346–1354.

Rainfall exclusion in an eastern Amazonian forest alters soil water movement and depth of water uptake / H. Romero-Saltos, L. Sternberg, M. Z. Moreira, D. C. Nepstad // *American Journal of Botany*. 2005. Vol. 92, № 3. P. 443–455.

Rakhlin A., Davydow A., Nikolenko S. Land cover classification from satellite imagery with U-Net and lovász-softmax loss // 2018 IEEE/CVF Conference on Computer Vision and Pattern Recognition Workshops (CVPRW). IEEE, 2018. P. 2573–2574.

Random set framework for multiple instance learning / J. Bolton, P. Gader, H. Frigui, P. Torrione // Information Sciences. 2011. Vol. 181. P. 2061–2070.

Regional scale patterns of fine root lifespan and turnover under current and future climate / M. L. McCormack, D. Eissenstat, A. Prasad, E. Smithwick // Global Change Biology. 2013. Vol. 19. P. 1697–1708.

Relationships among root branch order, carbon, and nitrogen in four temperate species / K. S. Pregitzer, M. E. Kubiske, C. K. Yu, R. L. Hendrick // Oecologia. 1997. Vol. 111. P. 302–308.

Rendig V. V., Taylor H. M. Principles of soil-plant interrelationships. New York : McGraw-Hill Publishing Co., 1989. 275 p.

Resa F. Untersuchungen über die Periode der Wurzelbildung insbesondere bei den Holzwäxsen // Zeitschrift für Forst- und Jagdwesen. 1878. Vol. 15, № 11. P. 321–331.

Respiration from the organ level to the stand / D. G. Sprugel, M. G. Ryan, J. R. Brooks [et al.] // Resource Physiology of Conifers-Acquisition, Allocation, and Utilization ; ed. by W. K. Smith, T. M. Hinckley. San Diego : Academic Press, 1995. P. 255–299.

Reverse phenology and dry-season water uptake by *Faidherbia albida* (Del.) A. Chev. in an agroforestry parkland of Sudanese West Africa / O. Roupsard, A. Ferhi, A. Granier [et al.] // Functional Ecology. 1999. Vol. 13. P. 460–472.

Review of root dynamics in forest ecosystems grouped by climate, climatic forest type and species / K. A. Vogt, D. J. Vogt, P. A. Palmiotto [et al.] // Plant and Soil. 1996. Vol. 187. P. 159–219.

Rewald B., Ephrath J. E. Minirhizotron techniques // Plant roots: The hidden half ; ed. by A. Eshel, T. Beeckman. 4th edn. Hoboken : CRC Press, 2013. P. 421–429.

RhizoPot platform: A high-throughput in situ root phenotyping platform with integrated hardware and software / H. J. Zhao, N. Wang, H. C. Sun [et al.] // Frontiers in Plant Science. 2022. Vol. 13. Article 1004904.

Rhizotrak: a flexible open source fiji plugin for user-friendly manual annotation of time-series images from minirhizotrons / B. Möller, H. Chen, T. Schmidt [et al.] // Plant and Soil. 2019. Vol. 444. P. 519–534.

Rich feature hierarchies for accurate object detection and semantic segmentation / R. Girshick, J. Donahue, T. Darrell, J. Malik // Proceedings of the IEEE Conference on Computer Vision and Pattern Recognition. 2014. P. 580–587.

Richter A. K., Walthert L. Does low soil base saturation affect fine root properties of European beech (*Fagus sylvatica* L.) // Plant and Soil. 2007. Vol. 298. P. 60–79.

Richter D. D., Markewitz D. How deep is soil // Bioscience. 1995. Vol. 45. P. 600–609.

Ritson P., Sochacki S. Measurement and prediction of biomass and carbon content of *Pinus pinaster* trees in farm forestry plantations, south-western Australia // Forest Ecology and Management. 2003. Vol. 175. P. 103–117.

Robinson D. Resource capture by localized root proliferation: why do plants bother // *Annals of Botany*. 1996. Vol. 77. P. 179–186.

Robinson D. Roots and resource fluxes in plants and communities // *Plant root growth: An ecological perspective* ; ed. by D. Atkinson. Oxford : Blackwell Scientific, 1991. P. 103–130.

Robinson D. Scaling the depths: Below-ground allocation in plants, forests and biomes // *Functional Ecology*. 2004. Vol. 18, № 2. P. 290–295.

Röhrig E. Die Wurzelentwicklung der Waldbaume in Abhängigkeit von den ökologischen Verhältnissen // *Forstarchiv*. 1966. Vol. 37, № 10. P. 217–229; № 11. P. 237–249.

Ronneberger O., Fischer P., Brox T. U-Net: convolutional networks for biomedical image segmentation // *Lecture Notes in Computer Science. Medical Image Computing and Computer-Assisted Intervention* ; ed. by N. Navab, J. Hornegger, W. M. Wells, A. F. Frangi. 2015. Vol. 9351. P. 234–241.

Root biomass allocation in the world's upland forests / M. A. Cairns, S. Brown, E. H. Helmer, G. A. Baumgardner // *Oecologia (Berlin)*. 1997. Vol. 111. P. 1–11.

Root distribution in a Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) stand subjected to drought and ammonium-sulfate application / H. Persson, Y. Von Fircks, H. Majdi, L.-O. Nilsson // *Plant and Soil*. 1995. Vol. 169. P. 161–165.

Root distribution in an Amazonian seasonal forest as derived from ¹³C profiles / L. Sternberg, V. Green, M. Z. Moreira [et al.] // *Plant and Soil*. 1998. Vol. 205, № 1. P. 45–50.

Root distribution of trees and crops: competition and/or complementarity / M. van Noordwijk, M. Lawson, A. Soumaré [et al.] // *Tree – crop interactions: A physiological approach* ; ed. by C. K. Ong, P. Huxley. Cambridge : CAB International, 1996. P. 319–364.

Root dynamics in drying soil environments / A. J. M. Smucker, A. Nunez-Barrios, J. T. Richie // *Belowground Ecology*. 1991. Vol. 2, № 1. P. 4–5.

Root identification in minirhizotron imagery with multiple instance learning / G. Yu, A. Zare, H. Sheng [et al.] // *Machine Vision and Applications*. 2020. Vol. 31. Article 43.

Root methods : a handbook / A. L. Smit, A. G. Bengough, C. Engels [et al.] Berlin : Springer, 2000. 587 p.

Root production, net primary production and turnover in aspen, jack pine and black spruce forests in Saskatchewan and Manitoba, Canada / S. J. Steele, S. T. Gower, J. G. Vogel, J. M. Norman // *Tree Physiology*. 1997. Vol. 17. P. 577–587.

Root structural and functional dynamics in terrestrial biosphere models – evaluation and recommendations / J. M. Warren, P. J. Hanson, C. Iversen [et al.] // *New Phytologist*. 2015. Vol. 205, № 1. P. 59–78.

Root system architecture of *Quercus pubescens* trees growing on different sloping conditions / A. DiIorio, B. Lasserre, G. S. Scippa, D. Chiatante // *Annals of Botany*. 2005. Vol. 95. P. 351–361.

Root system architecture of woody species important for erosion control in Tigray, Northern Ethiopia / B. Reubens, J. Windey, F. Danjon [et al.] // *Proc. 4th Int. Symp. on Dynamics of Physiological Processes in Roots of Woody Plants*. 2007. P. 1–87.

Root turnover in a beech and a spruce stand of the Belgian Ardennes / H. J. Van Praag, S. Sougnez-Remy, F. Weissen, G. Carletti // *Plant and Soil*. 1988. Vol. 105. P. 87–103.

Root water uptake and profile soil water as affected by vertical root distribution / G.-R. Yu, J. Zhuang, K. Nakayama, Y. Jin // *Plant Ecology*. 2007. Vol. 189. P. 15–30.

Root/shoot ratios for deriving below-ground biomass of *Pinus radiata* stands / P. N. Beets, S. H. Pearce, G. R. Oliver, P. W. Clinton // *New Zealand Journal of Forestry Science*. 2007. Vol. 37, № 2. P. 267–288.

Root: shoot ratios across China's forests: forest type and climatic effects / Y. Luo, X. Wang, X. Zhang [et al.] // *Forest Ecology and Management*. 2012. Vol. 269. P. 19–25.

Root-ABA1, a major constitutive QTL, affects maize root architecture and leaf ABA concentration at different water regimes / S. Giuliani, M. C. Sanguineti, R. Tuberosa [et al.] // *Journal of Experimental Botany*. 2005. Vol. 56. P. 3061–3070.

Rooting big and deep rapidly: the ecological roots of pine species distribution in southern Europe / E. Andivia, P. Zuccarini, B. Grau [et al.] // *Trees*. 2019. Vol. 33. P. 293–303.

Rooting depth and xylem vulnerability are independent woody plant traits jointly selected by aridity, seasonality, and water table depth / D. C. Laughlin, A. Siefert, J. R. Fleri [et al.] // *New Phytologist*. 2023. Vol. 240, № 5. P. 1774–1787.

Rooting depth, water availability, and vegetation cover along an aridity gradient in Patagonia / E.-D. Schulze, H. A. Mooney, O. E. Sala [et al.] // *Oecologia*. 1996. Vol. 108. P. 503–511.

RootNav 2.0: Deep learning for automatic navigation of complex plant root architectures / R. Yasrab, J. A. Atkinson, D. M. Wells [et al.] // *GigaScience*. 2019. Vol. 8, № 11. Article 123.

Roots, nutrients and their relationship to spatial patterns / K. A. Vogt, D. J. Vogt, H. Asbjornsen, R. A. Dahlgren // *Plant and Soil*. 1995. Vol. 168–169. P. 113–123.

Rosenzweig M. L. Net primary productivity of terrestrial communities: prediction from climatological data // *American Naturalist*. 1968. Vol. 102. P. 67–74.

Roy S., Singh J. S. Seasonal and spatial dynamics of plant available N and P pools and N-mineralization in relation to fine roots in a dry tropical forest habitat // *Soil Biology and Biochemistry*. 1995. Vol. 27. P. 33–40.

Ruark G. A., Bockheim J. G. Below-ground biomass of 10-, 20-, and 32-year-old *Populus tremuloides* in Wisconsin // *Pedobiologia*. 1987. Vol. 30. P. 207–217.

Ruark G. A., Mader D. L., Tattar T. A. The influence of soil compaction and aeration on the root growth and vigour of trees – a literature review. Part 1 // *Arboricultural Journal*. 1982. Vol. 6. P. 251–265.

Rumpel C., Kögel-Knabner I. Deep soil organic matter – a key but poorly understood component of terrestrial C cycle // *Plant and Soil*. 2011. Vol. 338. P. 143–158.

Ruta N., Liedgens M., Fracheboud Y. QTLs for the elongation of axile and lateral roots of maize in response to low water potential // *Theoretical and Applied Genetics*. 2010. Vol. 120. P. 621–631.

Rygielwicz P. T., Andersen C. P. Mycorrhizae alter quality and quantity of carbon allocated below ground // *Nature*. 1994. Vol. 369. P. 58–60.

Sachs J. Ueber das Wachstum der Haupt- und Nebenwurzeln // *Arbeiten des Botanischen Instituts in Würzburg*. 1873. Vol. 3. P. 395–477.

Saengwilai P., Tian X., Lynch J. P. Low crown root number enhances nitrogen acquisition from low-nitrogen soils in maize // *Plant Physiology*. 2014. Vol. 166. P. 581–589.

Sala O. E., Biondini M. E., Lauenroth W. K. Bias in estimates of primary production: an analytical solution // *Ecological Modelling*. 1988. Vol. 44. P. 43–55.

Sala O. E., Lauenroth W. K., Golluscio R. A. Plant functional types in temperate semi-arid regions // *Plant Functional Types* ; ed. by T. M. Smith, H. H. Shugart, F. I. Woodward. Cambridge : Cambridge University Press, 1997. P. 217–233.

Salas E., Ozier-Lafontaine H., Nygren P. A fractal root model applied for estimating the root biomass and architecture in two tropical legume tree species // *Annals of Forest Science*. 2004. Vol. 61. P. 337–345.

Samson B. K., Sinclair T. R. Soil core and minirhizotron comparison for the determination of root length density // *Plant and Soil*. 1994. Vol. 161. P. 225–232.

Sanders J. L., Brown D. A. A new fiber optic technique for measuring root growth of soybeans under field conditions // *Agronomy Journal*. 1978. Vol. 70. P. 1073–1076.

Sands R., Nambier E. K. S. Water relations of *Pinus radiata* in competition with weeds // *Canadian Journal of Forest Research*. 1984. Vol. 14. P. 233–237.

Santantonio D., Hermann R. K., Overton W. S. Root biomass studies in forest ecosystems // *Pedobiologia*. 1977. Vol. 15. P. 1–31.

Santantonio D. Modeling growth and production of tree roots // *Process modeling of forest growth responses to environmental stress* ; ed. by R. K. Dixon,

R. S. Meldahl, G. A. Ruar, W. G. Warren. Portland, Oregon : Timber Press, 1990. P. 124–141.

Santantonio D., Grace J. C. Estimating fine-root production and turnover from biomass and decomposition data: a compartment-flow model // *Canadian Journal of Forest Research*. 1987. Vol. 17. P. 900–908.

Santantonio D., Hermann R. K. Standing crop, production, and turnover of fine roots on dry, moderate, and wet sites of mature Douglas-fir in western Oregon // *Annals of Forest Science*. 1985. Vol. 42. P. 113–142.

Santner A., Calderon-Villalobos L. I. A., Estelle M. Plant hormones are versatile chemical regulators of plant growth // *Nature Chemical Biology*. 2009. Vol. 5. P. 301–307.

Sas Paszt L., Głuszek S. Nowoczesne metody w badaniach rizosfery roślin sadowniczych // *Postępy Nauk Rolniczych*. 2007a. № 5. P. 51–63.

Sas Paszt L., Głuszek S. Rola korzeni oraz rizosfery we wzroście i plonowaniu roślin sadowniczych // *Postępy Nauk Rolniczych*. 2007b. № 6. P. 27–39.

Sas Paszt L., Żurawicz E. Studies of the rhizosphere of strawberry plants at the Research Institute of Pomology and Floriculture in Skierniewice, Poland // *International Journal of Fruit Science*. 2006. Vol. 5. P. 115–126.

Schenk H. J. Soil depth, plant rooting strategies and species' niches // *New Phytologist*. 2008. Vol. 178. P. 223–225.

Schenk H. J. Vertical vegetation structure below ground: Scaling from root to globe // *Progress in Botany*. 2005. Vol. 66. Berlin, Heidelberg : Springer-Verlag. P. 341–373.

Schenk H. J., Jackson R. B. Rooting depths, lateral root spreads and below-ground/above-ground allometries of plants in water-limited ecosystems // *Journal of Ecology*. 2002a. Vol. 90. P. 480–494.

Schenk H. J., Jackson R. B. The global biogeography of roots // *Ecological monographs*. 2002b. Vol. 72. P. 311–328.

Schlesinger W. H. Biogeochemistry: an analysis of global change. San Diego : Academic Press, 1991. 441 p.

Schubart A. Ueber die Wurzelbildung der Cerealien, beobachtet bei Aussparungen derselben in ihren verschiedenen Lebensperioden. Ueber das Tiefackern. Leipzig : Hoffmann, 1857. 17 p.

Schwab S. M., Menge J. A., Leonard R. T. Quantitative and qualitative effects of phosphorus on extracts and exudates of sudan grass in relation to vesicular-arbuscular mycorrhiza formation // *Plant Physiology*. 1983. Vol. 73. P. 761–765.

Schwinning S. The ecohydrology of roots in rocks // *Ecohydrology*. 2010. Vol. 245. P. 238–245.

Seasonal water acquisition and redistribution in the Australian woody phreatophyte, *Banksia prionotes* / S. S. O. Burgess, J. S. Pate, M. A. Adams [et al.] // *Annals of Botany*. 2000. Vol. 85. P. 215–224.

Seasonal water stress tolerance and habitat associations within four Neotropical tree genera / C. Baraloto, F. Morneau, D. Bonal [et al.] // *Ecology*. 2007. Vol. 88. P. 478–489.

Seghieri J. The rooting patterns of woody and herbaceous plants in a savanna: are they complementary or in competition? // *African Journal of Ecology*. 1995. Vol. 33. P. 358–365.

Segmentation of roots in soil with U-Net / A. G. Smith, J. Petersen, R. Selvan, C. R. Rasmussen // *Plant Methods*. 2020. Vol. 16, № 1. P. 1–15.

SegRoot: a high throughput segmentation method for root image analysis / T. Wang, M. Rostamza, Z. Song [et al.] // *Computers and Electronics in Agriculture*. 2019. Vol. 162. P. 845–854.

Sensitivity of four ecological models to adjustments in fine root turnover rate / M. L. McCormack, E. Crisfield, B. M. Raczka [et al.] // *Ecological Modelling*. 2015. Vol. 297. P. 107–117.

Shimamura S., Yoshida S., Mochizuki T. Cortical aerenchyma formation in hypocotyl and adventitious roots of *Luffa cylindrica* subjected to soil flooding // *Annals of Botany*. 2007. Vol. 100. P. 1431–1439.

Shojaedini S. V., Rahmanzadeh H. Novel automated method for minirhizotron image analysis: Root detection using curvelet transform // *International Journal of Engineering*. 2016. Vol. 29, № 3. P. 337–346.

Shojaedini S. V., Heidari M. A new method for root detection in minirhizotron images: Hypothesis testing based on entropy-based geometric level set decision // *International Journal of Engineering. Transactions A : Basics*. 2013. Vol. 27. P. 91–100.

Shorten C., Khoshgoftaar T. M. A survey on image data augmentation for deep learning // *Journal of Big Data*. 2019. Vol. 6, № 1. Article 1106.

Shovelomics: high throughput phenotyping of maize (*Zea mays* L.) root architecture in the field / S. Trachsel, S. M. Kaeppler, K. M. Brown, J. P. Lynch // *Plant and Soil*. 2011. Vol. 341, № 1–2. P. 75–87.

SiDroForest: a comprehensive forest inventory of Siberian boreal forest investigations including drone-based point clouds, individually labeled trees, synthetically generated tree crowns, and Sentinel-2 labeled image patches / F. van Geffen, B. Heim, F. Brieger [et al.] // *Earth System Science Data*. 2022. Vol. 14. P. 4967–4994.

Simonyan K., Zisserman A. Very deep convolutional networks for large-scale image recognition // *International Conference on Learning Representations [ICLR]*. 2015. P. 1–14.

SLIC superpixels compared to state-of-the-art superpixel methods / R. Achanta, A. Shaji, K. Smith [et al.] // *IEEE Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence*. 2012. Vol. 34, № 11. P. 2274–2282.

Smethurst P., Commerford N. Simulating nutrient uptake by single or competing and contrasting root systems // *Soil Science Society of America Journal*. 1993. Vol. 57. P. 1361–1367.

Smit A. L., Zuin A. Root growth dynamics of Brussels sprouts (*Brassica olearacea* var. *grammifera*) and leeks (*Allium porrum* L.) as reflected by root length, root colour and U.V. fluorescence // Plant and Soil. 1996. Vol. 185. P. 271–280.

Soethe N. Structure and function of root systems at different altitudes of a south Ecuadorian montane forest // PhD Thesis, Humboldt-Universität zu Berlin, 2006. 146 p.

Soil strength and water content influences on corn root distribution in a sandy soil / C. A. M. Laboski, R. H. Dowdy, R. R. Allmaras, J. A. Lamb // Plant and Soil. 1998. Vol. 203. P. 239–247.

Some methods of root investigations / H. M. Taylor, D. R. Upchurch, J. M. Brown, H. H. Rogers // Plants roots and their environment ; ed. by B. L. McMichael, H. Persson. New York : Elsevier Science Publisher B. V., 1991. P. 553–564.

Soybean seedling root segmentation using improved U-net network / X. Y. Xu, J. K. Qiu, W. Zhang [et al.] // Sensors. 2022. Vol. 22, № 22. Article 8904.

Spek L. Y., van Noordwijk M. Proximal root diameters as predictors of total root system size for fractal branching models. 2. Numerical model // Plant and Soil. 1994. Vol. 164. P. 119–127.

Srivastava R. K., Yetgin A. An overall review on influence of root architecture on soil carbon sequestration potential // Theoretical and Experimental Plant Physiology. 2024. Vol. 36. P. 165–178.

Stand age and fine root biomass, distribution and morphology in a Norway spruce chronosequence in southeast Norway / I. Børja, H. A. de Wit, A. Steffenrem, H. Majdi // Tree Physiology. 2008. Vol. 28. P. 773–784.

Stoeckeler J. H., Kluender W. A. The hydraulic method of excavating the root systems of plants // Ecology. 1938. Vol. 19. P. 355–369.

Stofko P., Kodrik M. Architecture of root branches of Norway spruce trees (*Picea abies* [L.] Karst.) growing in gley soil // Journal of Forest Science. 2008. Vol. 54, № 11. P. 485–490.

Stone E. L., Comerford N. B. Plant and animal activity below the solum // Proceedings of a Symposium on Whole Regolith Pedology. Minneapolis, MN, 1994. P. 57–74.

Stone E. L., Kalisz P. J. On the maximum extent of tree roots // Forest Ecology and Management. 1991. Vol. 46. P. 59–102.

Strong D., Sale P., Helyar K. The influence of the soil matrix on nitrogen mineralization and nitrification. III. Predictive utility of traditional variables and process location within the pore // Australian Journal of Soil Research. 1999. Vol. 37. P. 137–149.

Structural root architecture of 5-year-old *Pinus pinaster* measured by 3D digitising and analysed with AMAPmod / F. Danjon, D. Bert, C. Godin, P. Trichet // Plant and Soil. 1999a. Vol. 217. P. 49–63.

Structure and fractal dimensions of root systems of four co-occurring fruit tree species from Botswana / A. L. Oppelt, W. Kurth, H. Dzierzon [et al.] // *Annals of Forest Science*. 2000. Vol. 57. P. 463–475.

Sundström E., Keane M. Root architecture, early development and basal sweep in containerized and barerooted Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*) // *Plant and Soil*. 1999. Vol. 217. P. 65–78.

Sutton R. F. Form and development of conifer root systems // *Technical communication № 7*. Commonwealth Agricultural Bureaux, Oxford, England, 1969. 131 p.

Szewczuk A., Dereń D., Gudarowska E. Wpływ nawadniania kropłowego na rozmieszczenie korzeni drzew jabłoni sadzonych tradycyjnie i 'w redliny' // *Infrastruktura i Ekologia Terenów Wiejskich*. Wyd. PAN Kraków. 2009. № 3. P. 151–158.

Tanner S. C., Reighard G. L., Wells C. E. Soil treatments differentially affect peach tree root development and demography in a replant site // *Acta horticulturae*. 2006. Vol. 713. P. 381–390.

Taylor H. M. Minirhizotron observation tubes: methods and applications for measuring rhizosphere dynamics // *American Society of Agronomy*. Madison, Wisconsin, USA. 1987. 143 p.

Taylor H. M., Upchurch D. R., McMichael B. L. Applications and limitations of rhizotrons and minirhizotrons for root studies // *Plant and Soil*. 1990. Vol. 129. P. 29–35.

Taylor J. The mutable carbon sink // *Nature*. 1993. Vol. 366. P. 515–516.

TensorFlow: A system for large-scale machine learning / M. Abadi, P. Barham, J. Chen [et al.] // *Proceedings of the 12th USENIX Symposium on Operating Systems Design and Implementation, OSDI*. 2016. P. 265–283.

Teo Y. H., Beyrouthy C. A., Gbur E. E. Evaluation of a model to predict nutrient uptake by field-grown rice // *Agronomy Journal*. 1995. Vol. 87. P. 7–12.

The above- and belowground carbon pools of two mixed deciduous forest stands located in East-Flanders (Belgium) / I. Vande Walle, S. Mussche, R. Samson [et al.] // *Annals of Forest Science*. 2001. Vol. 58. P. 507–517.

The architecture of OpenAlea: a visual programming and component based software for plant modelling / C. Pradal, S. Dufour-Kowalski, F. Boudon, N. Dones // *Proc. 5th Int. Workshop on functional-structural plant models*. 2007. P. 25.1–25.4.

The architecture of *Picea sitchensis* structural root systems on horizontal and sloping terrain / B. C. Nicoll, S. Berthier, A. Achim [et al.] // *Trees*. 2006a. Vol. 20. P. 701–712.

The Bimodal Galaxy color distribution: Dependence on luminosity and environment / M. L. Balogh, I. K. Baldry, R. Nichol [et al.] // *The Astrophysical Journal*. 2004. Vol. 615. P. L101–L104.

The distribution of root length, and the limits to flow of soil water to roots in a dry sclerophyll forest / B. A. Carbon, G. A. Bartle, A. M. Murray, D. K. MacPherson // *Forest Science*. 1980. Vol. 26. P. 656–664.

The hidden season: Growing season is 50 % longer below than above ground along an arctic elevation gradient / G. Blume-Werry, S. D. Wilson, J. Kreyling, A. Milbau // *New Phytologist*. 2016. Vol. 209, № 3. P. 978–986.

The redistribution of soil water by tree root systems / S. S. O. Burgess, M. A. Adams, N. C. Turner, C. K. Ong // *Oecologia*. 1998. Vol. 115. P. 306–311.

The role of deep roots in the hydrological and carbon cycles of Amazonian forests and pastures / D. C. Nepstad, C. R. de Carvalho, E. A. Davidson [et al.] // *Nature*. 1994. Vol. 372. P. 666–669.

The role of fine and coarse roots in shallow slope stability and soil erosion control with a focus on root system architecture: a review / B. Reubens, J. Poesen, F. Danjon [et al.] // *Trees*. 2007a. Vol. 21. P. 385–402.

The root system architecture of wheat establishing in soil is associated with varying elongation rates of seminal roots: quantification using 4D magnetic resonance imaging / D. Pflugfelder, J. Kochs, R. Koller [et al.] // *Journal of Experimental Botany*. 2022. Vol. 73, № 7. P. 2050–2060.

Thomas F. M. Vertical rooting patterns of mature *Quercus* trees growing on different soil types in northern Germany // *Plant Ecology*. 2000. Vol. 147. P. 95–103.

Thomas H., Howarth C. J. Five ways to stay green // *Journal of Experimental Botany*. 2000. Vol. 51. P. 329–337.

Thorup-Kristensen K. Are differences in root growth of nitrogen catch crops important for their ability to reduce soil nitrate-N content, and how can this be measured? // *Plant and Soil*. 2001. Vol. 230. P. 185–195.

Thorup-Kristensen K., Nielsen N. E. Modelling and measuring the effect of nitrogen catch crops on the nitrogen supply for succeeding crops // *Plant and Soil*. 1998. Vol. 203. P. 79–89.

Tingey D. T., Phillips D. L., Johnson M. G. Elevated CO₂ and conifer roots: effects on growth, life span and turnover // *New Phytologist*. 2000. Vol. 147. P. 87–103.

Topsoil foraging and its role in plant competitiveness for phosphorus in common bean / R. Rubio, H. Liao, X. Yan, J. P. Lynch // *Crop Science*. 2003. Vol. 43. P. 598–607.

Träger S., Wilson S. D., Kudo G. Root heterogeneity along an arctic elevational gradient: The importance of resolution // *Functional Ecology*. 2017. Vol. 31, № 2. P. 480–487.

Tree size and climatic water deficit control root to shoot ratio in individual trees globally / A. Ledo, K. I. Paul, D. F. R. P. Burslem [et al.] // *New Phytologist*. 2017. Vol. 217. P. 8–11.

Treeline advances and associated shifts in the ground vegetation alter fine root dynamics and mycelia production in the South and Polar Urals / E. F. Solly, I. Djukic, P. A. Moiseev [et al.] // *Oecologia*. 2017. Vol. 183. P. 571–586.

Treseder K. K., Turner K. M., Mack M. C. Mycorrhizal responses to nitrogen fertilization in boreal ecosystems: potential consequences for soil carbon storage // *Global Change Biology*. 2007. Vol. 13. P. 78–88.

Treviranus L. C. *Physiologie der Gewächse*. Bd. 2. Bonn : Marcus, 1838. 490 p.

Ulrich B. Effects of acidic precipitation on forest ecosystems in Europe // *Acidic Precipitation*. Vol. 2. Biological and Ecological Effects ; ed. by D. C. Adriano, A. H. Johnson. New York : Springer, 1989. P. 189–272.

Upchurch D. R., Richie J. T. Root observations using a video recording system in minirhizotrons // *Agronomy Journal*. 1983. Vol. 75. P. 1009–1015.

Usoltsev V. A. Forest biomass and primary production database for Eurasia: digital version. The third edition, enlarged : monograph. Yekaterinburg : USFU; 2020.

Usoltsev V. A. Recurrent regression system as a base for tree and stand biomass tables // *Harvesting and utilization of tree foliage*. IUFRO Project Group P3.05-00 Meeting, Riga, 1989. P. 217–245.

Vamerali T., Bandiera M., Mosca G. Minirhizotrons in modern root studies // *Measuring roots* ; ed. by S. Mancuso. Berlin Heidelberg : Springer-Verlag, 2012. P. 341–361.

Van der Heijden G. W. A. M., de Visser P. H. B., Heuvelink E. Measurements for functional-structural plant models // *Functional-structural plant modeling in crop production*. Wageningen U.R. Frontis Series ; ed. by J. Vos, L. F. M. Marcelis, P. H. B. de Visser, P. C. Struik, J. B. Evers. Vol 22. Berlin : Springer, 2007. P. 13–25.

Van der Werf A., Poorter H., Lambers H. Respiration as dependent on a species inherent growth rate and on the nitrogen supply to the plant // *A whole plant perspective on carbon-nitrogen interactions* ; ed. by J. Roy, E. Garnier. The Hague, The Netherlands : SPB Academic Publishing, 1994. P. 91–110.

Van Noordwijk M. Functional interpretation of root densities in the field for nutrient and water uptake // *Wurzelökologie und ihre Nutzanwendung* ; ed. by W. Böhm, L. Kutschera, E. Lichtenegger. Irdning, Austria: BVA Gumpenstein, 1983. P. 207–226.

Van Noordwijk M., Spek L. Y., de Willigen P. Proximal root diameters as predictors of total root system size for fractal branching models. 1. Theory // *Plant and Soil*. 1994. Vol. 164. P. 107–118.

Vandenbeldt R. J. Rooting systems of western and southern African *Faidherbia albida* (Del.) A. Chev. (syn. *Acacia albida* Del.) – a comparative analysis with biogeographic implications // *Agroforestry Systems*. 1991. Vol. 14. P. 233–244.

Variable tree rooting strategies are key for modelling the distribution, productivity and evapotranspiration of tropical evergreen forests / B. Sakschewski, W. von Bloh, M. Drüke [et al.] // *Biogeosciences*. 2021. Vol. 18. P. 4091–4116.

Vertical distribution of roots and soil nitrate: tree species and phosphorus effects / B. Jama, R. J. Buresh, J. K. Ndufa, K. D. Shepherd // *Soil Science Society of America Journal*. 1998. Vol. 62. P. 280–286.

Vertical root distribution in single-crop and intercropping agricultural systems in Central Kenya / N. Neykova, J. Obando, R. Schneider [et al.] // *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 2011. Vol. 174. P. 742–749.

Viola P., Platt J. C., Zhang C. Multiple instance boosting for object detection // *Advances in Neural Information Processing Systems*. 2005. Vol. 18. P. 1–9.

Vitousek P. M., Sanford R. L. Jr. Nutrient cycling in moist tropical forest // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 1986. Vol. 17. P. 137–167.

Vogt K. A. Root methods // *Techniques and approaches in forest tree eco-physiology* ; ed. by J. P. Lassoie, T. M. Hinckley. Boca Raton, Florida : CRC Press, 1991. P. 477–502.

Vogt K. A., Bloomfield J. Root turnover and senescence // *Plant roots: The hidden half* ; ed. by Y. Waisel, A. Eschel, U. Kafafi. New York : Marcel Dekker, Inc., 1991. P. 287–306.

Vogt K. A., Grier C. C., Vogt D. J. Production, turnover, and nutrient dynamics of above- and belowground detritus of world forests // *Advances in Ecological Research*. 1986b. Vol. 15. P. 303–377.

Vogt K. A., Staffeldt E. E. Fungal degradation of pure and mixed carbon substrates // *Micro Industry Development*. 1977. Vol. 18. P. 571–580.

Vogt K. A., Vogt D. J., Bloomfield J. Analysis of some direct and indirect methods for estimating root biomass and production of forests at an ecosystem level // *Plant and Soil*. 1998. Vol. 200. P. 71–89.

Vyskot M. *Larix decidua* Mill. in biomass // *Rozprawy Československé Akademie věd. Rada matematických a přírodních věd*. Praha. 1982. Vol. 92, № 8. P. 1–163.

Vyskot M. Root biomass of silver fir (*Abies alba* Mill.) // *Acta Universitatis Agriculturae (Brno), Series C (Facultas silviculturae)*. 1973. Vol. 42, № 3–4. P. 215–261.

Vyskot M. Tree story biomass in lowland forests in South Moravia // *Rozprawy Československé Akademie věd. Rada matematických a přírodních věd*. Praha. 1976. Vol. 86, № 10. P. 1–166.

Vyskot M. Young Scots pine in biomass // *Rozprawy Československé Akademie věd. Rada matematických a přírodních věd*. Praha. 1983. Vol. 93, № 4. P. 1–148.

- Waddington J. Observation of plant roots in situ // Canadian Journal of Botany. 1971. Vol. 49. P. 1850–1852.
- Waisel Y. Biology of Halophytes. New York : Academic Press, 1972. 395 p.
- Waisel Y., Eshel A., Kafkafi U. Plant Roots // The Hidden Half. New York : Marcel Dekker, Inc., 1991. 948 p.
- Walter H. Ecology of tropical and subtropical vegetation. Edinburgh, UK : Oliver and Boyd, 1971. 688 p.
- Walter H. Grasland, Savanne und Busch der arideren Teile Afrikas in ihrer ökologischen Bedingtheit // Jahrbücher für Wissenschaftliche Botanik. 1939. Vol. 87. P. 750–860.
- Walters S. A., Wehner T. C. Evaluation of U.S. cucumber germplasm collection for root size using a subjective rating technique // Euphytica. 1994. Vol. 79. P. 39–43.
- Wang X., Fang J., Zhu B. Forest biomass and root-shoot allocation in north-east China // Forest Ecology and Management. 2008. Vol. 255, № 12. P. 4007–4020.
- Waring R. H., Schlesinger W. H. Forest ecosystems: concepts and management // New York : Academic Press, 1985. 340 p.
- Water Resources Research ecosystems: 1. Stochastic water table dynamics / F. Laio, S. Tamea, L. Ridolfi [et al.] // Water Resources Research. 2009. Vol. 45. P. 1–13.
- Watson A., O'Loughlin C. Structural root morphology and biomass of three age-classes of *Pinus radiata* // New Zealand Journal of Forestry Science. 1990. Vol. 20. P. 97–110.
- Weaver J. E. Investigations on the root habits of plants // American Journal of Botany. 1925. Vol. 12. P. 502–509.
- Weber N. A. Dimorphism in the African *Oecophylla* Worker Nd an Anomaly (Hym.: *Formicidae*) // Annals of the Entomological Society of America. 1946. Vol. 39. P. 7–10.
- Weller F. Die Ausbreitung der Pflanzenwurzeln im Boden in Abhängigkeit von genetischen und ökologischen Faktoren : eine Literaturlauswertung unter besonderer Berücksichtigung der Obstgehölze // Arbeiten der Landwirtschaftlichen Hochschule Hohenheim. 1965. Vol. 32. 123 p.
- Wells C. E., Glenn D. M., Eissenstat D. M. Soil insects alter fine root demography in peach (*Prunus persica*) // Plant, Cell and Environment. 2002. Vol. 25. P. 431–439.
- Which roots penetrate the deepest in rice and maize root systems? / H. Araki, M. Hirayama, H. Hirasawa, M. Iijima // Plant Production Science. 2000. Vol. 3. P. 281–288.
- Whittaker R. H., Marks P. L. Methods of assessing terrestrial productivity // Primary productivity of the biosphere ; ed. by H. Lieth, R. H. Whittaker. Berlin, Heidelberg, New York : Springer-Verlag, 1975. P. 55–118.

Whittaker R. H., Woodwell G. M. Dimension and production relations of trees and shrubs in the Brookhaven forest, New York // Journal of Ecology. 1968. Vol. 56, № 1. P. 1–25.

Whittaker R. H., Woodwell G. M. Measurement of net primary production of forests // Productivity of forest ecosystems. Proceedings, Brussels Symposium ; ed. by P. Duvingeaud. Paris : Unesco, 1971. P. 159–175.

Wiesler F., Horst W. J. Root growth and nitrate utilization of maize cultivars under field conditions // Plant and Soil. 1994. Vol. 163. P. 267–277.

Willdenow K. L. Grundriss der Kräuterkunde zu Vorlesungen. Berlin : Haude, 1798. 298 p.

Wilson B. F. Distribution of secondary thickening in tree root systems // The development and function of roots ; ed. by J. G. Torrey, D. T. Clarkson. London : Academic, 1975. P. 197–219.

Wind stability factors in tree selection: distribution of biomass within root systems of sitka spruce clones / B. C. Nicoll, E. P. Easton, A. Milner [et al.] // Wind and wind related damage to trees ; ed. by M. P. Coutts, J. Grace. Cambridge : Cambridge University Press, 1997. P. 276–301.

Xu G.-Q., Yu D.-D., Li Y. Patterns of biomass allocation in *Haloxylon persicum* woodlands and their understory herbaceous layer along a groundwater depth gradient // Forest Ecology and Management. 2017. Vol. 395. P. 37–47.

Xu W., Rosenow D. T., Nguyen H. T. Stay green trait in grain sorghum: relationship between visual rating and leaf chlorophyll concentration // Plant Breeding. 2000. Vol. 119. P. 365–367.

Yanai R. D., Park B. B., Hamburg S. P. The vertical and horizontal distribution of roots in northern hardwood stands of varying age // Canadian Journal of Forest Research. 2006. Vol. 36. P. 450–459.

York L. M., Nord E. A., Lynch J. P. Integration of root phenes for soil resource acquisition // Frontiers in Plant Science. 2013. Vol. 4. P. 1–15.

Yuan Y., Chen X., Wang J. Object-contextual representations for semantic segmentation // Computer vision – ECCV 2020. Lecture Notes in Computer Science. 2020. Vol. 12351. P. 173–190.

Zare A., Gader P. Pattern recognition using functions of multiple instances // Proceedings of International Conference on Pattern Recognition. 2010. P. 1092–1095.

Zare A., Jiao C., Glenn T. Discriminative multiple instance hyperspectral target characterization // IEEE Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence. 2018. Vol. 40. P. 2342–2354.

Zeide B. Fractal geometry in forestry applications // Forest Ecology and Management. 1991. Vol. 46. P. 179–188.

Zeng G., Birchfield S. T., Wells C. E. Automatic discrimination of fine roots in minirhizotron images // New Phytologist. 2008. Vol. 177. P. 549–557.

Zeng G., Birchfield S. T., Wells C. E. Detecting and measuring fine roots in minirhizotron images using matched filtering and local entropy thresholding // Machine Vision and Applications. 2006. Vol. 17. P. 265–278.

Zeng G., Birchfield S. T., Wells C. E. Rapid automated detection of roots in minirhizotron images // Machine Vision and Applications. 2010. Vol. 21. P. 309–317.

Zhang C., Mapes B. E., Soden B. J. Bimodality in tropical water vapour // Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society. 2003. Vol. 129. P. 2847–2866.

Zhang Q., Goldman S. EM-DD: an improved multiple-instance learning technique // Advances in Neural Information Processing Systems 14 ; ed. by T. Dietterich, S. Becker, Z. Ghahramani. MIT Press, Cambridge 23. 2002. P. 1073–1080.

Zhang T. Y., Suen C. Y. A fast parallel algorithm for thinning digital patterns // Communications of the Association for Computing Machinery. 1984. Vol. 27, № 3. P. 236–239.

Zheng L., Yang Y., Tian Q. Sift meets CNN: A decade survey of instance retrieval // IEEE Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence. 2018. Vol. 40, № 5. P. 1224–1244.

Zhu J. M., Brown K. M., Lynch J. P. Root cortical aerenchyma improves the drought tolerance of maize (*Zea mays* L.) // Plant, Cell and Environment. 2010. Vol. 33. P. 740–749.

Zhu J. M., Kaeppler S. M., Lynch J. P. Mapping of QTL controlling root hair length in maize (*Zea mays* L.) under phosphorus deficiency // Plant and Soil. 2005a. Vol. 270. P. 99–310.

Zhu J. M., Kaeppler S. M., Lynch J. P. Mapping of QTLs for lateral root branching and length in maize (*Zea mays* L.) under differential phosphorus supply // Theoretical and Applied Genetics. 2005b. Vol. 111. P. 688–695.

Zhu J. M., Lynch J. P. The contribution of lateral rooting to phosphorus acquisition efficiency in maize (*Zea mays* L.) seedlings // Functional Plant Biology. 2004. Vol. 31. P. 949–958.

Zobel R. W. A developmental genetic basis for defining root classes // Crop Science. 2011. Vol. 51. P. 1410–1413.

Zobel R. W., Waisel Y. A plant root system architectural taxonomy: a framework for root nomenclature // Plant Biosystems. 2010. Vol. 144. P. 507–512.

Научное издание

Усольцев Владимир Андреевич

**МОДЕЛИРОВАНИЕ БИОМАССЫ
И МОРФОЛОГИИ КОРНЕЙ РАСТЕНИЙ.
ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ**

ISBN 978-5-94984-953-8



Редактор П. С. Фенина
Оператор компьютерной верстки О. А. Казанцева

Подписано в печать 23.07.2025. Формат 60×84/16.
Бумага офсетная. Цифровая печать.
Уч.-изд. л. 16,0. Усл. печ. л. 11,39.
Тираж 500 экз. (1-й завод 20 экз.).
Заказ №

ФГБОУ ВО «Уральский государственный лесотехнический университет».
620100, Екатеринбург, Сибирский тракт, 37.
Редакционно-издательский отдел.
Тел. 8 (343) 221–21–44.

Типография ООО «ИЗДАТЕЛЬСТВО УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКИЙ ЦЕНТР УПИ».
620062, РФ, Свердловская область, Екатеринбург, пер. Лобачевского, 1, оф. 15.
Тел.: 8 (343) 362-91-16.



Владимир Андреевич Усольцев

доктор сельскохозяйственных наук,
Заслуженный лесовод РФ,
профессор кафедры лесной таксации
и лесоустройства УГЛТУ.

Автор 970 печатных работ, в том числе
45 монографий по проблемам оценки
и моделирования биологической
продуктивности лесов
и по культурологическим вопросам.