

МОСКОВСКИЙ ГОРОДСКОЙ ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ
имени В. П. ПОТЕМКИНА

На правах рукописи

Т. И. ВОРОВЬЕВА

**ФОРМИРОВАНИЕ
И СЕЗОННЫЙ РОСТ
КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ
НЕКОТОРЫХ ВИДОВ
БЕРЕЗЫ**

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации, представленной на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

МОСКВА—1960

КАФЕДРА БОТАНИКИ

**Заведующий кафедрой и научный руководитель — доктор
биологических наук, профессор И. Г. Серебряков**

ОФИЦИАЛЬНЫЕ ОППОНЕНТЫ:

**Доктор биологических наук, профессор Л. В. Кудряшов
Доктор географических наук С. В. Викторов**

**Защита состо-
ит в совете факультета
педагогического инст**

Автореф.

Целью нашей работы было изучение закономерностей морфогенеза корневых систем четырех видов березы — *Betula pubescens* Ehrh., *Betula verrucosa* Ehrh. в условиях Московской области, *Betula pana* L., и *Betula tortuosa* Led.—в условиях Мурманской области.

Методика работы по выявлению закономерностей морфогенеза корневых систем сводилась к раскапыванию корней березы различного возраста (от проростков до взрослых деревьев) в различных экологических условиях. Раскапывание корней проводилось следующим образом: у основания ствола березы снимался поверхностный слой почвы так, чтобы было видно направление наиболее крупных корней дерева. Затем каждый корень постепенно освобождался от почвы по мере его распространения. Вначале освобождалась вся поверхностная часть корневой системы, а затем часть корневой системы, уходящая вглубь, путем рытья траншеи. В каждом случае производилось описание почвы, растительности, отмечалась высота дерева, диаметр ствола у основания, проекция кроны, производилась схематическая зарисовка кроны и более подробная зарисовка корневой системы дерева, при этом отмечался диаметр корней, их длина, ветвление и глубина залегания.

Морфогенез корневых систем

Betula verrucosa Ehrh. и *Betula pubescens* Ehrh.

Сбор материала по морфогенезу корневых систем берез пушистой и бородавчатой проводился в течение вегетационного периода 1957 года в Шаховском районе, Московской области, который, как известно, входит в лесную зону, в частности, в подзону смешанных лесов. Рельеф здесь довольно спокойный, высота над уровнем

моря 250 м. Климат умеренно-континентальный. Зима длится 4,5 месяца (с середины ноября по март включительно). Средняя температура наиболее холодного месяца января равна $-9,8^{\circ}\text{C}$. Снеговой покров держится в среднем до 140—150 дней. Снег ложится в конце ноября и сходит в середине апреля. Умеренно-теплое и довольно влажное лето продолжается 3 месяца (июнь — август). Средняя температура самого теплого из них (июля) $+17, +18^{\circ}\text{C}$. Заморозки, преимущественно ночные, держатся до второй половины мая и возобновляются в середине сентября. Продолжительность безморозного периода равна 130 дням. Среднегодовое количество осадков равно 600 мм. Максимальное их количество выпадает в конце июля—начале августа, минимальное — в январе, феврале. Почвы здесь преобладают подзолистые, в понижениях — дерновые и болотные; по механическому составу — главным образом суглинистые, реже супесчаные.

Прежде чем перейти к изложению морфогенеза корневых систем берез, необходимо отметить, что существенной разницы в формировании корневых систем бородавчатой березы и березы пушистой не наблюдалось.

Семена березы созревают в середине или конце лета. Созревшие сережки или тогда же рассыпаются, или семена рассеиваются уже зимой.

Проростки березы можно встретить осенью и весной. Но гораздо больше их бывает весной. Осенние проростки часто гибнут от морозов (Д. Широков, 1903). Несмотря на то, что семян бывает много и всхожесть их хорошая, проростки встречаются и выживают в массовом количестве лишь на открытых, не занятых травянистым или моховым покровом местах. Обычно их много на гаях, на месте выкорчеванных деревьев, на старых гнилых пнях. По-видимому, семенному возобновлению березы мешает густой травяной или моховой покров, заглушающий молодые растения (А. Л. Пономарев, 1949; К. А. Кудрявцев, 1953, 1955; П. Л. Богданов, 1953).

Береза относится к одной из светолюбивых пород, поэтому на первых этапах развития из семени она особенно нуждается в свете (В. Н. Сукачев, 1937; Г. Ф. Морозов, 1950; М. Е. Ткаченко, 1944 и др.). В лесу проростки березы встречаются очень редко из-за недостатка света и отрицательного влияния мощного слоя лесной

подстилки (С. В. Алексеев и А. А. Молчанов, 1938). Но небольшая подстилка даже способствует семенному возобновлению, т. к. содействует правильному режиму почвы (А. П. Малянов, 1938; М. Е. Ткаченко, 1944).

Семена березы прорастают надземно. Вначале появляется главный корень, он вытягивается и углубляется в почву. Примерно на третий день после его появления на нем образуются корневые волоски. Затем вытягивается гипокотиль и раскрываются семядоли. Гипокотиль внешне отличается от главного корня — светлее по цвету и несколько толще его. Длина гипокотыля колеблется от 2—4 мм до 10 мм в зависимости от надпочвенного покрова. У проростков, имеющих лишь семядольные листья в надземной сфере, главный корень несет на себе только корневые волоски. Но уже с появлением первых листьев на нем образуются вначале в виде бугорков, а затем несколько удлиняясь боковые корешки, которые выполняют функцию всасывания. При весеннем прорастании семян к концу лета растение имеет 2 семядольных листа, которые обычно сохраняются в зеленом состоянии до конца лета, и 3 ювенильных, более простых по своей форме, чем листья взрослых берез. К этому времени в корневой системе выделяются главный корень, который достигает 3—3,5 см длины, и боковые сосущие корешки, более или менее равномерно расположенные по всей длине корня. На первом же году, осенью (Н. В. Лобанов, 1949), особенно на богато гумусированных и влажных почвах, боковые корни заражаются микоризой и ветвятся; таким образом, на первом году функционирует 3 порядка корней. После перезимовки, на второй год, продолжается рост надземной и подземной сфер растения. При слабом заражении микоризой в корневой системе четко выделяется главный корень (3—5 см длины); боковые же корни достигают незначительной длины (от 0,5 до 1 см). Но в случае заражения микоризой главного корня последний ослабляет свой рост, и тогда начинают усиленно расти боковые корни.

В корневой системе на третьем году происходит заметное удлинение боковых корней (до 2—2,5 см длины), расположенных в верхней $\frac{1}{3}$ главного корня. Боковые корни ветвятся, причем ветвление доходит до IV порядка, последний представлен короткими сосущими корешками в 1—2 мм длины или меньше, в виде бугорков. Эти

сосущие окончания обычно бывают заражены микоризой.

Иногда в этом возрасте начинают появляться придаточные корни, гипокотильные или эпикотильные. Но появляются они лишь при благоприятных для их образования условиях. Такими условиями являются изоляция от света (Л. А. Иванов, 1939) и наличие влажной среды вокруг стебля (соприкосновение с влажным комом земли, со мхом и т. п.) (Л. А. Кошечев, 1953).

Зная эти закономерности, можно искусственно вызвать или задержать развитие придаточных корней. Что касается надземной сферы, то здесь продолжается моноподиальное нарастание главной оси. Большинство пазушных почек первые 3—5 лет остаются спящими и только некоторые из них раскрываются (В. Н. Любименко, 1900). На 3—4 году спящие почки, расположенные в пазухах семядольных листьев, начинают внутрпочечно ветвиться.

Главный корень 4—5-летней березы иногда меняет направление своего роста, что сопровождается замедлением прироста корня. Бюссен (1902) отмечал, что с искривлением корня ухудшается его питание, поэтому всякое искривление неблагоприятно для прироста в длину. Выше места искривления накапливается большое количество пластических веществ, что способствует новообразованию и усиленному росту боковых корней. Как правило, эти корни образуются на выпуклой стороне изгиба (Ф. О. Нолль, 1900) и нередко их рост происходит в направлении первоначального роста главного корня, что в некоторых случаях способствует замене главного корня боковым.

Таким образом, в 4—6-летнем возрасте корневая система березы представлена в основном системой главного корня (главный корень 8—11 см длины). В ней всегда выделяются, кроме главного корня, 1—2 хорошо развитых боковых (от 8 до 15 см длины). Они, в свою очередь, несут на себе корни третьего порядка, которые также ветвятся, образуя более мелкие корни. Корни IV порядка могут быть заражены микоризой, что в значительной степени зависит от почвы (И. И. Доброгаев, 1939; А. И. Ахромейко, 1950).

Если длинные корни II порядка можно отнести по Л. А. Иванову (1916), А. П. Тыртыкову (1954) к скелет-

ным корням, то корни III и IV порядков будут относиться к питающим, всасывающим корням. Питающие корни располагаются по длине материнского корня то более редко, то более часто. Такое неравномерное их распределение на скелетном корне обусловлено, вероятно, микроусловиями корневого питания (А. Л. Кошечев, 1954). В среднем количество всасывающих корней колеблется от 5 до 15 на 1 см длины скелетного корня.

Обычно на 4—6 году появляются придаточные корни, уже не только гипокотильные, но и типично стеблевые.

Придаточные корни интенсивно нарастают в длину и ветвятся. По интенсивности своего роста они не только не уступают главному и боковым корням, но значительно их превосходят. Причем в дальнейшем, с увеличением возраста эта разница в приростах придаточных корней, с одной стороны, и главного и боковых корней, с другой—становится все более заметной. Нередко новообразование и интенсивный рост придаточных и боковых корней вызывают временное замедление в росте главного корня.

К 6—8 годам береза имеет хорошо выраженную систему главного корня (длина главного корня равна 50—75 см, скелетных боковых — 40—60 см).

Боковые корни, отходящие от верхней части главного, имеют горизонтальное направление и охватывают вместе с придаточными корнями поверхностные слои почвы, а ниже отходящие боковые корни обычно направлены вниз, как и главный корень.

Следует отметить, что придаточные корни также уже очень хорошо развиты. Они интенсивно нарастают в длину, достигая в среднем 30—50 см, и, кроме того, происходит их новообразование. Такое интенсивное развитие придаточных корней коррелятивно связано с образованием в надземной сфере удлиненных побегов (II порядка) на главной оси.

Итак, в этом возрасте (6—8 лет) корневая система березы представлена как бы двумя частями: поверхностной, состоящей из придаточных и частично боковых корней, и уходящим вглубь главным корнем со своими боковыми корнями. Например, 7-летнее деревце *Betula pubescens*, 60 см высотой, имело главный корень, уходящий вглубь на 75 см. Придаточные и поверхностные боковые корни также достигали 60—80 см длины. Так что система

главного корня и система придаточных корней в этом возрасте развиты примерно в одинаковой степени.

В 10—15-летнем возрасте березы имеют уже ясно выраженную форму дерева. В корневой системе происходит дальнейшее нарастание корней в длину. Поверхностные боковые корни (вместе с придаточными) охватывают верхние горизонты почвы, залегая на глубине 3—5 см. Глубже расположенные боковые корни растут почти параллельно главному.

Если главный или один из боковых корней по какой-либо причине отмирает с верхушки, то близ отмершей верхушки образуется рядом 2 приблизительно одинаковых корня, создавая впечатление дихотомического ветвления корней. Они продолжают примерно одинаковый по интенсивности и направлению рост. Наряду с системой главного корня (главный корень достигает 100—150 см длины) функционирует и хорошо развитая система придаточных корней. Придаточные корни (до 1,5 м длиной) несут на себе ответвления (7—10—15 см), последние, в свою очередь, ветвятся, так что ветвление доходит до пятого порядка. Придаточные корни отходят от ствола в разные стороны, охватывая большую часть поверхностного слоя почвы вокруг дерева. Глубина их залегания от 2 до 7 см, но нередко в затененных, достаточно влажных местах корневые окончания выходят почти на поверхность почвы.

Поверхностное залегание корней вызывает иногда вследствие механического повреждения или недостатка влаги отмирание верхушки корня. В этом случае близ отмершей верхушки на некотором расстоянии друг от друга образуются от 2 до 5 замещающих боковых корней, интенсивность роста которых уменьшается по мере удаления их от верхушки материнского корня. Как уже указывалось выше, ветвление корней обычно доходит до пятого порядка, но в случае отмирания корня и замены его боковыми порядок ветвления, естественно, повышается. При неоднократной такой замене ветвление может доходить до IX—XI и более порядков.

Корневая система берез 10—15-летнего возраста также представлена еще более четко выраженными двумя частями: поверхностной и системой главного корня, уходящей вглубь. Причем здесь уже система главного корня по степени своего развития начинает уступать ме-

сто системе придаточных корней, которая составляет большую часть всей корневой системы. В дальнейшем у более взрослых деревьев в основном сохраняется тот же тип корневой системы. Так, у 23-летней березы главный корень довольно ветвистый, доходит до 150 см глубины, а придаточные корни образуют вокруг дерева в радиусе 2—2,5 м сплошную сетку корней. Отдельные придаточные корни достигают 3—3,5 м, они обильно ветвятся, особенно близ окончаний. В основании они довольно толстые, сплюснутые с боков. Такие досковидной формы корни придают дереву большую устойчивость (А. Л. Кошчев, 1954).

Березы более старшего возраста (50—55-летние) также имеют разветвленный главный корень, уходящий на 3 с лишним метра в глубину. Кроме того, от ствола отходят примерно 5 больших «лап» придаточных корней с ясно выраженными толстыми (до 5—10 см в ширину и 10—15 см в высоту) досковидными основаниями. Эти придаточные корни занимают поверхностные слои почвы в радиусе 3,5—4 м вокруг дерева. Отдельные корни достигают 6—8 м длины. Все они обильно ветвятся, причем большая часть ответвлений, несущая сосущие окончания, расположена на некотором отдалении от ствола.

Таким образом, роль главного корня в процессе питания у взрослых деревьев становится менее значительной. Она сводится в основном к роли якоря, повышающего механическую устойчивость дерева.

Что касается устойчивости дерева, то здесь большую роль играют якорные корни (А. Л. Кошчев, 1954). Они отходят от нижней поверхности придаточного корня недалеко от ствола, примерно в пределах 1 м. Иногда они в основании конусовидны по форме, с многочисленными ответвлениями. Они направлены вертикально вниз, достигая 60—150 см глубины. Каждый большой придаточный корень может нести несколько якорных корней, которые закрепляют его и этим способствуют большей устойчивости дерева.

Функция якорных корней вполне очевидна, т. к. у берез высотой до 1,5 м этих корней нет. У более высоких деревьев (более 5 м) с хорошо развитой кроной, а следовательно, и более подверженных действию ветра, эти якорные корни хорошо развиты.

У взрослых деревьев наблюдается срастание корней

между собой, которое обычно увеличивается с возрастом. Например, у 80-летней березы корни в основании настолько переплелись и срослись между собой, что трудно было определить, где и как они идут, который из них главный. Но все корни были живые, хотя при спиливании дерева оказалось, что древесина ствола в центре (на 2 м от основания) черная и трухлявая. Ряд наблюдений также показал, что древесина корня более устойчива и долговечна, чем древесина стебля.

Подводя итог всему сказанному, можно отметить, что формирование корневых систем березы пушистой и бородавчатой идет в основном одинаково и складывается из следующих этапов:

I этап: формирование системы главного корня (от проростков до 4 лет).

II этап: начало образования и рост придаточных корней наряду с ростом главного и боковых, но иногда с временным замедлением роста главного корня. Доминирует система главного корня (от 4 до 8 лет).

III этап: интенсивный рост придаточных корней. Система главного корня и система придаточных корней развиты примерно в одинаковой степени. Корневая система с этого времени представлена двумя частями — поверхностной, образованной придаточными и частично боковыми, и уходящей вглубь системой главного корня (с 8 до 15—18 лет).

IV этап: характерна господствующая роль придаточных корней в жизнедеятельности дерева. Роль главного корня в процессе питания становится незначительной (с 18 лет и далее).

В связи с более ранней гибелью ствола дерева по сравнению с корнями закономерности отмирания корневой системы, к сожалению, проследить не удалось.

Следует заметить, что в более благоприятных условиях по сравнению с теми, в которых проводился сбор материала, береза может давать больший прирост корней и побегов и вообще быстрее развиваться.

Например, в данном районе 15-летние березы, растущие в лесу, представляли собой невысокие (до 80 см) деревца с диаметром ствола у основания в 1 см, с главным корнем, уходящим на 70 см вглубь, и придаточными корнями 50—100 см длиной. И в том же районе на открытом месте береза того же возраста представляла собой дерево примерно в 4 м высотой, с диаметром ствола у основания в 8 см, с придаточными корнями в 3,5 м длиной, так что по степени развития ей можно было дать лет 25. Поэтому подразделение на этапы в формировании корневой системы березы вернее было бы производить, учитывая не возраст, а возрастность деревьев (по Н. П. Кренке, 1940).

В диссертации приводятся таблицы морфологической характеристики берез разного возраста, по которой можно соответственно составить представление о возрастности.

Береза очень чувствительна к почвенным условиям, особенно к аэрации и влажности почвы. Поэтому на торфянистых почвах с повышенной влажностью корневая система формируется несколько иначе. Одной из особенностей развития в условиях заболачивания, отмеченной А. Л. Кошечевым (1954), является то, что по достижении главным корнем грубого гумуса, перенасыщенного влагой и недостаточно обеспеченного кислородом, корень или резко замедляет свой рост (нередко отмирает) и усиленно ветвится, образуя целую мочку коротких по 10—15 см длиной корней, или же делает резкий поворот и растет в горизонтальном направлении. В последнем случае главный корень достигает значительных размеров, превосходя по длине даже придаточные корни.

Второй особенностью является образование большого количества придаточных корней. Причем, с одной стороны, по мере нарастания мха все выше и выше по стеблю происходит их новообразование, а, с другой стороны, по мере погребения мхом нижележащих корней в силу сложившихся неблагоприятных условий аэрации происходит их отмирание.

И третьей особенностью является то, что береза в условиях заболачивания по своему развитию приближается к кустарникам. У нее так же, как и у кустарников (И. Г. Серебряков, 1954), сравнительно краткая длительность жизни ее надземных осей, для нее также харак-

терно наличие спящих почек в основании стволов и способность к образованию своей придаточной системы корней каждой осью. Здесь также можно наблюдать сразу 2—3 поколения скелетных осей. Но в отличие от кустарников здесь большая длительность жизни каждой оси (30—40 лет), в связи с этим Б. Н. Норин (1956) назвал эту форму «деревяно-куст», или «ходылей». Однако форму ходылей очень часто можно наблюдать не только на болотах, но и в благоприятных условиях, например на вырубках, где искусственно удаляется главная ось.

Морфогенез корневых систем *Betula tortuosa* Led. и *Betula pampa* L. в условиях Хибинских гор

Сбор материала по морфогенезу корневых систем *Betula tortuosa* и *Betula pampa* проводился в течение вегетационного периода 1956 года на Кольском полуострове, в Хибинах. Почти весь Кольский п-ов расположен севернее Полярного круга, однако суровость климата смягчается теплыми, влажными ветрами с Атлантического океана и теплым течением Гольфстрим. Наиболее характерные особенности климата (по И. К. Тихомирову, 1932): неустойчивая погода, большая облачность, сильные ветры, длительная (с октября до мая), но не суровая зима. Средняя температура января -10°C . Весна короткая — с середины мая до середины июня. Лето — короткое и прохладное — длится до середины августа. Средняя июльская изотерма $+10$, $+13^{\circ}$. Но заморозки могут быть даже в самом теплом месяце—июле. С конца августа начинаются постоянные заморозки, выпадает снег. Таким образом, вегетационный период в Хибинах короткий — 80—90 дней, а в верхних частях гор еще меньше—до 60 дней. Круглосуточное освещение продолжается более 3 месяцев (с первой половины мая до конца первой декады августа). Летом часто идут моросящие дожди, а зимой снегопады; всего выпадает 600—700 мм осадков.

Почвы в Хибинах подзолистые, по механическому составу песчаные, супесчаные и каменистые. В долинах, в понижениях — торфяно-болотные почвы. В горах на склонах почвы молодые, с неполным профилем. На высоте 400—500 м почвы гумусово-иллювиальные без подзолистого горизонта. На высоте 600—700 м почвы пере-

гноино-щербнистые, также без подзолистого горизонта. Вечной мерзлоты нет.

Сбор материала проводился на трех площадках в районе Хибинской географической станции МГУ (долина р. Юкспориок).

Равнинная часть долины р. Юкспориок покрыта довольно высоким березовым лесом со значительной примесью ели (*Picea obovata*) и рябины (*Sorbus glabrata*). Травянисто-кустарничковый покров сложен из *Vaccinium myrtillus* L., *Vaccinium vitis-idaea*, *Vaccinium uliginosum* L. с примесью лугово-лесного разнотравья (площадка № 1).

Пониженные участки долины заняты сфагновыми болотами (площадка № 2). Здесь обычно встречается *Betula ppa*. Окраины болот заняты густыми зарослями ольхи (*Alnus glutinosa*), березы (*Betula tortuosa*) и рябины (*Sorbus glabrata*). В горах хорошо выражена вертикальная зональность растительности. Нижние части склонов заняты елово-березовым лесом с незначительной примесью рябины. В травянистом покрове преобладает лугово-лесное разнотравье с примесью кустарничков.

Выше по склону расположен лесной пояс. Он представлен еловым лесом со значительной примесью березы (*Betula tortuosa*) и рябины (*Sorbus glabrata*). Ель по склону поднимается до 450—470 м над уровнем моря. Выше идет березовое криволесье (до 600 м над уровнем моря) с богатым разнотравно-кустарничковым покровом. В древостое *Betula tortuosa* с примесью рябины (*Sorbus glabrata*) в подлеске можжевельник (*Juniperus communis*) (площадка № 3).

Еще выше ерниковая тундра, представленная карликовой березой (*Betula ppa*) и кустарничками.

Вершины гор представляют собой голые каменные плато. *Betula tortuosa* Zed—береза извилистая (Флора СССР, Флора Мурманской области, Мишкин: Флора Хибинских гор) в долине Юкспориок представляет собой довольно высокое, прямое, одноствольное дерево, по общему виду не отличающееся от березы пушистой.

Формирование корневой системы *Betula tortuosa* в условиях долины в основном сходно с таковым *Betula pubescens* и *Betula verrucosa*. В первые 3—5 лет отличий вообще не наблюдается. Даже длина корней березы извилистой и березы бородавчатой примерно одинакова.

Правда, надземная сфера березы извилистой отстает в росте от таковой подмосковных берез, и чем старше растение, тем резче выделяется это отставание.

Но имеется одно существенное отличие: главный корень *Betula tortuosa* с момента образования растет некоторое время в глубину, но, достигнув границы подзола (5—7 см глубины), изменяет направление роста и далее все время растет в горизонтальном направлении, в основном так и придерживаясь этой границы горизонтов A_0 — A_2 .

Таким образом, корневая система березы извилистой в отличие от таковой подмосковных видов — поверхностная (С. Н. Карандина, 1954; В. П. Дадыкин, 1948; А. П. Тыртиков, 1951, 1954).

Придаточные корни при благоприятных условиях также могут появляться уже с 3—4-летнего возраста, и в дальнейшем идет их интенсивный рост и новообразование. Но все же в подземной сфере у 10—12-летних берез еще доминирует система главного корня. Интенсивный рост и новообразование придаточных корней приводят к тому, что к 20—35 годам система главного корня и система придаточных корней развиты примерно в одинаковой степени (длина главного корня 40—80 см, длина боковых от 20 до 80 см, длина придаточных корней от 20—40 до 70—100 см), а уже с 35—40-летнего возраста деревьев придаточные корни составляют большую часть всей корневой системы.

Так, 50-летнее дерево высотой в 4 м имеет главный корень в 6 м, боковые корни по 2—3 м и придаточные корни по 4—6 м длины. Вся корневая система располагается на глубине 3—7 см и лишь якорные корни уходят вертикально вниз до 30—35 см глубины. Итак, из вышеизложенного следует, что в формировании корневой системы *Betula tortuosa* в процессе индивидуального развития в условиях долины можно выделить те же 4 этапа, что были отмечены для подмосковных видов берез. Однако следует заметить, что возрастные границы каждого этапа здесь будут несколько иные, а именно:

I этап: формирование системы главного корня (от 1 до 4 лет).

II этап: начало образования и рост придаточных корней наряду с ростом главного корня.

Доминирует система главного корня (от 4 до 20 лет).

III этап: система главного корня и система придаточных корней развиты примерно в одинаковой степени (от 20 до 35 лет).

IV этап: в подземной сфере доминирует система придаточных корней (с 35—40 лет и далее).

И, кроме того, в отличие от подмосковных видов корневая система *Betula tortuosa* всегда поверхностная.

Особый интерес представляет развитие березы на горных склонах, в криволесье. Распространение березы здесь во многом зависит от почвы. На участках с мало развитыми перегнойно-щебневатыми почвами мощностью в 10—15 см, где коренная порода представлена сплошным каменным массивом, березы очень мало и она сильно угнетена.

Обычно береза бывает приурочена к конусам выноса и к тем участкам, где почва более развита и коренная порода в результате выветривания представлена отдельными каменными глыбами. Здесь, вероятно, больше задерживается влаги, и корневая система дерева, то углубляясь и огибая каменные глыбы, то возвращаясь снова в приповерхностные горизонты, лучше укрепляет дерево на склоне.

Формирование корневой системы здесь идет по тому же типу, что и в долине. Деревья здесь высокие, хорошо развитые, но довольно разнообразные по форме: то одностовольные и прямые, то многостовольные, то саблевидно изогнутые.

Ту или иную форму роста дерева *Betula tortuosa* в некоторой степени определяет расположение корней. Если все корни дерева направлены от основания ствола вверх по склону, как это обычно бывает у большинства растений, обитающих на склонах (П. А. Баранов, 1925), то под действием силы тяжести снега, его весеннего оседания и оползания ствол березы частично полегает, образуя саблевидный изгиб при основании. При достаточно влажной почве на нижней стороне этого изогнутого ствола образуются придаточные корни, которые способствуют еще большему его полеганию. В этом случае главная ось, как правило, ослабляет свой рост, а неред-

ко даже отмирает с вершины. В основании ее, на верхней стороне изгиба, имеется много спящих почек, которые при ослаблении материнской оси трогаются в рост. Вскоре при основании новых побегов образуется своя придаточная корневая система (хотя основное питание идет еще за счет материнской корневой системы). Эти новые побеги, возникшие из спящих почек, очень быстро растут и своей тяжестью вызывают еще большее полегание материнской оси, которая вскоре отмирает.

Обычно из спящих почек развивается несколько побегов, замещающих главную ось, что приводит впоследствии к формированию многоствольной формы березы. В тех случаях, когда главный корень (или один из наиболее мощных придаточных) направлен вниз по склону, полегания главной оси обычно не происходит, — здесь этот корень является своеобразной подпоркой, противостоящей полеганию ствола.

Главная ось, таким образом, оказывается в благоприятных условиях роста, что приводит к формированию одноствольной формы березы. Но таких берез в криво-лесье насчитывается немного. На площадке в 100 м² было подсчитано 23 березы, из них только 3 были прямые и одноствольные, остальные были или многоствольные, или с порослью и все с саблевидно изогнутыми основаниями стволов.

Особенно часто многоствольные и кустовидные формы березы встречаются в долине на заболоченных участках. Причина многоствольности здесь та же — ослабление или отмирание главной оси наряду с развитием из спящих почек осей II, III и более высоких порядков.

Формирование же корневой системы в условиях заболачивания происходит иначе. Сбор материала по морфогенезу корневых систем проводился на участке с торфяно-болотными почвами, расположенными рядом со сфагновым болотом.

В процессе работы выяснилось, что в первые 4 года у *Betula tortuosa* в условиях заболачивания также формируется система главного корня. Но уже с 4—5-летнего возраста главный корень замедляет свой рост, в то время как боковые корни, расположенные в верхней $\frac{1}{3}$ главного корня, заметно удлиняются и ветвятся. С этого же возраста начинают появляться вначале на гипокотиле, а затем и выше по стеблю придаточные корни.

В 6—8 лет береза достигает 6—10 см высоты; трогаются в рост некоторые пазушные почки, образуя укороченные побеги; почки же первых 2—3 лет все остаются спящими. В подземной сфере в этом возрасте доминирует система главного корня. Главный корень достигает 15—20 см длины. Некоторые его боковые корни, более длинные и толстые по сравнению с другими, выделяются как скелетные и несут на себе питающие корешки, более короткие и разветвленные. Ветвление корней доходит до IV порядка.

В возрасте 10—15 лет придаточная корневая система и система главного корня развиты примерно в одинаковой степени. Новообразование придаточных корней и их вытягивающее действие вызывают полегание основания побега так, что образуется коленообразный изгиб стебля с плагитропной частью в 3—5 см длиной. А. Л. Кошечев (1954) считает, что такой изгиб у корневой шейки есть результат придавливания стебля мхом и снегом.

К 20 годам отмирает с верхушки главный корень березы, но боковые корни, расположенные в верхней части главного, развиты хорошо и продолжают функционировать. Однако благодаря усиленному развитию придаточных корней в корневой системе последние преобладают. Некоторые из них достигают 50—80 см длины. В верхней части основания ствола, покрытого мхом, продолжается их новообразование. Функционирование хорошо развитой системы придаточных корней приводит к образованию удлинённых побегов в надземной сфере.

В возрасте 25 лет происходит дальнейшее ослабление и отмирание системы главного корня. Боковые корни также начинают отмирать с верхушки, замещаясь корнями III порядка, те, в свою очередь, замещаются корнями IV порядка и т. д.

Такое сравнительно раннее отмирание системы главного корня обусловлено плохой аэрацией почвы. И хотя корневая система березы залегает поверхностно (от 2 до 15 см глубины), но уже на глубине 10—15 см торфянистый горизонт почвы настолько пересыщен влагой, что корни погибают от недостатка кислорода. Этим же обусловлено и направление роста корней в сторону даже незначительного повышения рельефа.

К 30—35 годам система главного корня березы в условиях заболачивания отмирает нацело. К этому же пе-

риоду относится ослабление роста главной оси и пробуждение спящих почек. Побег, развивающийся из спящих почек, образует свою придаточную корневую систему, которая вначале благодаря наличию еще достаточно сильной корневой системы материнской оси, играет лишь вспомогательную роль в процессе питания.

Затем, по мере отмирания материнской корневой системы, оси II порядка переходят к самостоятельному существованию, благодаря функционированию своей, уже хорошо развитой придаточной корневой системы. В их основании, в свою очередь, развиваются из спящих почек оси III порядка, затем IV порядка со своей придаточной корневой системой и т. д. Таким образом, образуется кустовидная форма березы.

В итоге можно сказать, что в формировании корневой системы *Betula tortuosa*, в условиях заболачивания можно выделить следующие этапы.

I этап: формирование системы главного корня (от 1 до 4 лет).

II этап: замедление в росте главного корня наряду с образованием и ростом придаточных корней (от 4—5 до 10—15 лет).

III этап: отмирание системы главного корня наряду с интенсивным ростом и новообразованием придаточных корней. По степени своего развития система главного корня примерно равна системе придаточных корней (с 20 до 35 лет).

IV этап: начало отмирания системы придаточных корней материнской оси (свыше 35—40 лет).

В этой же низине на сфагновом болоте производился сбор материала по морфогенезу корневой системы *Betula nana* L.

Наряду с семенным размножением *Betula nana* очень хорошо размножается вегетативным путем, в связи с чем образование придаточных корней играет особо важную роль. Придаточные корни начинают образовываться уже со второго года жизни. В связи с приростом сфагнового мха стебель карликовой березы постепенно погребается и по мере нарастания мха на стебле все выше и выше образуются придаточные корни.

К 5—6-летнему возрасту наблюдается новообразование и интенсивный рост боковых и придаточных корней, в то время как главный корень несколько замедляет свой рост. Такое интенсивное развитие боковых и придаточных корней приводит к тому, что в надземной сфере у 7—8-летних берез наряду с ростом главной оси трогаются в рост пазушные почки, образуя удлиненные побеги. Начиная с этого возраста, довольно часто встречаются березы с отмершей верхушкой главного корня, причем, как правило, у этих экземпляров наблюдается отмирание и верхушки главной оси в надземной сфере. Это приводит обычно к усиленному росту и ветвлению побегов и корней.

Боковые побеги по мере нарастания мха покрываются им, частично полегают, образуя в местах соприкосновения стебля со мхом придаточные корни.

К 20 годам главная ось *Betula папа*, как правило, отмирает, функциональное значение главного корня постепенно снижается, и основную роль в процессе питания играют уже придаточные корни.

К 30—35 годам придаточные корни составляют основную массу корней, многие из них достигают 50 см длины, кроме того, все время продолжается их новообразование. Система главного корня постепенно вся отмирает, начинается отмирание и придаточных корней, расположенных в основании оси I порядка. И уже к 40—45-летнему возрасту система главного корня представляет собой мертвый придаток, погребенный глубоко в торф (стеблевая часть растения на уровне семядольных листьев погребена в мох на 25 см глубины).

К этому времени отмирают и побеги II порядка со своей придаточной корневой системой. Функционируют только побеги III и более высоких порядков, которые живут также за счет своих придаточных корней. В дальнейшем продолжается отмирание более старых частей растения, в то время как молодые побеги продолжают интенсивно нарастать, ветвиться и образовывать свою придаточную корневую систему. В конечном итоге экземпляр *Betula папа* перестает существовать как единое целое, а представляет собой несколько частично погребенных и отмерших с основания ветвей со своей придаточной корневой системой, но интенсивно нарастающих и ветвящихся в своей верхней части.

Итак, в формировании корневой системы *Betula папа* можно выделить следующие этапы:

- I этап: формирование системы главного корня наряду с образованием придаточных корней (от 1 до 5 лет).
- II этап: интенсивный рост боковых и придаточных корней, но замедление в росте главного корня (от 5 до 15 лет).
- III этап: падение функциональной роли главного корня, интенсивный рост придаточных корней и их новообразование на побегах II, III и IV порядков (от 15—20 до 30 лет).
- IV этап: отмирание материнской оси I порядка (а следовательно, и отмирание главного корня), отчленение от нее боковых побегов. Происходит последующее новообразование придаточных корней в основании ортотропных частей побегов. Растение существует лишь за счет придаточной корневой системы.

Динамика роста корней березы.

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

Большинство исследователей (Энглер, 1903; Бюсен, 1902; А. А. Тольский, 1904—1907; Н. В. Лобанов, 1949; Г. Д. Ярославцев, 1955; Д. И. Виноград, 1951, и др.) считают, что рост корней складывается из двух периодов роста (весеннего и осеннего максимумов роста) и двух периодов покоя (летнего и зимнего минимумов роста).

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

Для выяснения динамики роста корней 4 видов березы (*Betula pubesceus*, *Betula verrucosa*, *Betula tortuosa* и *Betula папа*) в разных географических и экологических условиях мы пользовались методикой, предложенной Ладефогедом (1938). Этот метод сводился к следующему: осторожно снимался верхний слой почвы до обнажения одного или нескольких поверхностных корней дере-

ва. Около ростового окончания корня ставилась тонкая деревянная палочка, и от нее периодически, через 10 дней, проводились измерения прироста корней. При каждом измерении корень обнажался и по окончании наблюдения вновь осторожно закладывался землей. Параллельно с измерениями прироста корня в длину отмечалась температура почвы на уровне залегания корня (2—5—7 см) и бралась проба на влажность почвы. Полученные данные сводились в таблицы. Для наблюдения брались только ростовые (Л. А. Иванов, 1916) поверхностные придаточные корни I или II порядка. Сосушечные корни (Л. А. Иванов, 1916) из-за своих малых размеров менее удобны для периодических измерений. К тому же наблюдения А. Я. Орлова (1957) за ростом сосушечных корней ели показали, что период быстрого роста ростовых корней совпадает в общем с периодом роста сосушечных окончаний.

Наблюдения за динамикой роста корней *Betula pampa* проводились на трех площадках: I—в долине р. Юкспориок на сфагновом болоте (360 м над уровнем моря); II—на склоне северной экспозиции в лесном поясе (450 м над уровнем моря); III—на склоне южной экспозиции в поясе ерниковой тундры (600 м над уровнем моря).

Измерения прироста корней *Betula tortuosa* проводились на пяти площадках: I — в долине на заболоченном участке; II — в лесном поясе у подножья склона южной экспозиции (390 м над уровнем моря); III — в поясе березового криволесья на склоне южной экспозиции (470 м над уровнем моря); IV — на верхней границе леса склона южной экспозиции (600 м над уровнем моря); V — в поясе березового криволесья на склоне северной экспозиции (450 м над уровнем моря).

Нам удалось установить следующее: 1. Рост корней у *Betula tortuosa* и *Betula pampa* в 1956 г. в условиях Хибинских гор начался с середины июня месяца, когда температура верхних слоев почвы была выше плюс 5—плюс 7° С, и непрерывно продолжался в течение всего вегетационного периода — до конца августа — начала сентября, когда температура верхних слоев почвы резко падала до плюс 3—плюс 5° С.

В течение вегетационного периода корни нарастали в длину довольно неравномерно (быть может, это связано с несовершенством методики—при каждом измерении

прироста корень оказывался, пусть на непродолжительное время, но в неблагоприятных условиях, что не могло не отразиться на дальнейшем его росте. Некоторые корни после нескольких измерений отмирали). Поэтому увязать интенсивность прироста корней с колебаниями температуры и влажности почвы нам не удалось.

2. Возраст дерева не влияет на интенсивность роста корней.

3. Интенсивность прироста корней в длину прямо пропорциональна их толщине. Ростовые корни с диаметром 1,5 мм у *Betula papyra* и 3 мм у *Betula tortuosa* дают больший прирост в длину, чем корни меньшего диаметра. Примерно то же самое можно наблюдать и в росте корней *Betula verrucosa* и *Betula pubescens*.

Наблюдения за приростом корней *Betula pubescens* и *Betula verrucosa* проводились в Московской области в елово-березовом лесу с подростом ели, с доминированием в травянистом покрове *Calamagrostis agudinaceae*.

В связи с более длинным вегетационным периодом рост корней здесь начинается раньше — с середины мая, но при той же температуре почвы (не ниже плюс 5°С). Во второй половине июня наблюдается несколько более интенсивный рост корней (максимальный прирост за декаду равен 90—100 мм). В середине октября, когда температура почвы снижается до плюс 5°С, рост корней прекращается. Летнего периода покоя в росте корней нет.

ОБЩИЕ ВЫВОДЫ

1) В формировании корневой системы *Betula pubescens* Ehrh. *Betula verrucosa* Ehrh. и *Betula tortuosa* Zed, несмотря на разное географическое и экологическое распространение, можно выделить 4 этапа.

I этап: формирование системы главного корня.

II этап: начало образования и рост придаточных корней наряду с ростом главного и боковых. Доминирует система главного корня.

III этап: интенсивный рост придаточных корней. Система главного корня и система придаточных корней развиты примерно в одинаковой степени.

IV этап: господствующая роль придаточных корней в жизнедеятельности дерева.

2) Формирование корневой системы *Betula papyrifera* L. происходит несколько иначе, чем у *Betula tortuosa*, *Betula pubescens* и *Betula verrucosa*. Здесь можно выделить следующие 4 этапа.

- I этап: формирование системы главного корня наряду с образованием придаточных корней (от 1 до 5 лет).
- II этап: интенсивный рост боковых и придаточных корней, но замедление в росте главного корня (от 5 до 15 лет).
- III этап: падение функциональной роли главного корня, интенсивный рост придаточных корней и их новообразование на побегах II, III и IV порядков (от 15—20, до 30 лет).
- IV этап: отмирание материнской оси I порядка (а следовательно, и отмирание главного корня), отчленение от нее боковых побегов. Происходит последующее новообразование придаточных корней в основании ортотропных частей побегов. Растение существует лишь за счет придаточной корневой системы.

3) Разное экологическое и географическое распространение берез сказалось на возрастных границах каждого этапа.

4) В корневой системе *Betula pubescens* и *Betula verrucosa* начиная со II этапа формирования можно различить корни поверхностные (придаточные и частично боковые) и уходящие вглубь (система главного корня и якорные корни).

5) Корневая система *Betula tortuosa* в отличие от корневой системы *Betula pubescens* и *Betula verrucosa* всегда поверхностная.

6) В условиях заболачивания отмечены следующие закономерности в формировании корневой системы березы (*Betula tortuosa*, *Betula pubescens* и *Betula verrucosa*):

а) по достижении главным корнем грубого гумуса, пересыщенного влагой и недостаточно обеспеченного ки-

слородом, корень резко замедляет свой рост или отмирает или же делает резкий поворот и растет в горизонтальном направлении (А. Л. Кошечев, 1954);

б) интенсивное образование придаточных корней. По мере нарастания мха все выше и выше по стеблю происходит их новообразование, а с другой стороны — по мере погребения мхом нижележащих корней происходит их отмирание из-за плохой аэрации почвы;

в) в условиях заболачивания береза по форме своего роста приближается к кустарникам. У нее, как и у кустарников, краткая длительность жизни надземных осей; большое количество спящих почек в основании стволов; существует сразу два-три поколения скелетных осей и каждая ось, способная образовывать свою придаточную корневую систему.

7) В условиях криволесья *Betula tortuosa* дает очень разнообразные формы роста (прямые одноствольные, саблевидно изогнутые и многоствольные).

Ту или иную форму роста в известной степени может определить расположение корней. Если большинство корней направлено вверх по склону, то под действием силы тяжести сползающего снега береза наклоняется и дает саблевидно изогнутую, а затем и многоствольную формы роста. Если же большинство или 1—2 крупных корня направлены вниз, то они являются своеобразной опоркой, противостоящей полеганию ствола.

8) Наблюдения за динамикой роста корней березы показали, что рост корней у всех четырех видов берез начинается при температуре поверхностных слоев почвы не ниже плюс 5°С и протекает непрерывно в течение всего вегетационного периода до осени, когда температура поверхностных слоев почвы понижается до плюс 5°С (для *Betula pumila* и *Betula tortuosa* с середины июня до конца августа — начала сентября; для *Betula pubescens* и *Betula verrucosa* — с середины мая до середины октября).

9) На интенсивность прироста корней возраст березы влияния не оказывает.

10) Интенсивность прироста корней в длину прямо пропорциональна их толщине.

Основные вопросы диссертации освещены в следующих опубликованных работах автора:

1. «Некоторые данные по формированию корневой системы березы пушистой, березы бородавчатой, березы извилистой и березы карликовой в процессе индивидуального развития».

Бюллетень МОИП, отд. биологии, т. 64 (3), 1959 г.

2. «Динамика роста корней березы в разных экологических условиях».

Ученые записки Читинского государственного педагогического ин-та, в. 4, 1959 г.
