

И.О. БАЙТУЛИН



СТРОЕНИЕ
И РАБОТА
КОРНЕВОЙ
СИСТЕМЫ
РАСТЕНИЙ

АКАДЕМИЯ НАУК КАЗАХСКОЙ ССР
ИНСТИТУТ БОТАНИКИ

И. О. БАЙТУЛИН

СТРОЕНИЕ
И РАБОТА
КОРНЕВОЙ
СИСТЕМЫ
РАСТЕНИЙ
(ОБЗОР)



Издательство «НАУКА» Казахской ССР
АЛМА-АТА-1987

Байтулин И. О. Строение и работа корневой системы растений. — Алма-Ата, Наука, 1987. — 312 с.

Рассматриваются структура, рост, развитие, распространение, многообразие корней и корневых систем и их видоизменений, а также их основные физиологические функции, связь с почвенной средой, характер взаимоотношений с почвенными микроорганизмами, влияние различных приемов агротехники на корневую систему растений. Обосновывается возможность использования особенностей корневой системы при разработке агротехнических, лесотехнических, фитомелiorативных приемов, а также при интродукции и акклиматизации растений.

Для ботаников, преподавателей вузов, работников сельскохозяйственного производства.

Библиогр. 1331 назв. Табл. 5. Ил. 35.

Ответственный редактор
академик АН УССР К. М. СЫТНИК

ПРЕДИСЛОВИЕ

Основные агротехнические мероприятия направлены, как известно, на улучшение почвенного питания растений, создание условий для более эффективной работы их корневой системы. Однако при разработке агротехнических приемов не всегда учитывается, как они воздействуют на рост, распространение и функциональную деятельность корневой системы. Об этом в основном судят по развитию и продуктивности надземной массы. Между тем агротехнические приемы, разработанные с учетом особенностей строения, роста, распространения и функциональных особенностей корневой системы, были бы гораздо эффективнее.

Степень развития, характер распространения корневой системы в значительной степени определяют уровень минерального питания и водоснабжения растений, а также устойчивость к воздействиям неблагоприятных условий окружающей среды. С корневой системой тесно связано естественное и искусственное размножение растений.

Знание закономерностей формирования и морфологической структуры корневой системы, роста и развития, распространения и глубины проникновения каждого типа корней в почвогрунт на отдельных этапах онтогенеза в конкретных условиях их возделывания, выяснение характера воздействия различных факторов на развитие корневой системы и связанных с этим коррелятивных изменений в росте и развитии надземных органов имеют исключительно важное значение как для разработки наиболее эффективных агротехнических приемов возделывания сельскохозяйственных культур, так и для фитомелиоративной, интродукционной работы. Необходимы учет и правильное использование корневых и пожнивных остатков каждой культуры в севооборотах: они, обогащая почву органическими веществами и питательными элементами, играют большую роль в повышении плодородия и улучшении физических свойств почвы.

Определение основных признаков корневой системы растений существенно дополняет наши знания об их экологии и в сочета-

нии с особенностями строения надземных органов позволяет составить цельное представление о биологических особенностях.

Корневая система — исключительно важный орган растения. Глубоко проникая в почву, пронизывая ее в разных направлениях густой сетью тончайших разветвлений, корни непрерывно снабжают надземные части водой и элементами питания, вступают в сложнейшие взаимоотношения не только с абиотическими элементами почвы, но и с почвенными микроорганизмами: бактериями, водорослями, грибами и простейшими беспозвоночными животными. Весьма сложны взаимоотношения корневой системы с надземными органами растений. Исследование же всех этих сложных аспектов, связанных с функционированием корневой системы, а также изучение ее формы, строения, развития и распространения оказались весьма сложными, и разработка учения о корневой системе значительно отставала от изученности других органов растений.

В последние годы значительно возрос интерес к исследованию механизмов основных физиологических функций корневой системы. На большом экспериментальном материале показано, что корни выполняют многообразные функции. Достигнуты определенные успехи в изучении анатомо-морфологических, цитолого-биохимических и других аспектов строения и функциональной деятельности корневой системы. Но этот богатый материал требует обобщения, в связи с чем в предлагаемой обзорной работе мы попытались восполнить данный пробел. При этом мы исходили из того, что такая работа могла быть полезной особенно начинающим ботаникам, а также широкому кругу специалистов, работа которых в той или иной степени связана с растениями.

В капитальном монографическом труде К. М. Сытника и др. «Физиология корня» (1972) тщательно рассмотрены основные функции корней. Поэтому в своей работе указанные вопросы мы изложили несколько схематично.

Автор с благодарностью примет все критические замечания, которые просит направить по адресу: г. Алма-Ата, 480100, ул. Кирова, 103. Институт ботаники АН КазССР.

ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО СТРОЕНИЯ КОРНЯ

Корень так же, как стебель и лист, является основным вегетативным органом высших сосудистых растений. В отличие от листа стебель и корень — осевые органы растения, причем стебель — восходящая надземная, а корень — нисходящая подземная ось. Имеются исключения. Так, у смоковницы (*Ficus*), монстеры (*Monstera*) и ряда других растений наряду с подземными есть и воздушные корни. Корень как подземный осевой орган растения характерен для спорофитов сосудистых растений и среди этой группы не встречается у псилофитовых.

В отличие от стебля корень не имеет листьев, узлов и почек, но у ряда растений, в особенности у псаммофитов, а также у некоторых литофитов и хасмофитов, на корнях развиваются придаточные почки, способные давать корневые отпрыски.

За исключением микоризных и покоящихся корней верхушка корня всех сухопутных растений снабжена особым образованием — корневым чехликом (*Calyptra*), возникающим у двудольных из образовательной ткани конуса нарастания, а у однодольных — из специальной обособленной меристемы; он предохраняет нарастающие молодые нежные клетки от механических повреждений частицами почвы при вращении корня в глубь почвы. Клетки корневого чехлика довольно крупные, обладают высоким тургором, благодаря чему корень раздвигает почвенные частицы по мере роста. После окончания дифференциации клетки межклеточные пластинки, склеивающие наружные стенки клеток чехлика, разрушаются, в результате клетки легко отстают друг от друга и происходит шелушение. Поскольку одновременно с нарастанием чехлика за счет верхушечной меристемы наружные клетки его непрерывно слущиваются, чехлик практически не увеличивается в размерах.

Строение корня на всем протяжении неоднородно. В нем различаются 4 зоны роста: эмбриональный рост, растяжение, корневые волоски и ветвление корня (Серебряков, 1952). Однако имеется тенденция различать 6 зон: деление клеток, растяжение клеток,

развитие корневых волосков, суберинизация, отмирание первичной коры и проводящая зона (Муромцев, 1969). Часто корневой чехлик выделяют в отдельную зону.

По сравнению со стеблем поверхность корня более однообразна и лишена опушения. Но для него характерно наличие корневых волосков, являющихся выростами эпидермальных клеток (Колесников, 1974).

Область расположения корневых волосков начинается обычно с 0,8—3 см от кончика корня и простирается на 1—3 см и больше.

Корневые волоски, образующиеся из эпидермальных клеток, характеризуются верхушечным ростом, в то время как большинство клеток корня растет всей поверхностью. Нередко корневые волоски зарождаются в специальных клетках (трихобластах), остающихся всегда короткими и мало отличающихся от остальных эпидермальных клеток. Замечено, что иногда и гиподермальные клетки производят корневые волоски (Hayward, Long, 1942), которые у разных видов растений отличаются по диаметру и длине. По наблюдениям Г. П. Белостокова (1981), форма корневых волосков бывает разнообразной даже у сеянцев одного и того же вида древесных пород. Автор выделил цилиндрическую, булабовидную, коленообразную, дугообразную, извилистую, спиральную, дихотомическую и гребневидную формы волосков.

Н. Леваковский (1868) подчеркивал, что корневые волоски являются всасывающим органом и служат для увеличения всасывающей поверхности корней. На участке корня протяженностью в 1 мм иногда насчитывается до 1900 волосков, которые могут увеличивать поглощающую поверхность корней от 5 до 80 раз (Weathermax, 1948). По наблюдениям Л. Н. Згуровской (1958), количество волосков на 1 мм² у древесных пород колеблется от 272 у сосны обыкновенной (*Pinus silvestris*), до 1220 у клена остролистного (*Acer platanoides*). По данным А. И. Муромцева (1948), на корнях однолетнего сеянца яблони сорта Анис (*Malus*) к концу года развивается свыше 17 млн. корневых волосков общей протяженностью до 3 км. На 1 см² поверхности корня кукурузы насчитывается до 425 корневых волосков, у гороха (*Pisum*) — около 230, а у пшеницы (*Triticum*) — до 1000.

Плотность корневых волосков в значительной мере определяется условиями окружающей среды и применяемой агротехники. Во влажном воздухе, по наблюдениям G. Debraux (1938), они более длинные и густо расположены, что усиливает поглощающую поверхность корней.

По наблюдениям Т. П. Ладониной (1966), если корневые волоски на высоком агротехническом фоне увеличивают поверхность корня сахарной свеклы (*Beta vulgaris*) в 10 раз, то на неудобренных участках — более чем в 40 раз.

Корневые волоски считаются эфемерными образованиями, сохраняющимися в течение лишь нескольких дней (Hayward, Long,

1942) или недель. Но как показали исследования Е. S. Whitaver (1923), у некоторых видов *Asteraceae* они сохраняются в течение 1, 2, а иногда 3 лет.

Принято считать, что корневые волоски имеются только на молодых, но уже вполне развившихся участках коры и отсутствуют на самых молодых участках кончика корня, где клетки эпидермиса находятся еще в состоянии усиленного роста делением и растяжением, а также на более старых участках. На последних наружные слои корня со временем уплотняются, опробковывают. На таких участках, выполняющих преимущественно транспортную функцию, корневые волоски быстро отмирают и опадают, а на коротких всасывающих корешках могут функционировать сравнительно долго, даже в умеренно благоприятных условиях (Сытник и др., 1972). При удовлетворительном водном режиме у пшеницы, ржи, ячменя и клевера (*Triticum*, *Secale*, *Hordeum*, *Trifolium*) волоски сохраняются и на более старых участках, даже в фазе цветения (Станков, 1964).

Наличие хорошо развитых корневых волосков на опробковевшей части корня отмечено у *Atriplex confertifolia*, *Ceratoides lanata*, *Artemisia tridentata* в естественных условиях их произрастания — холодных полупустынях Северной Америки (Fernandez, Caldwell, 1975).

Поскольку у многих древесных пород на корнях долгое время вместе с корневыми волосками сохраняется мертвая первичная кора (Згуровская, 1958), наличие их не всегда служит достаточным критерием для функциональной оценки корней (Сытник и др., 1972). Тем более, что у многих древесных растений корневые волоски отсутствуют (Гурский, 1939; Серебряков, 1952), но клетки эпилемы, лишенные корневых волосков, поглощают воду с такой же скоростью, как и клетки, имеющие их (Rosene, 1954). Подавлено развитие корневых волосков также у многих болотных растений (*Butomus umbellatus*, *Caltha palustris*, *Nymphaea alba*, *Hippuris vulgaris*, *Myriophyllum spicatum*); в малом количестве образуются они у *Ranunculus repens*, *Polygonatum odoratum*, видов *Allium* (Серебряков, 1952).

Ныне установлено, что для ряда водных растений характерно отсутствие волосков на корнях в воде, но стоит корню проникнуть в субстрат, как они появляются (Wilson, 1936). У наземных же растений корневые волоски образуются в воде (Debraux, 1938).

Корневые волоски очень малы. Длина их у яблони не более 0,1, у сливы — длиннее, у черной смородины — до 1 мм (Роджерс, Хед, 1968), у осоки — 2,4, у злаков — 1,2—1,5, у орхидных — 3 мм, у некоторых растений может достигать 10 мм (Сытник и др., 1972); диаметр обычно не превышает 0,05—0,17 мм.

Изучение корневых волосков *Sinapis alba* с помощью поляризационного, электронного микроскопов и рентгеноскопии, проведенное D. S. Belford, R. D. Preston (1961), показало, что оболочка

их двухслойная. Наружный слой, состоящий из беспорядочно расположенных микрофибрилл, содержащий большое количество аморфных компонентов (пектин, гемицеллюлоза), покрывает весь волосок, включая его полусферический кончик. Внутренний же

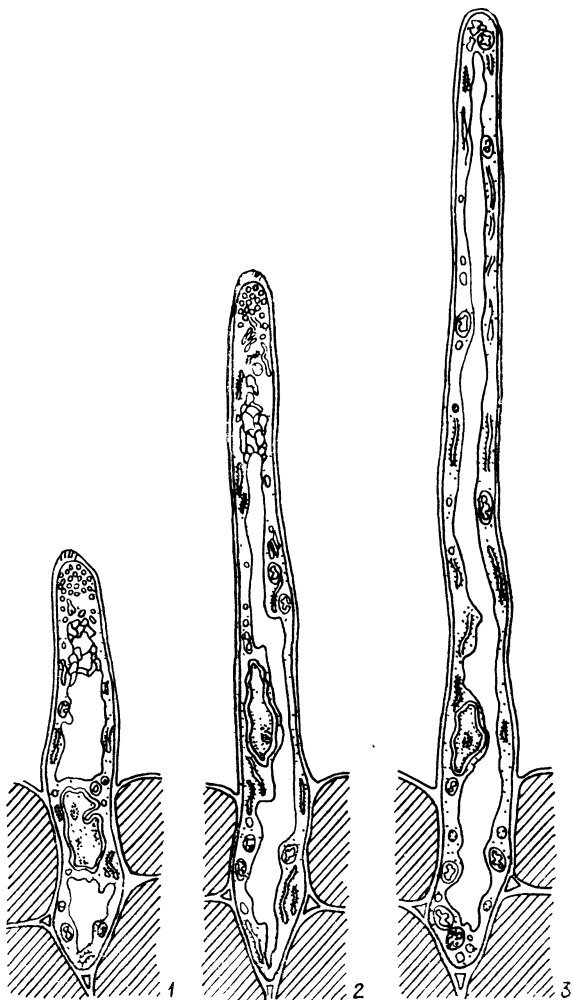


Рис. 1. Корневые волоски на разных этапах роста: 1, 2 — начальные; 3 — волосок, заканчивающий рост (по Даниловой, 1974)

слой состоит из продольно ориентированных микрофибрилл целлюлозы с малым количеством инкрустирующих веществ и не доходит до кончика корневого волоска. Стенка корневого волоска представляет собой последовательные слои слизи, кутина, целлюлозно-пектиновой сеточки, по всей его длине встречаются поры и

плазмодесмы, являющиеся кончиками выростов протоплазматических тяжей (Scott e. a., 1963). С помощью плазмодесм осуществляется непосредственный контакт содержимого волосков с почвенными частицами (рис. 1).

Корневые волоски необыкновенно чувствительны к изменениям условий внешней среды (Weathermax, 1948). В воздушных камерах и растворах при неизменных условиях на корнях образуются волоски правильной формы. В почве условия складываются совершенно по-другому. Корни здесь встречаются с микроорганизмами, почвенным воздухом, неоднородными по физическим и химическим условиям участками. Поэтому корневой волосок под действием различных условий часто утолщается, увеличивает поверхность, изменяет направление, иногда ветвится. Но при образовании самых разнообразных ветвлений и утолщений волоски остаются одноклеточными и внутри их не образуются перегородки (Унтилова, 1961). Протопласт корневых волосков сильно вакуолизирован (Weathermax, 1948).

У гидрофитов наружная стенка эпидермиса корня имеет утолщения, у ксерофитов их нет. У тростника обыкновенного (*Phragmites australis*) утолщенные наружные стенки эпидермиса наблюдаются только на последних корневых разветвлениях. Эти утолщения наружных стенок эпидермиса препятствуют слишком большому впитыванию воды (Рожевиц, 1937).

Многолетние корни могут быть различно окрашены (красноватые, бурые, сероватые и т. д.) и, подобно стеблю, покрыты коркой.

Корни всегда имеют верхушечный рост. Будучи подверженными действию одного и того же явления — силе тяжести, — корень и стебель реагируют на него по-разному: первый обычно растет по направлению силы тяжести (положительный геотропизм), а второй — в противоположном направлении (отрицательный геотропизм). Корень, как правило, «уходит» от света (отрицательный фототропизм), а стебель, наоборот, почти всегда поворачивается к свету (положительный фототропизм). Рост корней кверху часто происходит в случаях, когда доминируют факторы хемотропизма. Отрицательный геотропизм часто проявляется в тех случаях, когда в силу насыщения почвы влагой ощущается недостаток кислорода в нижних горизонтах.

Корни имеют акропетальное ветвление, при котором первоначальная точка роста и продольная ось сохраняются, а боковое ответвление чем моложе, тем ближе к верхушке.

Широкое распространение получило ошибочное представление о том, что корневая система растений состоит из органов одинаковой организации, но принадлежащих к разным порядкам по месту и времени их появления (Слезкин, 1893).

В ходе эволюции высших растений корневая система их стала выполнять многообразные функции. В зависимости от характера преимущественной функции, которую выполняют, а также особен-

ностей взаимоотношений с определенными почвенно-климатическими условиями корни претерпевали существенные изменения. В процессе длительной эволюции эти изменения стали наследственными, возникли многообразные формы корней и типы корневых систем, видоизменения корней, обладающие своеобразной структурой. Даже в пределах одной корневой системы корни различного происхождения и заложения в разных меристематических тканях или их производных.

У древесных пород различают проводящие, сосущие, ростовые корни (Бюсен, 1902; Иванов, 1953; Лобанов, 1953; Згуровская, 1958; Воронин, 1964), что свидетельствует о их функциональной неоднородности (Сытник и др., 1972). Кроме того, на основном и боковых корнях периодически возникает группа временных, или сезонных, корней (Димо, Келлер, 1907; Высоцкий, 1926; Закржевский, Коровин, 1935; Шалыт, Соколов, 1944; Мокеева, 1945; Навашин, 1952; Румянцева, 1953а, б; Мизгирева, 1955; Нечаева, Приходько, 1956; Рачковская, 1957; Голомедова, 1959), названных затем эфемерными (Навашин, 1952; Шалыт, 1960). Эфемерные корни у хлопчатника, табака, сахарной свеклы (*Gossypium*, *Medicago sativa*, *Nicotiana*, *Beta vulgaris*) (Шалыт, 1960), красного клевера (Станков, 1964). Имеются также специализированные боковые корни, выполняющие закорнивающую функцию (Саппон, 1954).

G. Asby (1973) детально исследовала корнеотпрысковость у ряда растений. По ее наблюдениям, у *Cnidium dubium*, *Linaria vulgaris*, *Ajuga reptans*, *Filipendula ulmaria* вскоре после появления первых розеточных листьев на главном корне образуются придаточные, часть которых расположена горизонтально, и от них начинают отходить надземные побеги и боковые корни. У корнеотпрысковых растений главный корень при прорастании растет вертикально вниз и от него отходят горизонтально и вертикально боковые ответвления разного порядка. После значительного заглубления главного корня некоторые горизонтальные боковые корни дают отпрыски, которые затем образуют собственный вертикальный корень.

Горизонтальные боковые образования у *Alhagi persarum*, отходящие от вертикальных корней и образующие отпрыски, Н. Т. Нечаева и др. (1973) считают боковыми корнями. У осота и бодяка (*Sonchus*, *Cirsium*) эти корни считаются корнями размножения (Туликов, 1971).

J. Jeník, J. Kubicova (1969) в корневой системе *Aeschynomene elaphragylon*, растущих на пресноводных болотах Ганы, различают 2 типа корней: 1) макрориза — корни с неограниченным ростом в длину и толщину; 2) брахириза — короткие корни, не способные ко вторичному утолщению. Они формируются у окончания сердцевинных лучей материнского скелетного корня. Значительная часть брахириз образуется на стволе и скелетных корнях над

уровнем воды, что улучшает обеспечение корневой системы воздухом. У саговников имеются апогеотропические (обладающие отрицательным геотропизмом) корни, которые растут вверх и образуют коралловидную массу из коротких, сильно сближенных дихотомических разветвлений, в которых поселяется симбиотическая сине-зеленая водоросль *Anabaena* (Мейер, 1947).

D. D. Pant, B. Mehra (1961) на серии поперечных срезов корня *Bambusa arundinacea* обнаружили боковые ответвления, растущие в крупных воздухоносных полостях коры вертикально вниз и дающие мелкие ответвления, покрытые корневыми волосками. Анатомическое строение их такое же, как и наружных корней.

B. Lamont, B. J. Lange (1976) описали «сталогмитообразные» корни у *Eucalyptus gomphoscephala* на дне известняковых пещер Западной Австралии. Они представляют собой холмики (высотой до 12 см) из массы волокнистых корней, расположенных в местах падения капель с потолка и отходящих от лежащих глубже более толстых корней эвкалипта (*Eucalyptus*), растущего над пещерой вместе с другими деревьями. Анатомически «сталогмитообразные» корни не отличаются от других корней эвкалипта, но в подземной части имели эндогенную микоризу, а также плотно одевающую гифами корешки снаружи. По мнению авторов, эти видоизменения корней — результат приспособления для улавливания падающих сверху капель воды.

Как известно, для многих представителей *Proteaceae* характерны так называемые протеоидные корни, имеющие вид густых пучкообразных скоплений тонких и коротких боковых корней с ограниченным ростом и непродолжительным существованием. Протеоидные корни возникают на бедных питательными веществами почвах, образование их индуцируется почвенными микроорганизмами (Malajczuk, Bowen, 1974), и распространены они в самых верхних слоях почвы (Jeffrey, 1967). Н. М. Lee (1978) отмечает отсутствие протеоидных корней у 6 из 42 изученных родов сем. *Proteaceae*. При этом у некоторых представителей (*Agastachys odorata*, *Symphionema montanum*) сочетается с наличием зон густых волосков, более длинных, чем в других частях. Протеоидные корни обнаружены и у некоторых представителей бобовых растений — *Viminaria juncea* (Lamont, 1972b).

По данным D. W. Jeffrey (1967), из общего количества фосфатов, поглощаемых корневой системой *Banksia ornata* (сем. *Proteaceae*), до 60% приходится на протеоидные корни. Автор связывает это с поверхностным расположением и общей большой улавливающей поверхностью последних.

В опытах N. Malajczuk, G. D. Bowen (1974) протеоидные корни *Banksia grandis* поглощают P^{32} в 4—5 раз интенсивнее, чем обычные корни. Поэтому авторы рассматривают протеоидные корни как приспособительную реакцию растения — для лучшего использования скудного почвенного питания.

B. Lamont (1974) описал также «морковообразные» корни у *Syathochaete avenacea* (Сурегасеа), произрастающего на сезонно-заболочиваемых участках в юго-западной части Австралии. Это мелкие боковые корешки с ограниченным ростом в длину, появляющиеся пучками на обычных корнях и внешне похожие на протейоидные корни. «Морковообразные» корни осоковых на ранних этапах способны давать придаточные корни в своей суженной базальной части и обильно покрыты коричневыми волосками. Затем они становятся эндомикоризными. По мнению автора, функции этих корней не связаны с отложением в их паренхиме запасных веществ. Их образование главным образом обусловлено усиленным всасыванием.

Корни древесного растения *Lannea alata* (сем. *Anacardiaceae*), произрастающего в зарослях ксерофильных колючих кустарников Южной Африки, покрыты густым покровом из шерстистых волосков, возникающих из модифицированных клеток плотной пробки, образуемой пробковым камбием (Mc. Quade, Cumbie, Scheldrick, 1970).

Ф. П. Любич, Л. Я. Арбузова (1964) описали придаточные водные корни у *Phragmites australis*, образуемые на 5—6 нижних узлах стебля при достаточно большом слое воды. По мнению авторов, эти корни играют определенную роль в питании растений, и удаление их приводило к снижению веса надземной вегетативной массы.

J. Davies, L. G. Briarty, I. O. Reiley (1973) обнаружили у рода осоковых (*Cladium*, *Schoenus*, *Carex*, *Kobresia*) на ответвлениях придаточных корней веретеновидные утолщения. По мнению авторов, подобные корни появляются в связи с необходимостью адсорбции фосфорсодержащих веществ из почвы.

Наличие утолщений на корнях *Zygophyllum pinnatum*, в которых накапливаются запасы воды и питательных веществ, отмечает И. И. Щербинина (1968).

G. D. Bogaz, F. H. Smith (1965) различали у 3-летних сеянцев *Pseudotsuga menziensis* 5 типов корней: 1) первичный корень; 2) длинные активно растущие боковые корни 2-го и 3-го порядков; 3) длинные активно растущие микоризные корни; 4) короткие медленно растущие микоризные корни со слабо развитой стелой (они сильно и своеобразно ветвятся); 5) короткие немикоризные корни (не ветвятся). У микоризных корней отсутствуют вторичные проводящие ткани и смоляные ходы.

Корни в процессе эволюции претерпели следующие существенные видоизменения, которые обстоятельно охарактеризованы в Атласе по описательной морфологии высших растений (Федоров и др., 1962).

1. Запасающие корни. При значительном отложении в базальной части корня некоторых растений отложение в запас питательных веществ происходит в большом количестве, что вызывает раз-

растание паренхимной ткани корня и гипокотилия; корень при этом претерпевает существенные видоизменения, и образуется корнеплод: у турнепса (*Brassica rapa*) и редиса (*Raphanus sativus*) она формируется паренхимой вторичной ксилемы, у моркови посевной (*Daucus sativus*) и пастернака посевного (*Pastinaca sativa*) — из паренхимы вторичной флоэмы и коры, у свеклы обыкновенной (*Beta vulgaris*) — чередующимися кругами паренхимы, ксилемы и флоэмы.

Сеянцы *Cuscuta revoluta*, выращиваемые в горшках в теплице и ящиках, по наблюдениям G. S. Врюан (1936), развивают группу крупных мясистых гроздевидных придаточных корней (*Fascicled*). Эти корни в количестве 1—2 начинают появляться у сеянцев 2-летнего возраста. Затем ежегодно появляются по 1 или 2 мясистых корня на стыке гипокотилия со стеблем. У каждого 7—8-летнего растения их насчитывается от 5 до 17, и они выполняют роль запасающих органов, в которых сохраняются питательные вещества и вода.

Запасающие корни могут формироваться из различных типов корней — главного, боковых, придаточных и изменяться в виде корнеплода, корневых клубней или корневых шишек.

Базальная часть стержневого корня кок-сагыза (*Taraxacum kok-saghyz*) с возрастом утолщается и служитместищем запасных веществ, в основном каучука. Но, как отмечал М. С. Навашин (1952), корень кок-сагыза не сохраняет «корнеплодную» форму, и такие формы стержневого корня отнесены к стержневому утолщенному типу.

Корневые клубни (корнеклубни) могут формироваться из разных частей корня: базальной — у георгины перистой (*Dahlia pinpata*), срединной — у зопника клубненосного (*Phlomis tuberosa*) или верхней — у видов спаржи (*Asparagus*). Иногда весь корень превращается в клубень — у ятрышника (*Orchis*), дремлика (*Epipactis*) или утолщается прерывчато — у заячьей капусты (*Sedum telephium*). У некоторых растений (*Ophiorhizon japonicus*) прерывчато утолщенный корень ветвится.

Запасающие корни имеют различные размеры: у видов спаржи они с горошину, у разводимого под тропиками ямса посевного (*Dioscorea esculenta*) достигают огромной величины и большого веса.

2. Контрактивные, или втягивающие, корни обычно длинные, толстые, мясистые; растут прямо вниз, не ветвятся, без корневых волосков; характерны для многих луковичных и корнелуковичных растений из сем. Лилейных (*Liliaceae*), Касатиковых (*Iridaceae*) и Амариллисовых (*Amaryllidaceae*); в коровой паренхиме очень много глюкозы, которая быстро потребляется, с исчезновением запасов кора становится дряблой, сжимается в ряде поперечных участков, благодаря чему корень укорачивается на 30—40%, в результате происходит втягивание растения вглубь, и таким образом на-

растающие кверху луковицы и клубнелуковицы поддерживаются на постоянной глубине.

3. Якорные корни. Спаржа (*Asparagus*), купена (*Polygonatum*) имеют корни, похожие на контрактильные, но они не втягивают растение вглубь, а играют механическую роль — удерживают растение на месте, подобно якорю при сильном ветре.

На наш взгляд, в связи с функциональной специфичностью этот тип видообразования корней должен быть выделен самостоятельно от контрактильных корней.

4. Досковидные корни свойственны главным образом наиболее высоким растениям тропического леса. Они формируются из расположенных у поверхности почвы корней в результате несимметричного их утолщения. Разрастается преимущественно верхняя сторона, тогда как снизу и с боков рост корня крайне ограничен. Досковидные корни располагаются вокруг ствола дерева и достигают в высоту нескольких метров.

5. Воздушные корни характерны в основном для эпифитов, достигают иногда огромной длины. Воздушные корни у многих Ароидных (*Agaceae*) образуются в большом количестве, свисают вниз и, достигая почвы, укореняются, образуя нормальную корневую систему.

Воздушные корни *Entandrophragma angolense* в дождевых тропических лесах Африки, по наблюдениям J. Jenik (1971a), образуются из обычных горизонтальных поверхностных корней из-за выдувания сильным ветром.

У эпифитных орхидей и некоторых ароидных воздушные корни короткие, не достигают почвы и могут поглощать воду непосредственно из воздуха при помощи особой водопоглощающей ткани — веламена. Клетки этой ткани мертвые и пустые, но стенки их пронизаны порами, и ткань, подобно губке, впитывает воду; через относительно прозрачную ткань веламена проникает свет, поэтому клетки коры воздушного корня бывают снабжены деятельными хлоропластами.

Ткань веламена характерна не только для воздушных корней эпифитов, она найдена у подземных корней некоторых видов рода Спаржа.

6. Дыхательные корни свойственны преимущественно тропическим растениям, произрастающим на заболоченных, обедненных кислородом почвах, например болотному кипарису (*Taxodium distichum*). Дыхательные корни поднимаются от длинных горизонтальных корней и, возвышаясь над поверхностью земли на 1—1,5 м, растут прямо вверх.

7. Гаустория. У некоторых цветковых растений в связи с паразитическим образом жизни корни видоизменены в присоски, или гаустории, предназначенные для проникновения в тело хозяина. У Заразиховых (*Orobanchaceae*) эту функцию выполняет первичный корень проростка, лишенный корневого чехлика и имеющий

ряд экзогенных выростов, прикрепляющихся к телу хозяина. У Повилик (*Cuscutaceae*) единственный корень проростков быстро отмирает, а гаустории образуются на стебле.

Scurrula pulverulenta — один из облиственных омел, паразитирующих в Индии на различных древесных породах из сем. *Meliaceae*, *Fabaceae* и др, прикрепляется на ветви растения-хозяина перичным гаусторием. Кроме того, от основания сеянца отходит длинный воздушный корень, вдоль которого образуются вторичные гаустории (присоски), которые возникают эндогенно в коре или в глубоко лежащих тканях воздушного корня, внедряются в ткани растения-хозяина, проходят сквозь камбий и разрастаются на поверхности древесины (Bhojwani, Johri, 1977).

Гаустории *Geosaulon lividum* (сем. *Santalaceae*), паразитирующего на корнях древесных пород (Канада), возникают как боковой вырост корня и благодаря образованию складчатых выступов на поверхности плотно прикрепляются к корню растения-хозяина.

8. Ходульные корни свойственны некоторым тропическим растениям, произрастающим на морских побережьях и подверженным действию приливов и отливов. Редко расположенные деревца *Rhizophora racemosa* по краю лагун в мангровых зарослях Берега Слоновой Кости закрепляются в иле с помощью ризофоров («ходульных корней»), которые не имеют ни стеблевого ни корневого строения; войдя в грунт, превращаются в типичный корень, дающий густо ветвящиеся боковые корни 1-го порядка. Ответвления 3-го и 4-го порядков очень мелкие, длиной до 15—20 см, кончик их одет прозрачным чехликом, волосков не имеет. Они сохраняют первичное диархное строение (Attims, Cremers, 1967).

Anthocleista nobilis (*Loganiaceae*) — обычное дерево влажных лесов тропической Африки — развивает придаточные ходульные корни от основания стебля. В условиях затопления или заболачивания пускает дыхательные корни, идущие вверх от обычных подземных горизонтальных корней. Они зеленой или бурой окраски, толщиной до 0,6 мм, длиной до 30 см, первичного строения, с начинающимся вторичным ростом. Наружная ткань представлена опробковевшей эндодермой, под которой расположена перидерма со многими чечевичками. В паренхиме коры развиты крупные межклетники (Jenik, 19716).

9. Корни-подпорки образуются из нижних ветвей дерева; они отвесно спускаются вниз и, достигая почвы, укореняются.

10. Колючки. У пальмы ириартеи открытокорневой (*Iriartea*), у видов рода Мирмекодия (*Mymecodia*) и др. адвентивные корни целиком или только их разветвления прекращают рост, склеренимизируются и превращаются в колючки.

11. Ассимилирующие корни. У эпифитных видов рода Тенифилум (*Taeniophyllum*), а также у представителей сем. Подостемновых (*Podostemonaceae*), у которых зеленые листья редуцированы, воздушные корни содержат в значительном количестве хлорофилл и осуществляют функцию фотосинтеза.

12. **Корни цепляющиеся** характерны для Плющей (*Hedera*): представляют собой придаточные корни, образующиеся на той стороне стебля, которая соприкасается с опорой. Для развития их обязательна влажность воздуха. Это короткие, неветвистые и рано пробковеющие корни, прикрепляющиеся к поверхности опоры при помощи клейкого вещества, образуемого клетками верхушки корешка.

13. **Стеблекорень.** Многие растения из числа полукустарничков и многолетних трав, обитающих в пустынях, высокогорьях и формациях «нагорных ксерофитов», имеют своеобразное строение подземной части. Она состоит: 1) из более или менее утолщенных, многолетних, частично или полностью одревесневших подземных, полуподземных и надземных побегов; 2) из почек возобновления, закладывающихся на верхней части одревесневших побегов, являющихся основанием отмирающих к концу вегетации надземных частей побегов; 3) из деревянистого гипокотыля или из гипокотыля и разросшейся корневой шейки; 4) из стержневого деревянистого корня. Это своеобразное структурное образование получило наименование «каудекс». Однако А. А. Федоров и др. (1962) считают термин неудачным и предлагают это морфологическое образование называть стеблекорнем.

Все изложенное свидетельствует о чрезвычайной сложности морфологической структуры корневой системы, многообразии форм корней, высокой внешней и внутренней их дифференциации и пластичности.

ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ АНАТОМИЧЕСКОГО СТРОЕНИЯ КОРНЯ

Меристема корня прикрыта корневым чехликом и является субтерминальной, в то время как апикальная меристема стебля занимает поверхностное положение и терминальна. В корне связь между отдельными участками первичного тела и апикальными инициалами часто выражена более четко, чем в стебле. Так, центральный цилиндр и кора развиваются в нем из самостоятельных инициалей, а на ранних этапах онтогенеза стебля эти два комплекса ткани тесно взаимосвязаны. Латеральные органы стебля (ветви, листья) развиваются непосредственно из апикальной меристемы, они экзогенного происхождения, в то время как боковые корни возникают эндогенно, независимо от апикальной меристемы.

У высших сосудистых растений на дифференциацию проводящей системы в значительной степени влияют латеральные органы, вызывая расчленение стебля на узлы и междоузлия, образуя листовые щели и сердцевину (за исключением некоторых низших сосудистых растений). В корнях проводящая система развивается

как осевая структура, не зависящая от латеральных органов, поэтому в них отсутствуют щели, часто и сердцевина. Первичная проводящая ткань стебля располагается в форме пучков, ксилема и флоэма в нем находятся в коллатеральном или биколлатеральном сочетании, а в корне проводящие элементы не образуют пучков, ксилемные и флоэмные тяжи располагаются радиально, чередуясь. Дифференциация первичной ксилемы в стебле высших сосудистых растений протекает центробежно (эндархная ксилема), а в корне — центростремительно (экзархная ксилема).

В корне четко выражены границы между системами тканей; среднюю его часть занимает центральный цилиндр с проводящими элементами, он окружен перидермой и отделен от коры эндодермой. В стебле высших сосудистых растений морфологически специализированная эндодерма встречается редко, нет четко выраженного слоя клеток между корой и проводящими тканями, который можно было бы считать перидермой.

В корне протяженность зоны растяжения значительно меньше, чем в стебле, сильно растягивающиеся элементы протоксилемы (сосуды с кольчатыми и спиральными утолщениями вторичных оболочек), широко распространенные в стебле, часто не развиваются (Эсау, 1969).

В строении же вторичного тела корня и стебля много сходного, и различия между ними в основном носят количественный характер. В отличие от стебля вторичные ксилема и флоэма корня характеризуются меньшим развитием механических элементов — либриформа и лубяных волокон, но в корне сердцевинные лучи обычно более широкие, что обусловлено его запасающей функцией.

В процессе вторичного роста корня, когда происходит отодвигание первичной и вторичной флоэмы наружу от камбия, нарушается радиальное расположение элементов флоэмы и ксилемы: флоэма образует наружное лубяное кольцо, а ксилема — центральную древесину. Центральные цилиндры корня и стебля при этом различаются лишь наличием в первом сосудистых элементов протоксилемы, в которые упираются первичные сердцевинные лучи (Сытник и др., 1972). Вторичные проводящие ткани корня характеризуются большим количеством живых клеток, чем мертвых, по сравнению с соответствующими тканями стебля, что обусловлено различными условиями их развития.

По сравнению со стеблем для вторичной структуры корня характерны: более сильно, чем древесина, развитая кора; меньшее количество волокон в коре и ксилеме; более широкопросветные и сравнительно однородные по размерам сосуды; слабо различимые кольца прироста: кроме того, если первая перидерма корня возникает обычно в перидерме, то у стебля — в периферических слоях оси (Эсау, 1969).

Корень, являясь осевым органом, так же, как и стебель, растет своей верхушкой, сложенной из постоянно делящихся образова-

тельных клеток, совокупность которых составляет апикальную меристему корня. Апекс корня в отличие от апекса побега производит клетки не в одном, а в двух противоположных направлениях по оси и дает начало клеткам корня и клеткам корневого чехлика.

Клетки зоны меристемы находятся в состоянии непрерывного деления, увеличивая число клеток и обеспечивая тем самым постоянное нарастание кончика корня. Протяженность зоны меристемы у разных видов растений и различных корней одного и того же вида неодинакова. Так, по данным Л. Н. Згуровской (1958), протяженность зоны меристемы ростовых корней дуба черешчатого (*Quercus robur*) составляет 250—2000 мкм, а сосущих — 45—65 мкм, у клена остролистного (*Acer platanoides*) — соответственно 200—300 и 50—150 мкм.

В корне отчетливо разграничены зоны меристематической ткани: плерома (будущий центральный цилиндр) и периблема (будущая кора). Поверхностный слой промеристемы (дерматоген, или протодерма), дающий начало эпиблеме, не имеет собственных инициалей и может формироваться из инициалей, дающих начало корневому чехлику или коре.

В кончике корня дифференцировка тканей происходит очень рано и в зоне деления: почти у самых инициальных клеток хорошо бывает заметен перикл, отделяющий плерому от периблемы. В плероме ясно видны закладывающиеся элементы флоэмы. Столь раннее развитие флоэмы в растущем кончике корня, как отмечает Н. В. Обручева (1965), связано с непрерывным притоком пластических веществ к интенсивно делящимся клеткам меристемы.

В зоне растяжения клетки уже не способны к делению. Здесь происходит их линейный рост, увеличение осевых размеров, благодаря чему кончик корня проталкивается дальше, и корень еще больше углубляется в субстрат. Кроме того, в зоне растяжения начинается интенсивная дифференцировка тканей и построение проводящей системы корня. Флоэма уже ясно дифференцирована, появляются элементы ксилемы — инициальные клетки сосудов, хорошо различимы еще не сформированные ткани коры и центрального цилиндра (рис. 2).

Длина зоны растяжения составляет лишь несколько миллиметров: 320 мкм у табака — *Nicotiana tabacum* (Эсау, 1965), 7 мм у кукурузы — *Zea mays* (Сытник и др., 1972).

В зоне корневых волосков происходит окончательная дифференциация клеток. Клетки однослойного дерматогена дают начало покровной ткани — эпиблеме или ризодермису; по своему строению и функциям она существенно отличается от покровной ткани надземных органов (эпидермиса). Клетки ризодермиса образуют корневые волоски и выделяют тонкий слой слизи из пектиновых веществ, который способствует склеиванию корневых волосков с частицами почвы и улучшает их контакт.

Под эпиблемой расположена первичная кора, состоящая из

тонкостенных паренхиматических клеток, характеризующихся общностью происхождения и берущих начало от периблемы. По К. М. Сытнику и др. (1972), первичная кора корня не аналогична коре стебля и представляет новое структурное образование, которое специфично для корня, поскольку в апикальной меристеме стебля отсутствует аналогичный периблеме участок, и все внутренние ткани стебля образуют так называемый корпс, который можно сравнить лишь с плеромой меристематической зоны корня, формирующей только его центральный цилиндр.

Внешний слой коры, расположенный непосредственно под эпиблемой и состоящий из одного (иногда нескольких) ряда многогранных плотно сомкнутых клеток, отличается от расположенных глубже клеток более крупными размерами и составляет экзодерму. При опадении корневых волосков клетки экзодермы в отличие от клеток эпиблемы пробковеют и хорошо предохраняют внутренние ткани корня от высыхания. На немикоризных всасывающих корнях древесных пород опробковение стенок клеток экзодермы происходит очень рано, но небольшая часть клеток при этом остается в функционально активном состоянии (Згуровская, 1958). Такие пропускные клетки в экзодерме корней ясеня (*Fraxinus excelsior*) составляют 18—19% всей поверхности сосущего корня (Сытник и др., 1972).

У растений засушливых местообитаний наружные тангентальные стенки клеток экзодермы утолщаются довольно сильно за счет пектиновых веществ, которые служат гидрофильным коллоидом, благодаря чему из почвы лучше адсорбируется и удерживается вода.

Центральную часть первичной коры занимают живые, тонкостенные, сильно вакуолизированные и часто рыхло распо-

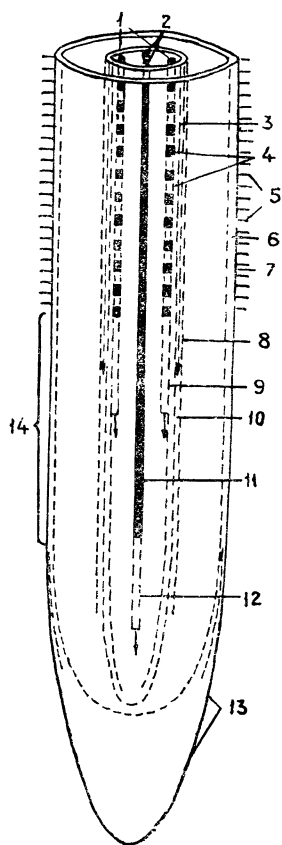


Рис. 2. Продольный ход дифференциации тканей в апикальной части корня (по Esau, 1965): 1 — ксилемный полюс, 2 — флоэмный полюс; 3 — перicycle; 4 — зрелые элементы первичной ксилемы, 5 — развитые корневые волоски; 6 — экзодерма; 7 — растущие корневые волоски; 8 — зрелая эндодерма с поясками Каспари; 9 — дифференцирующаяся ксилема; 10 — дифференцирующаяся эндодерма; 11 — зрелые элементы флоэмы; 12 — дифференцирующиеся элементы флоэмы; 13 — чехлик; 14 — зона растяжения

ложенные паренхимные клетки, составляющие мезодерму. У некоторых растений межклетники обладают свойствами аэренхимы, а у других (например, в микоризных корнях) они отсутствуют.

А. М. Pridgmore и др. (1983) методами световой и электронной микроскопии изучали тилосомы на поперечных срезах корней орхидных. Они представляют собой волокнистые тельца — одревесневшие выросты стенок клеток внутреннего слоя веламена, расположенных по соседству с тонкостенными пропускающими клетками экзодермы. Тилосомы обнаружены в корнях многих, почти исключительно эпифитных таксонов орхидных. По форме образований выделено 7 четких морфологических типов тилосом: губчатые, пластинчатые, дисковидные, перепончатые, яченистые, столбчатые (палочковидные) и складчатые. Установлено, что пластинчатый тип — наиболее обычная форма и встречается у всех представителей семейств. Некоторые морфологические типы тилосом оказались специфичными для родов или подтриб семейств.

Изучая анатомическое строение корня у ряда эпифитных орхидных, D. H. Benzinger и др. (1983) показали наличие клеток для аэрации — они с тонкими наружными стенками и нередко с разрушенными внутренними. Кора корня состоит из живых паренхимных клеток, нередко содержащих хлоропласты, и разбросанных между ними идиобластов с неравномерно утолщенными нелигнифицированными стенками, причем утолщения обычно обращены к межклетникам. Авторы полагают, что идиобласты могут менять свой объем и служат для запасаания воды, а утолщение стенок препятствует проникновению воздуха внутрь идиобластов.

F. Norris (1913) обратил внимание на более сильное развитие воздухоносных полостей в корнях кукурузы (*Zea mays*) в условиях водных культур, чем при выращивании в плодородных почвах. Автор сделал вывод, что развитие воздухоносных полостей в основном зависит от количества доступного воздуха в среде. Затем D. C. Mc. Pherson (1939) установил, что образованию воздушных полостей предшествует разрушение протоплазмы в группе клеток и гибель этих клеток в результате накопления ацетона, ацетальдегида и муравьиной кислоты в корнях в анаэробных условиях. Оказалось, что не только недостаток кислорода, но и повышение температуры и вызванное этим усиление частоты дыхания приводит к ускорению образования воздухоносных полостей в корнях.

Аэренхима формируется в корнях растений в самых различных условиях произрастания. Причем структура и характер развития аэренхимы в корне для каждого вида растений специфичны. У бодяка болотного (*Cirsium palustre*), б. разнолистного (*C. heterophyllum*), б. огородного (*C. oleraceum*), чемерицы Лобеля (*Veratrum lobelianum*), кровохлебки лекарственной (*Sanguisorba officinalis*) и синеголовника плосколистного (*Eryngium planum*) аэренхима лизигенного типа, а у бодяка розового (*Cirsium arvense*),

лаготиса уральского (*Lagotis uralensis*)—схизогенного (Таршис, Шутьпина, 1976).

Во внутренних слоях сложно развитой коры корня гидрофитов многочисленные воздухоносные полости разделены радиальными диафрагмами из 1—2 слоев паренхимных клеток. В корнях тростника (*Phragmites australis*) воздухоносные лакуны занимают около половины объема корня.

Внутренний слой клеток первичной коры, образующих плотное, без межклетников, кольцо вокруг центрального цилиндра, представляет собою эндодерму, которая наиболее четко выражена особенно у однодольных растений. В своем онтогенезе эндодерма проходит три ступени. У молодых корней клетки эндодермы имеют тонкую оболочку с небольшими темными полосками на каждой радиальной стенке. Полоски эти называются каспаровскими утолщениями и образуются благодаря отложению в стенках клеток в виде неправильной продольной полоски, устойчивой к щелочам и кислотам комплекса жирных кислот, богатых небелковыми азотистыми соединениями и лигнином. Со временем равномерно по всей стенке клеток эндодермы (за исключением только внешней) образуется субериновая пластинка. Затем на эту вторичную стенку накладываются слои целлюлозы, которые могут быть лигнифицированы и содержать различные включения (например, кремневую кислоту).

Изредка точно так же утолщаются прилегающие к эндодерме клетки внутренней коры, и тогда может появиться эндодерма (состоящая как бы из нескольких слоев), непроницаемая для воды. У злаков утолщение стенок эндодермы распространяется только на внутреннюю и боковые стенки, в то время как передняя остается неутолщенной (Рожевиц, 1937).

Проникновение воды через кору к сосудам при утолщении стенок эндодермальных клеток осуществляется по тонкостенным пропускным клеткам, расположенным в эндодерме. Эти клетки сохраняются примерно в 5 см от кончика корня, выше же поперечные стенки клеток эндодермы (как и продольные) пропитываются пробкой и становятся непроницаемыми для воды и растворенных в ней веществ. Вследствие этого поперечное и радиальное передвижение поглощенных веществ на этих участках корня становится невозможным. Но на участках, где отсутствуют пропускные клетки, образуются боковые корни, которые активно поглощают питательные вещества и подают их в сосуды основного корня (Колосов, 1962).

Эндодерма — водонепроницаемое и прочное механическое образование — выполняет двойную роль: препятствует чрезмерному испарению корнем воды, особенно при отмирании коры, защищает проводящую систему корня от вредных колебаний тургора при различных условиях увлажнения. Эндодерма выполняет, кроме того, роль барьера, препятствующего вытеканию из стелы росто-

вых гормонов, которые накапливаются в перицикле и обуславливают в последнем заложение боковых корней.

Центральная часть корня, включающая систему проводящих тканей, представлена стелой, или центральным цилиндром, который развивается за счет дифференциации плеромы и четко отграничен от коры. Стела корня составлена проводящими тканями — ксилемой и флоэмой. Промежуточные клетки образуют соединительную ткань, а поверхностные — перицикл. Последний в корнях семенных растений выполняет три функции: 1) в нем закладываются боковые корни (при вторичном утолщении возникают перидерма, а против протоксилемы — участки камбия); 2) дает начало придаточным почкам у корнеотпрысковых растений; 3) восстанавливает апикальную меристему после повреждения кончика корня.

У однодольных растений, обычно не обладающих способностью к вторичному росту, перицикл вскоре же подвергается частичной или полной склерификации. Перицикл может отсутствовать в корнях некоторых водных и паразитных растений (*Eichornia speciosa*).

L. Morot (1885) различал три типа перицикла: 1) однородный (подразделяющийся на однослойный и многослойный); 2) неоднородный; 3) неполный. Для голосеменных растений типичен многослойный перицикл, а среди покрытосеменных наиболее распространен однослойный перицикл. Но многим однодольным (*Poaceae*, *Smilax*, *Agave*, *Cordyline*, *Palmae*) и некоторым двудольным (*Celtis*, *Morus*, *Salix*, *Castanea*) свойствен многослойный перицикл. Часто перицикл бывает неоднородным — многослойным вокруг всей стелы. У ореха (*Juglans regia*) против протоксилемы перицикл бывает большей мощности, чем на других участках вокруг стелы. У бобовых (*Fabaceae*) он дву- или многослойный против ребер протоксилемы и однослойный против протофлоэмы, у лоха голого (*Elaeagnus glabra*), фикуса грушевидного (*Ficus pyriformis*), тута белого (*Morus alba*) — одно- или многослойный против протоксилемы и более мощный — против протофлоэмы. У ряда растений перицикл бывает неполным из-за нарушения его непрерывности. Против протоксилемы (*Poaceae*, *Cyperaceae*) или против протофлоэмы (*Potamogetonaceae*) перицикл прерывается дифференциацией соответствующих этим участкам элементов первичной проводящей системы, благодаря чему проводящие ткани непосредственно прилегают к пропускным клеткам эндодермы, что облегчает путь передвижения поглощенных веществ.

К перициклу примыкают чередующиеся между собой группы ксилемы и флоэмы с тонкостенными клетками паренхимы между ними, называемыми иногда соединительными клетками, очень плотно прилегающими друг к другу, не образующими межклеточных промежутков и обычно утолщающимися и древеснеющими. Если ксилемные группы доходят до середины стелы, то сердцевина отсутствует, если не доходят, то там образуется сердцевина.

Элементы ксилемы корня дифференцируются в центростремии-

тельном направлении. При такой экзархной ксилеме первые сосуды пучка — протоксилема — бывает локализована по периферии центрального цилиндра, а метаксилема — ближе к его центру. Как отмечает К. Эсау (1969), скульптура клеточных оболочек не является достаточно надежным критерием для разграничения протоксилемы от метаксилемы, особенно в корнях, но сосуды метаксилемы обычно значительно больше в диаметре, чем клетки протоксилемы, хотя переход от узких элементов ксилемы на полюсах к широким в центре обычно постепенный. Флоэма тоже дифференцируется в центростремительном направлении, поэтому протофлоэма располагается ближе к периферии, чем метафлоэма. У мелких корней метафлоэма может отсутствовать.

У двудольных между флоэмой и ксилемой остается слой недифференцированных клеток прокамбия, преобразующихся затем в камбий. Поскольку начало дифференциации проводящей системы связано с появлением протофлоэмы и протоксилемы, они служат ориентиром направления этой дифференциации в поперечном сечении и место расположения первых клеток проводящей ткани обозначают как полюса дифференциации флоэмы и ксилемы (протофлоэмные и протоксилемные полюса). Обычно число протоксилемных и протофлоэмных полюсов бывает равным, и они при заложении непосредственно под перициклом располагаются, чередуясь между собой, что обеспечивает одинаковое их положение по отношению к тканям коры. Такая радиальная структура, являющаяся отличительной особенностью первичного строения стелы корня, непосредственно связана с функцией поглощения и целесообразна с точки зрения образования боковых корней (Сытник и др., 1972).

По своему строению сосуды у злаков бывают сетчатыми, лестничными или точечными и никогда не бывают кольчатыми и спиральными. Сосудистые пучки расположены сходящимися к центру группами. Диаметр сосудов всегда увеличивается от периферии к центру (Рожевиц, 1937).

У ксероморфных и многих мезоморфных злаков кора корня вскоре же начинает отмирать, разрушаться, и зрелые функционирующие корни бывают представлены только центральным цилиндром с остатками сморщенной и старой коры (Николаэвский, Николаэвска, 1967).

В соответствии с числом протоксилемных полюсов различают несколько типов центрального цилиндра: 1) монархный — с одним протоксилемным и одним протофлоэмным полюсами в центральном цилиндре; встречается очень редко, лишь у некоторых папоротников (у тонковластника разрисованного); 2) диархный — с двумя протоксилемными и двумя протофлоэмными полюсами; встречается у некоторых папоротников, многих голосеменных и двудольных; 3) триархный — характерен для хвойных, бобовых и др.; 4) тетраархный, пентархный и гексархный — встречаются у

ряда двудольных; 5) полиархные корни особенно характерны для однодольных; встречаются также у хвойных. У некоторых пальм число ксилемных лучей достигает нескольких десятков.

Вторичное анатомическое строение корня связано с его латеральным ростом (утолщением), происходящим за счет деятельности вторичной меристемы — камбия и свойственно двудольным цветковым растениям и голосеменным, а также некоторым однодольным. Камбий закладывается сначала с внутренней стороны флоэмных тяжей, затем начинают делиться клетки периклила в зоне полюсов протоксилемы, и отложенные при этом внутрь дочерние клетки периклила соединяют участки камбия, замыкают его, образуя замкнутый извилистой лентой слой камбия между ксилемными и флоэмными тяжами. Постепенно камбий приобретает очертания кольца, поскольку против внутренней границы участков флоэмы вторичная ксилема формируется раньше, чем снаружки от участков протоксилемы. Периклинальные деления в периклиле, не связанные с образованием камбия, захватывают и всю окружность корня, а из наружных клеток, отложенных делющимся периклилом, возникает феллоген. Этот пробковый камбий снаружки откладывает слои пробки (феллемы), а конутри — феллодерму, трудно отличимую от паренхимы, которая возникла также из периклила еще

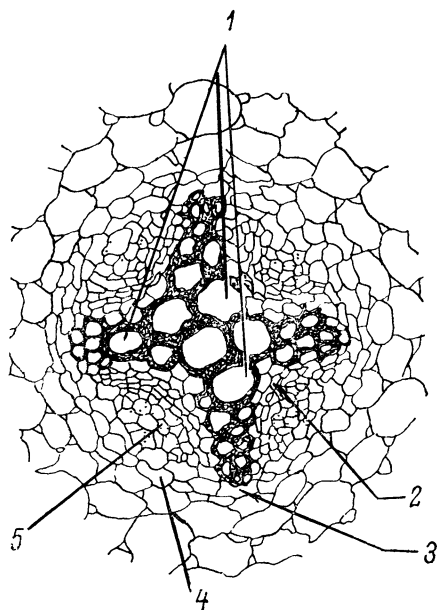


Рис. 3. Дифференциация камбияльного кольца в тетрарном корне лютика (*Ranunculus*): 1 — метаксилема; 2 — камбий; 3 — периклила; 4 — эндодерма, 5 — флоэма (по Сытнику и др., 1972)

до начала деятельности феллогена. Разрастание центрального цилиндра в результате вторичного роста вызывает разрывы и сbrasывание коры, а также эндодермы. При значительном утолщении

корней у древесных и некоторых кустарниковых растений образуется корка (рис. 3).

Вторичный рост корня у видов свеклы (*Beta*) вначале происходит нормально. Но вскоре деятельность камбия затухает и на смену первичному камбию закладываются кнаружи от первичной и вторичной флоэмы новые кольца (в количестве 8—12) камбия за счет дочерних клеток перидикла, откладываемых центростремительно в больших количествах по всему периметру корня. Эти добавочные кольца образовательной ткани в обычном порядке откладывают элементы флоэмы и ксилемы, формируя третичное строение корня. Камбиальные клетки не образуют непосредственно проводящие элементы, как это происходит при дифференциации плеромы, а комплексы вторичных проводящих тканей дифференцируются из дочерних клеток камбия (Сытник и др., 1972). В результате деятельности камбия кнаружи от дочерних его клеток дифференцируется вторичная кора, а во внутрь — вторичная древесина. В состав вторичной коры входят элементы флоэмы, клетки паренхимы, сердцевинные лучи, лубяные волокна, а также млечники и смоляные ходы. В состав вторичной древесины входят элементы ксилемы (сосуды и трахеиды), либриформ, древесинная паренхима, обычно наполняющаяся питательными веществами, и сердцевинные лучи.

Корни, формирующиеся в разные периоды онтогенеза растений, а также корни разных порядков ветвления отличаются между собой специфическими особенностями анатомического строения. По данным R. J. Preston (1943), зародышевый корень сосны (*Pinus*) в своей протоксилемной части тетрархный, с возрастом становится триархным, а затем и диархным. Первые удлиненные боковые его корни бывают диархными, а формирующиеся несколько позднее боковые укороченные корешки — монархными.

Особенно разительны отличия между зародышевыми и узловыми корнями злаков. Вторичные корни злаков характеризуются более сильным развитием сердцевинной паренхимы и коры, большим количеством лучей протоксилемы и флоэмы, большим диаметром сосудов и их суммарного сечения и наличием слоя склеренхиматизированных мелких клеток под экзодермой (Вакар, 1956).

Л. Д. Николаевская, В. Г. Николаевский (1968), изучая сравнительно-анатомическое строение корней злаков разных экологических групп юга Украины, установили, что у гидроморфных злаков (*Phragmites australis*, *Leersia oryzoides*, *Oryza sativa*, *Phalaroides arundinaceae*) центральный цилиндр занимает относительно небольшую часть (3—4%) площади поперечного сечения корня, а у мезоморфных (*Triticum durum*, *Secale cereale*, *Bromopsis inermis*) и ксероморфных злаков (*Stipa capillata*, *S. ucrainica*, *Festuca rupicola*, *Koeleria cristata*, *Agropyron pectinatum*) она обширнее (14—17%). Увеличение соотношения площади просветов сосудов и площади поперечного сечения корней ксерофитов способствует как

усилению прочности корней, так и повышению водопроводящей их способности.

В корнях многих растений имеются вместилища ряда секреторных веществ (смол, эфирных масел, каучука, гуттаперчи и др.). Вместилища секреторных веществ довольно разнообразны по своему устройству и происхождению: млечники, млечные и смоляные ходы, «желваки» и др.

Млечники, содержащие секрет в виде млечного сока, бывают членистыми и нечленистыми. При образовании членистых млечников несколько сильно разросшихся клеток соединяются друг с другом при помощи ответвлений, затем в местах соприкосновения клеток перегородки разрушаются и членики сосудов соединяются друг с другом. Нечленистые млечники — сильно разросшиеся гигантские ветвистые клетки, достигающие в длину даже нескольких десятков метров; они пронизывают все тело растения, образуя сеть млечных ходов, или систему млечников.

Членистые млечники характерны для представителей семейств *Paraveraceae*, *Campanulaceae*, *Asteraceae*, для известного каучконоса гевеи бразильской (*Hevea brasiliensis*) из сем. Молочайных (*Euphorbiaceae*) и др. Нечленистые млечники типичны для многих видов из сем. Молочайных (за исключением родов *Hevea* и *Manihot*), а также для Кутровых (*Aprocynaceae*) и Ластовневых (*Asclepiadaceae*).

Млечный сок растений содержит разнообразные вещества: алкалоиды — в млечном соке видов мака (*Paraver*) и чистотела (*Chelidonium majus*), каучук — в млечном соке гевеи бразильской (*Hevea brasiliensis*), тау-сагыза (*Scorzonera tau-sagyz*), гуттаперчу — в млечном соке бересклета бородавчатого (*Euonymus verrucosa*), смолы и эфирные масла — в млечном соке видов *Euphorbia*; он может быть окрашен в различные цвета — белый, желтый, оранжевый, даже красный.

Помимо млечников у многих растений в корнях имеются выделительные каналы, служащие вместилищами смол (*Coniferales*, *Umbelliferae*), слизи (*Cycodaceae*, *Gnetaceae*), камедей, или гумми (у видов *Astragalus* из подрода *Tragacanthae* и многих видов из сем. *Rosaceae*).

Эти смоляные, слизевые или камеденосные каналы могут возникать двумя путями. В первом случае клетки, окружающие межклетники, расходятся, часть из них сплющивается и в результате образуется обширная полость. Кроме образовавшихся таким способом схизогенных каналов, имеются и лизогенные полости, появляющиеся в результате разрушения и растворения группы клеток. Слизевые ходы имеются в корнях *Ginkgo biloba*, *Cycadaceae*, *Gnetaceae* и у некоторых других групп растений.

Смоляные ходы характерны для *Pinaceae*, а также для некоторых *Apiaceae* и значительного числа *Asteraceae*. У Араукариевых (*Araucariaceae*) смоляные ходы располагаются в первичной флоэ-

ме по 4—5 в каждом тяжёлом флеме в крупных и меньше — в более мелких корнях. У хвойных смоляной ход может быть одним, расположен в центре корня (*Abies*, *Cedrus*, *Tsuga*) или по одному в каждом протоксилемном полюсе (*Picea*, *Larix*, *Pseudotsuga*). У представителей семейств *Taxaceae*, *Taxodiaceae* и *Cupressaceae* в первичном центральном цилиндре смоляные ходы не образуются.

Камеденосные каналы астрагалов трагокантовых (*Astragalus* подрод *Tragacantha*) образуются в результате слизистого перерождения и окамеденевания сердцевинки, сердцевинных лучей и участков паренхимы коры. Трагокантовая камедь, или «гумми-трагант», является гидрофильным коллоидом, способным разбухать и удерживать до 60—80% воды. Поэтому считают, что камеденосная система служит приспособлением для удержания воды и перенесения растениями неблагоприятного засушливого летнего периода.

ФОРМИРОВАНИЕ И РОСТ КОРНЯ

В процессе эмбриогенеза переход от стадии предзародыша к стадии собственно зародыша начинается с образования по бокам предзародыша, двух примордиальных бугорков — зачатков семядолей, между которыми намечается впадинка-бороздка. На дне бороздки начинает формироваться почечка, а на противоположном ее конце, обращенном к микропиле, — гипокотиль, переходящий в корешок. В зрелом зародыше корешок имеет вполне развитый корневого чехлик.

Кроме главного корешка у зародышей колосовидных хлебных злаков, овса и кукурузы развиваются также зачатки придаточных корней. В зоне гипокотыля зародыша они обнаружены у *Impatiens scabrida* (Bertholdet, 1961), *Impatiens parviflora* (Кондратьева-Мельвиль, Водолазский, 1976).

Корни, зачатки которых закладываются в зародыше, принято считать зародышевыми, или первичными, в отличие от корней, формирующихся в постэмбриональный период развития растений. К первичным корням у злаков некоторые исследователи относят также и корни, формирующиеся в постэмбриональный период развития растений на coleoptильном узле (Красовская, 1952; Куперман, 1959; Комаров, 1966; Пацека, 1966) и на эпикотыле (Добрынин, 1958; Балюра, 1959; Крюгер, Баркова, 1959; Тарановская, 1959).

Г. М. Добрынин (1956), Д. И. Пацека (1966) к зародышевым причисляют все корни, формирующиеся на зародышевых образованиях, независимо от того, закладываются они в зародыше или нет. Н. З. Станков (1964) проявил большую осторожность: coleoptильные корни он не отнес ни к первичной, ни ко вторичной корневой системе, но отметил, что по морфологическому признаку и

физиологическим функциям они больше приближаются к зародышевым корням.

Г. Д. Пашков (1951) развил концепцию о метаморфизировании главного корня злаков в колеоризу, а все зародышевые корни считал его боковыми корнями, возникающими еще в период эмбрионального развития эндогенно внутри метаморфизированного в колеоризу главного корня. Однако, по наблюдениям М. С. Яковлева (1950), в зародыше яровой пшеницы колеориза обособляется после заложения корневого примордия. Как известно, боковые корни не могут образовываться раньше основного корня. Следовательно, этот факт опровергает концепцию Г. Д. Пашкова.

Исходя из утверждений многих исследователей об эндогенном заложении апикальной меристемы корня в тканях зародыша (Яковлев, 1950; Brown e. a., 1965; Эсау, 1969) в отличие от стебля, Т. Б. Соколовская (1967) утверждает, что отличие злаков от других групп растений состоит лишь в степени эндогенности заложения апикальной меристемы корня в тканях проэмбрио, а остальная эмбриональная ткань на корневом полюсе зародыша образует колеоризу. Поскольку эндогенное заложение зародышевого корня у злаков не является уникальным среди всех других групп растений, то это явление не может служить доказательством отсутствия у злаков главного зародышевого корня.

Большая часть придаточных корней закладывается эндогенно, обычно в непосредственной близости к дифференцирующейся проводящей ткани того органа, из которого они возникают (Guttenberg, 1940; Эсау, 1969). Известны случаи и экзогенного происхождения придаточных корней (Guttenberg, 1940). В молодых органах придаточные корни возникают из межпучковой паренхимы у границы центрального цилиндра, а в более старых — из радиальных лучей, но глубже, вблизи камбия. Иногда придаточные корни возникают в зоне камбия из его производных (Smith, 1936).

Придаточные корни возникают не только на стебле, листьях, корневых, луковичах, столонах, гипокотиле и эпикотиле, но и даже на соцветиях (Balasa, Chilom, 1968), почках (Эсау, 1969). По наблюдениям Г. И. Таршис (1973), придаточные корни, формирующиеся на корневых почках, закладываются в межпучковой паренхиме вблизи участков флоэмы и ксилемы будущего побега. Придаточные корни, формирующиеся на материнских корнях, закладываются в области радиальных лучей, в зоне вторичной меристематической ткани, напротив участков первичной ксилемы. В обоих случаях паренхимные клетки, залегающие между проводящими тканями материнского корня или почки, быстро дифференцируются в элементы проводящих тканей и осуществляют связь между ними.

Место заложения зачатка придаточного корня в стебле часто идентифицируют с перициклом (Stangler, 1956). Однако, как утверждает К. Эсау (1969), область стебля, обозначавшаяся как

перицикл, является по происхождению частично первичной флоэмой, частично межпучковой паренхимой, расположенной между двумя тяжами первичной флоэмы.

В зависимости от места заложения придаточные корни имеют разное анатомическое строение. По данным Е. А. Кондратьевой-Мельвилль, Л. Е. Водолазского (1976), у *Impatiens parviflora* корни на корневой шейке возникают из перицикла против экзархной ксилемы, являются ди-, тетрахными с метаксилемой в центре, обладают слабым вторичным ростом, остаются тонкими. На гипокотиле корни толстые, полиархные, с паренхимой в центре. Формируются они из массивных очагов меристемы, возникающих в перицикле, а позднее образуются из камбия.

Способность переносить погребение песком, речным илом обусловлена способностью образовывать придаточные корни. По наблюдениям С. J. Wiggows (1963), *Podocarpus totara* и другие новозеландские деревья переносят глубокое погребение речным илом: они образуют несколько этажей придаточных корней, отделенных значительным расстоянием друг от друга. Стволы *Nothofagus menziesii* развивают придаточные корни под толстым наростом мхов на высоте 3 м над поверхностью почвы.

Развитие корневой системы, по И. В. Красовской (1955), складывается из трех ростовых процессов: роста в длину, заложения новых боковых корней и утолщения корней.

Удлинение скелетных корней — главного и боковых первого порядка — обуславливает экстенсивность корневой системы и общую ее форму. Удлинение же многочисленных боковых корней низших порядков, вся поверхность которых обычно активна, обеспечивает увеличение поглощающей поверхности. Заложение боковых корней обуславливает интенсивность ветвления и является основным процессом, способствующим увеличению поглощающей поверхности. Непрерывное новообразование, рост корней и корневых волосков в период вегетации способствуют освоению растением все новых участков почвы.

Утолщение корней свойственно только двудольным и некоторым представителям однодольных. Ему подвергаются в основном скелетные корни. Утолщение обуславливает увеличение массы корней.

Боковые корни закладываются эндогенно, в зоне корневых волосков, окончательное формирование их происходит выше, на некотором расстоянии от кончика материнского корня. Отсутствие боковых корней вблизи апекса, по предположению К. Эсау (1969), связано с выработкой в клетках апикальной меристемы вещества, ингибирующего рост боковых корней. У папоротникообразных боковые корни, как правило, закладываются в эндодерме, а у голосеменных и покрытосеменных растений — в перицикле. При этом группа клеток перицикла претерпевает периклинальные и антиклинальные деления, в результате возникает в виде бугорка зача-

ток бокового корня, который продолжает рост, пробивает кору и выходит на поверхность материнского корня. Продвижение зачатка бокового корня через толщу клеток коры материнского корня осуществляется, по мнению одних исследователей, путем частичного растворения коровой ткани, у других — чисто механически (Guttenberg, 1940). Еще до выхода бокового корня на поверхность материнского корня в нем можно четко различать корневой чехлик, апикальную меристему и область первичных тканей молодого корня (Эсау, 1969).

У многих растений в заложении бокового корня принимает участие и эндодерма материнского корня, если образование бокового корня происходит в то время, когда эндодерма не имеет пятен Каспари и находится еще в меристематическом состоянии (у представителей *Cuscutaceae*, *Fabaceae*, многих видов водных растений).

Кармашки особенно сильно развиты у водных растений (*Hydrocharis*, *Lemna*, *Eichornia*), у которых может отсутствовать корневой чехлик. У некоторых растений (*Pistia*) из внутреннего слоя кармашка формируется эпиблема бокового корня (Эсау, 1969). Наличие обширных кармашков рассматривается как примитивный признак (Воронин, 1957) (рис. 4).

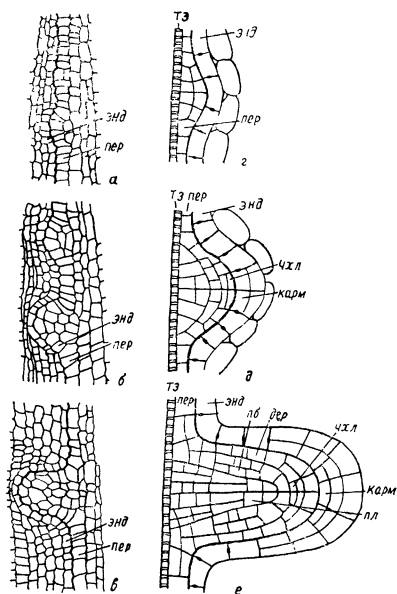


Рис. 4 Закладка бокового корня а — в — формирование зачатка бокового корня у сусака зонтичного (*Butomus umbellatus*), последовательные стадии; г — е — формирование бокового корня у двудольных с образованием кармашка (по Guttenberg, 1956); тз — трахеальный элемент главного корня; пер — перицикл; энд — эндодерма; кор — первичная кора; чхл — корневой чехлик; карм — кармашек; пб — эпиблема; пл — плерома

Наблюдается определенная закономерность в пространственном размещении боковых корней по отношению к полюсам дифференциации проводящих элементов материнского корня (Guttenberg, 1940). В диархных корнях зачатки боковых корней заклады-

ваются между полюсами дифференциации флоэмы и ксилемы или против полюса дифференциации ксилемы. При наличии более чем двух полюсов дифференциации ксилемы боковые корни у двудольных закладываются против этих полюсов, а у *Roaceae*, *Cyperaceae*, *Juncaceae* — против полюсов дифференциации флоэмы (Knobloch, 1954).

Связь проводящих систем бокового и материнского корней устанавливается через некоторое время путем дифференциации соединяющих их клеток — производных периклила в трахеальные и ситовидные элементы. По M. Thibault (1946), некоторые элементы проводящей системы в боковом корне созревают раньше, чем устанавливается базипетальная связь бокового корня с материнским. По J. G. Torrey (1951), дифференциация проводящих элементов вначале происходит в непосредственной близости к материнскому корню, а далее протекает в акропетальном порядке в боковом корне. Однако, как отмечает К. Эсау (1969), последовательность дифференциации проводящих элементов бокового и материнского корня в должной степени еще не изучена.

Связь между системами бокового и материнского корней бывает разнообразной. Если диархный боковой корень закладывается против протоксилемного полюса материнского корня, два ксилемных тяжа бокового корня бывают связаны непосредственно с одним полюсом дифференциации ксилемы материнского корня, против которого он закладывается, а два флоэмных тяжа — с двумя полюсами дифференциации флоэмы материнского корня. Если боковой корень закладывается между полюсами дифференциации ксилемы и флоэмы материнского корня, то элементы его проводящей системы бывают связаны соответственно с этими двумя полюсами. У однодольных (*Monstera*) ксилема бокового корня часто бывает связана с двумя или с большим количеством ксилемных тяжей материнского корня (Guttenberg, 1940). Благодаря превращению паренхимных клеток между периферическими тяжами и сосудами поздней метаксилемы в трахеальные элементы может быть осуществлена связь боковых корней с сосудами метаксилемы материнского корня (Rywasch, 1909). У растений, способных к вторичному утолщению, дифференциация вторичных тканей материнского и бокового корней происходит в неразрывной связи друг с другом, и ксилема бокового корня в базальной его части бывает погружена в ксилему материнского корня (Эсау, 1969).

R. S. Russel (1977) считает, что на старых частях осевых корней, между боковыми его ответвлениями, возникшими ранее из периклила по ходу роста осевого корня, новые боковые ответвления не возникают. Однако это совершенно неверно. С возрастом растений между акропетально сформировавшимися обычными боковыми корнями без определенной последовательности возникают новые ответвления, которые были отнесены к числу ризогенных придаточных корней (Василевская, Кондратьева, 1955; Кондратье-

ва-Мельвиль, 1957; Kutschera, 1960; Михайловская, 1961, 1968, 1981; Воронин, 1964). Некоторые из этих корней обладают камбиальной активностью, не отличаются по строению от обычных боковых корней, но в связи с заложением и развитием их на корнях вторичного строения считаются придаточными постоянными корнями. Другая группа пещных боковых корней, сохраняющих первичное строение в течение всей жизни, характеризуется массовым появлением на опробковевшей части старых корней у многолетних растений засушливых зон в период выпадения дождей и известных как эфемерные корни; они не имеют перидермы, покрыты ризодермой, первичная их ксилема обычно диархного типа (Таршис, Комарова, 1976). И. С. Михайловская (1968) называет эти корни придаточными временными корнями. Образование их на главном корне травянистых многолетних происходит против лучей протоксилемы в камбиальной меристеме первичных лубодревесинных лучей корня вторичного строения, генетически связанных с корнеродными участками перицикла корня первичного строения.

Ризогенные придаточные корни считаются генетически отличными от боковых корней, формирующихся в акропетальном порядке накануне прохождения вторичных изменений (Сытник и др., 1972), и исходя из возрастного строения корнеродной ткани, отождествляются с придаточными корнями. Не следует боковые корни, возникающие на многолетних корнях вторичного строения, относить к категории ризогенных придаточных корней. Это, по существу, боковые корни первого порядка, отличающиеся только тем, что возникают из перицикла и не по ходу роста осевого корня (Байтулин, 1976). Н. С. Воронин (1964) считал подобные корни тоже дополнительными, или вторичными, боковыми корнями.

Ю. А. Урманцев, А. М. Смирнов (1962) обратили внимание на то, что в изолированной культуре в колбе корни люцерны образуют петельку, и большинство боковых корней вырастает на внешней выпуклой стороне петельки. Аналогичная картина наблюдается и в природных условиях. Боковые корни последующих порядков чаще всего образуются на изгибах корней предыдущего порядка, причем только на внешней выпуклой стороне изгиба, и нам не удалось наблюдать случаев образования на вогнутой стороне.

Н. С. Воронин (1960) наблюдал групповое (по 2—3) образование боковых корней на придаточных корнях *Juncus articulatus*. Образование «двойных» или «тройных» корешков происходит в результате раннего заложения и развития боковых корней и их последующих ответвлений или замещающих корней.

По наблюдениям Р. Gracza (1970), у проростков клещевины (*Ricinus communis*), когда главный корень достигает длины 1—1,5 см, ниже корневой шейки появляется 4 зачатка боковых корней, затем через некоторое время на границе корневой шейки и стеблевой части гипокотили образуются следующие 4 зачатка боковых корней, которые автор называет базипетальными. Ниже

позднее развиваются акропетальные боковые корни. Такой порядок развития боковых корней автор назвал биполярным ростом боковых корней. Это неверно. На самом деле так называемые базипетальные боковые корни представляют собой типичные придаточные гипокотильные корни.

Корни обладают высокой динамичностью. В процессе развития растений периодически происходит не только образование, но и отмирание значительной части мелких корней. Циклическая смена корней («корнепад», по В. А. Колесникову, 1974) является нормальным ростовым явлением, присущим всем растениям, способствующим продвижению корневой системы к новым источникам почвенного питания. Сама периодичность роста корней в основном обусловлена сезонными изменениями окружающей среды.

Надо отметить, что литературные данные о волнообразном характере роста корней весьма разноречивы. Так, В. А. Колесников (1962) отмечает у плодовых деревьев 1—3 волны роста за вегетационный период. По D. Adkinson, S. A. Wilson (1979), четко выражены два периода максимального роста корней плодовых растений — в конце весны и середине лета. И. Г. Андронов (1955) в Средней Азии у плодовых культур отмечает 5 волн роста корней за вегетацию, Л. А. Ершов (1964) в Крыму — до 8 волн за год.

Исследователи, работающие в районах, где случаются периоды засухи, считают, что летний спад роста корней происходит из-за недостатка влаги (Колесников, 1954; Муромцев, 1963). Однако летний спад интенсивности роста корней наблюдается и при достаточном увлажнении почвы (Семин, 1959; Афанасьев, 1963; Воронцова, 1965). Одни объясняют летний спад интенсивности роста корней перегревом почвы (Колесников, 1952; Кошелева, 1962), другие считают, что высокие температуры почвы могут тормозить рост корней только в крайне редких случаях (Муромцев, 1969). Есть мнение, что летний спад роста корней вызывается недостатком питательных веществ в результате оттока их в надземные части растений (Канивец, 1958; Колесников, 1959; Кошелева, 1962; Ершов, 1964).

Интенсивность роста корней зависит от целого ряда причин как внутренних, обусловленных особенностями растений, так и внешних, характеризующихся сочетанием факторов окружающей среды. В литературе широкое распространение получило представление о прекращении роста корневой системы растений в репродуктивный период. Однако К. М. Сытник и др. (1972) убедительно показали, что в этот период новообразование корней не замедляется, а продолжается (часто прежними темпами) вплоть до стадии восковой спелости зерна, а деградация корневой структуры начинается лишь после массового отмирания листьев. Такое явление четко прослежено нами и у однолетних зернобобовых культур (Байтуллин, 1976).

Рост растений рассматривался как процесс только количест-

венных изменений. Однако он связан и с образованием новых структур (Реймерс, 1956; Ефейкин, 1957); вегетативный рост и репродуктивное развитие растений находятся в тесном взаимодействии и противоречии (Чайлахян, 1958). Представление о преимущественном значении в процессах онтогенеза какого-либо одного органа (лист, корень) не обосновано (Мошков, 1950; Чайлахян, 1958). Взаимодействие органов характерно для всех этапов онтогенеза, и растения проходят эти этапы как целостные организмы, в тесной зависимости от условий внешней среды (Чайлахян, 1958). Многие этапы ростовых процессов корней и надземных органов растений протекают синхронно.

Основными регуляторами роста растений стимулирующего характера считаются ауксины, гиббереллины, цитокинины, антезины, а ингибирующего характера — абсцизины, этилен. В образовании и росте корней доминирующая роль принадлежит ауксинам, а в формировании и росте стеблей и листьев — гиббереллинам (Чайлахян, 1982). В частности, ауксины индуцируют рост корня, и ризогенез протекает активно только благодаря воздействию ауксинов (Кефели, 1974). Ауксины способствуют притоку питательных веществ к зонам, где они локализованы (Максимов, 1941), являются регуляторами передвижения и распределения веществ (Ракитин, 1963) и вызывают образование корней в местах обработки ими (Кефели, 1974).

Если отрезать кончик корня, то это, как известно, приведет к усилению ветвления; поскольку ауксины стимулируют рост корня в значительно меньших концентрациях, чем стебля, то высокая концентрация ингибирует рост корня. Стимуляция роста корня гетероауксинами отмечена при концентрации 10^{-10} М, а концентрация 10^{-8} М угнетала рост (Потапов, 1967).

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ КОРНЯ

Расчленение тела высших растений и образование органов — стебля, листа и корня было вызвано переходом их в наземную среду, где растения лишены возможности поглощать воду всей своей поверхностью, как в воде. Первоначально функции поглощения воды, элементов минерального питания, а также прикрепления к субстрату выполнялись ризоидами — выростами поверхностных клеток растения. С увеличением размеров и сильным развитием поверхностей наземных органов ризоиды не могли успешно выполнять свои функции.

Вертикальное положение тела растения оказалось необходимым для более выгодного расположения листьев, кроме того, при нем стало возможно эффективное использование солнечного света и углекислоты воздуха, обеспечивалось энергичное снабжение водой и элементами минерального питания из почвы. Оно и привело

к возникновению специализированного органа поглощения воды и минеральных веществ из почвы — корня, обладающего большими возможностями для выполнения этих функций.

Пространственное разделение двух вегетативных органов — корня и листа, необходимость быстрого передвижения воды к листьям и органических веществ из листьев к другим органам вызвало появление и развитие проводящей системы внутри тела растения. Проводящие клетки — трахеиды, затем трахеи, а также ситовидные трубки постепенно начинают группироваться в закономерные сочетания — пучки. Первоначально они занимают центральное положение внутри тела осевого органа, и возникает центральный цилиндр (стель) сначала в виде простейшей протостели. Затем, с увеличением стебля и листового аппарата, появляются более сложные типы стели.

О сущности происхождения корня, так же как и стебля, нет единого мнения. Согласно теории анафита, основателем которой является знаменитый немецкий поэт и ученый Вольфганг Гёте, корень, так же как и стебель, представляет собой метаморфоз листа.

Немецкий ботаник А. Браун в середине прошлого столетия высказал предположение об абсолютной необратимости трех основных органов высших растений — корня, стебля и листа. Эти органы могут внешне сильно видоизменяться, но никогда не переходят друг в друга. Однако в 1980 г. С. И. Ростовцев детально описал превращение корней в побеги у некоторых папоротников — *Asplenium scolopendrium* и некоторых видов *Platycerium*.

Поэтому высказывалось даже мнение о происхождении корня в процессе эволюции подземных побегов в результате потери ими листовых образований и дифференциации общих первичных осевых органов, давших начало побегам и корням (Серебряков, 1952).

Филогенез наземных высших растений протекал от форм бескорневых к растениям, обладающим настоящими корнями. Среди современных высших растений лишены корней Bryophyta, Psilophyta, все остальные типы обладают настоящими корнями, за исключением сравнительно редких случаев вторичной утраты корней у некоторых водных и сапрофитных видов рода *Urticularia*, *Ceratophyllum*, *Corallorhiza* и др. (Серебряков, 1952).

Первые этапы развития и усложнения отдельных органов растения хорошо прослеживаются на примере риниофита (Rhyniophyta). Представители вымершего рода *Rhynia* — *R. major*, *R. gwynne-vaughanii* — еще не имели корня, но растения были снабжены подземным телом в виде дихотомически ветвящейся горизонтальной оси, стелющейся по земле и напоминающей корневище. Теломы, называемые ризоидами, были покрыты пучком одноклеточных волосков — ризоидов. Эти корневища у *Rhynia* P. W. Zimmerman (1930) считал исходными формами корней более поздних наземных растений (цит. по Серебрякову, 1952). У ископаемого

представителя плауновидных (*Lycopodiophyta*) *Asteroxylon* на корневидных развивались тонкие вилообразные разветвления, имеющие вид корней. Эти разветвления некоторые исследователи тоже рассматривают как зачатки настоящих корней. Итак, корни возникли из теломов путем их приспособления к подземному образу жизни.

В связи с дальнейшим усложнением тела растений, возникновением и совершенствованием листового аппарата шло усложнение и подземных органов растения. Первыми наземными растениями, обладавшими настоящими корнями, стали более высокоорганизованные папоротниковидные (*Polypodiophyta*); у них наряду с сильным развитием листьев наблюдается глубоко уходящая в почву разветвленная корневая система, возникшая в результате изменения ризоидов псилофитовидных (*Psilotophyta*).

Эволюция корней от их первичного облика до настоящего развития не стала еще по-настоящему предметом специальных исследований. Исключением являются попытки профессора Н. С. Воронина на основе сравнительного анализа данных по анатомической структуре верхушечных меристем корня, анатомических закономерностей корнеобразования, особенностей строения коры и стели корня и сопоставления их с филогенией высших растений наметить основные пути эволюции корней у растений (Воронин, 1956, 1957, 1964). Как отмечает Н. С. Воронин (1956), начиная с середины XIX в. в работах ряда классиков анатомии растений были накоплены материалы, свидетельствующие о значительном разнообразии в строении верхушечных меристем корня и отличительных их особенностях в различных группах растений.

В кончиках теломов риний, считающейся исходной группой высших растений, была обнаружена группа инициальных клеток (Zimmerman, 1930). У большинства ныне живущих папоротниковидных (*Polypodiophyta*) имеется одна-единственная верхушечная клетка, а наиболее примитивные папоротники — мараттиевые (*Marattiales*) обладают несколькими инициальными клетками. Осмундовые (*Osmundales*) занимают промежуточное положение в филеме между эуспорангиатными (*Eusporangiatae*) и лептоспорангиатными (*Leptosporangiatae*) папоротниками, и верхушечная меристема корня у них носит переходной характер, т. е. может иметь 1 или 2—3 инициальные клетки. Поэтому Н. С. Воронин (1956) устанавливает для папоротников направление эволюции от неопределенной группы клеток к единственной верхушечной клетке и считает, что такое направление эволюции, возможно, связано с медленным ростом корней и побегов папоротника.

Апикальные меристемы различных групп отдела голосеменных (*Gymnospermae*) имеют большое сходство, несмотря на различия в их происхождении. Инициальные клетки, расположенные в виде поперечной пластинки между чехликом и плеромой, откладывают ряды клеток наружу (в сторону чехлика) и внутри корня (в сто-

рону плеромы). Но для хвойных (Pinidae) и гнетовых (Gnetaceae) отмечено наличие двухслойной инициальной пластинки, нижний слой которой откладывает клетки только в чехлик, а внутренний — в плерому. При таком строении плерома имеет собственные инициали (рис. 5).

Корни цветковых растений характеризуются разнообразием типов верхушечных меристем. Рассматривая распределение типов меристем кончиков корней по филемам цветковых растений, Н. С. Воронин (1956) установил определенную эволюционную связь. У наиболее примитивных среди цветковых растений специализация инициальных клеток даже меньше, чем у голосеменных. Поэтому данный тип рассматривается как более примитивный и от этого порядка прослеживается эволюция как среди двудольных, так и однодольных. У двудольных и почти во всех высших порядках цветковых растений преобладает наиболее совершенный тип, имеющий группу инициальных клеток, дифференцированных на отдельные слои.

Типы корней, имеющие группу менее дифференцированных (пор. Lamiales, Juglandales, Rosales) и недифференцированных (пор. Urticales, Fagales, Betulales и др.) инициальных клеток, распространены среди более примитивных (главным образом раздельнолепестных) цветковых растений.

Н. С. Воронин (1956) отмечает: чтобы представить эволюцию апикальных меристем корня у покрытосеменных, необходимо выяснить также эволюционное соотношение 1) открытого и закрытого типов апикальных структур, 2) апикальных типов у двудольных и однодольных. «Закрытые» типы имеют ограниченные друг от друга инициали различных гистогенов, вследствие чего исключена возможность обмена клеточным материалом между корой и чехликом, корой и стелой. В «открытых» же типах «центральные» клетки дают материал для всех гистогенов, лишенных таким образом собственных постоянных инициалей. Открытый тип меристем явно относится к более примитивным порядкам. Его можно найти у Magnoliales, Nymphales, Ranunculales и др., у раздельнолепестных (например, Rosales, Fabales, Myrtales, Euphorbiales, Malvales и др.), а из однодольных — у Liliales, Arales, Palmales, Alismatales и др.

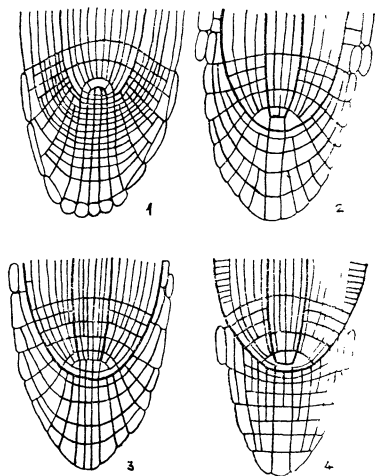


Рис. 5. Типы развития корневых меристем: 1 — голосеменных; 2 — двудольных; 3 — лилейных; 4 — злаков (по Guttenberg, 1956)

Распределение типов верхушечных меристем по филеме цветковых растений обнаруживает большое сходство с распределением типов перицикла (Воронин, 1945). В ходе эволюции перицикл получил более регулярное строение, выраженное в стабилизации числа и форм его клеток. Прimitивные (многослойные) типы перицикла характерны для тех же самых порядков и семейств, стоящих внизу филемы, особенно для магнолиевых (*Magnoliales*), лютиковых (*Ranunculales*), перечных (*Piperales*), бобовых (*Lamiales*), буковых (*Fagales*), крапивоцветных (*Urticales*), розоцветных (*Rosales*), а из однодольных — для лилейных (*Liliales*) и початкоцветных (*Spadiciflorae*). Среди более продвинутых в эволюционном отношении порядков многослойный перицикл встречается в виде исключения, распространены однослойный перицикл и совершенные типы верхушечных меристем. Такое совпадение не случайно, оно отражает общее направление эволюции корневых меристем в сторону упрощения и специализации (Воронин, 1956).

Эволюция верхушечных меристем у высших растений протекала путем многократного и независимого возникновения сходных структур. Параллельно возникли закрытые структуры у однодольных и двудольных. В различных линиях эволюция происходила в общем в одном направлении — к дифференциации чехлика, протодермы, коры и стелы, к стабилизации границ между ними и возникновению самостоятельных инициальных клеток для каждого из этих частей корня. Усовершенствование верхушечных меристем шло в направлении обеспечения наилучшего питания инициальных клеток, а следовательно, и их наиболее интенсивной работы в направлении наибольшей структурной пластичности и наилучшей защиты инициальных клеток (Воронин, 1961).

Апексы с недифференцированной группой инициальных клеток дали начало апексам с единственной инициальной клеткой, а также апексам с инициальными клетками, образующими гистогенетически независимые слои стелы, коры и чехлика. Апексы голосеменных зябли от структур, сходных с апексами современных маратиевых папоротников. Открытый тип апексов у покрытосеменных более примитивен, чем закрытый тип, и может быть выведен из апексов голосеменных (Воронин, 1956).

Характер корнеорождения тесно связан с рядом особенностей верхушечных меристем и может служить одним из показателей эволюционной продвинутой ризофитов (Воронин, 1964). Наиболее примитивная форма ветвления корней — дихотомия — типична для зябли папоротника из рода ползушник (*Isocetes*), большинству плаунов (*Lycopodium*), селягинелл (*Selaginella*), встречается у некоторых ужовниковых (*Ophioglossales*) и у симбиотрофных корешков некоторых голосеменных — у саговниковых (*Cycadopsida*), гинкговых (*Ginkgopsida*) и хвойных (*Pinidae*). При переходе к монокодию происходит погружение зачатков боковых корней внутрь материнского корня, т. е. возникает эндогенность. У папо-

ростников корнеобразование локализовано в эндодерме, а у хвощей и семенных растений — в перицикле.

При заложении бокового корешка клетки материнского корня, расположенные снаружи от зачатка, делятся, увеличиваются в объеме и образуют корневой кармашек. У хвощей и большинства семенных растений в связи с локализацией корнеобразования в перицикле кармашек образуется из клеток эндодермы, но у сосновых — из клеток перицикла. У папоротников зачаток корня возникает из одной клетки эндодермы, а кармашку дают начало клетки коры, расположенные снаружи от зачатка. У *Lycopodiales* в связи с дихотомией кармашек отсутствует. Распределение различных типов кармашка, описанных для многочисленных растений Tieghem Ph. van Douliot (1888), по филеме высших растений показывает большое сходство с распределением типов верхушечных меристем и перицикла (Воронин, 1945, 1956, 1957). У более примитивных растений кармашек более объемистый, слабо дифференцированный, существует длительное время; в продвинутых группах наоборот, он однослойный, быстро распадается, а иногда отсутствует (Воронин, 1957). В ходе эволюции корнеобразование изменилось от дихотомического к моноподиальному ветвлению.

Локализация зачатков боковых корней в эндодерме ограничила структуру, пластичность корневых систем у папоротников так же, как дихотомия ограничила пластичность корневых систем у плаунов. Заложение придаточных корней вблизи верхушечных меристем побегов также сильно ограничило пластичность корневых систем всех папоротниковидных. Локализация зачатков боковых корней в перицикле и способность к образованию дополнительных боковых ответвлений на осевых корнях значительно увеличили пластичность корневых систем семенных растений (Воронин, 1957).

Кора корня в ходе эволюции тоже претерпела ряд существенных изменений. Так, у *Lycopsidea* экзодерма совершенно отсутствует, за исключением селягинелл (Mager, 1907). Экзодермы нет также у эвзоней (*Equisetineae*) и папоротников (*Filices*) (Румпф, 1904; Plant, 1910). Среди голосеменных отмечена однослойная или многослойная экзодерма на корнях саговниковых, гинкго и большинства хвойных (Plant, 1910; Noelle, 1910; Guttenberg, 1943). Еще более дифференцирована экзодерма у покрытосеменных.

Корни двудольных, быстро переходящие ко вторичному утолщению и сбрасывающие кору, в большинстве своем имеют однослойную экзодерму. Наибольшей дифференциации достигает экзодерма у однодольных, в длительно существующих первичных корневых структурах, в которых часто возникают пропускные клетки и ф-образные утолщения. Все это свидетельствует о повышении эволюционной приспособленности экзодермы от птеридофитов к покрытосеменным.

У плаунов нет типичной эндодермы с полосами Каспари, а имеется лишь 1—4-слойная паренхимная обкладка, срединные пла-

стинки в которой быстро одревесневают, — «эндодермоидная обкладка» (Mager, 1907). У селягинелл эндодерма сначала имеет широкие полосы Каспари, затем образует одревесневшие слои и значительное утолщение стенок. У изюта отмечена первичная эндодерма. Хвощи имеют двухслойную эндодерму, наружный слой образует узкие полосы Каспари, а внутренний соответствует перicycle. По данным Г. Румфа (1904), у эуспорангиатных папоротников эволюционно более примитивна эндодерма, имеет широкие полосы Каспари — первичную ступень. У большинства лептоспорангиатных папоротников эндодерма переходит во вторичную ступень. Все голосеменные имеют типичную эндодерму: полосы Каспари заменяются субериновым слоем, который покрывает все стенки.

У покрытосеменных эндодерма достигает третичного состояния, однако не у всех видов, некоторые вообще лишены эндодермы. Это связано с разнообразием жизненных форм, которым отличаются покрытосеменные. Нет эндодермы, например, у некоторых паразитических форм заразики (*Orobanche*), омелы (*Viscum*), кассии (*Cassia*) и др. (Воронин, 1964).

Число слоев коры в процессе эволюции уменьшалось, и это способствовало развитию тонких корней. Среди покрытосеменных тончайшими корнями обладают преимущественно высоспециализированные порядки: *Poales*, *Cyperales*, *Juncals*, *Ericales*, *Urticales*, *Caryophyllales*. Следовательно, тонкость корней в какой-то мере отражает эволюционную подвинутость корневых систем (Воронин, 1964).

Механические ткани в коре корня неоднократно претерпевали усложнения и упрощения в различных линиях эволюции высших растений. Словом, кора, состоящая из сложной системы тканей, прошла определенный эволюционный путь (Воронин, 1964).

Исходной для эволюции проводящих тканей корня была протостела, состоящая из плотной группы трахеид, окруженных сплошным чехлом флоэмоподобной ткани; ксилема была эндархной, т. е. ее развитие шло от центра наружу. Такого рода протостелу имели риниевые. Похожее расположение флоэмы в виде сплошного или почти сплошного чехла можно наблюдать в корнях многих плаунов и селягинелл (Emberger, 1952; Мейер, 1958). Затем в ходе эволюции сплошной чехол флоэмы, покрывающий снаружи ксилему, разделился на отдельные ленты, а ксилема приняла форму ребристого цилиндра с ребрами, вдающимися в промежутки между лентами флоэмы. Таким образом, протоксилема заняла положение более благоприятное по отношению к воде, поступающей извне (Haberlandt, 1924; Zimmerman, 1930).

В числе групп флоэмы и ксилемы происходили эволюционные изменения (Воронин, 1964). У папоротников можно проследить эволюционное сокращение числа лучей. У мараттиевых корни чаще всего полиархные. У ангиоптериса, данеи и других растений корни

с 20 лучами (Bower, 1928). У уховниковых папоротников число лучей ксилемы колеблется уже от 5—6 до одного. Лентоспорангиантные папоротники в большинстве случаев имеют диархные стелы. Осмундовые папоротники в данном случае занимают промежуточное положение между типичными лентоспорангиантами и мараттиевыми, т. к. часто обладают триархными стелами (Weinreich, 1925).

У голосеменных главный корень проростка имеет стелу с несколькими лучами: для саговниковых — 3—8 лучей ксилемы; для гинкго — 6 лучей. У *Ephedra kokanica* — триархная стела, у гнетума (*Gnetum*) и вельвичии (*Welwitschia*) — диархная.

Наиболее примитивным и более вероятным исходным типом корневой стелы была протостела с эндархной ксилемой, сплошным чехлом флоэмы и недифференцированным перициклом. В процессе приспособления к проведению растворов в радиальном направлении флоэма расчленилась на пучки, элементы протоксилемы выдвинулись между этими пучками, возникла типичная экзархная корневая стела (Воронин, 1964).

Эволюция отдельных тканей происходила не автономно, а являлась частью всеобъемлющего процесса эволюции жизненных форм. Приспособительная эволюция отдельных тканей, повышение дифференциации корней, форм обновления — все это определило большие эволюционные возможности не только корневых систем, но и в значительной степени жизненных форм покрытосеменных, а следовательно, и победу покрытосеменных на земле (Воронин, 1964).

ПРИНЦИПЫ КЛАССИФИКАЦИИ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ

Корневая система хотя и является пластичным вегетативным органом, сильно меняющим ряд своих признаков под влиянием окружающей среды, в целом ее основные признаки и свойства генетически детерминированы. С сожалением следует отметить, что в силу недостаточности фактических данных о видовой специфичности корней разработка универсальной естественной классификации корневой системы остается все еще весьма проблематичной.

W. A. Cannon (1911) один из первых попытался установить различие и подразделил корневую систему на 2 основных типа: 1) специализированный, куда он относил корневую систему с преимущественно односторонним характером распространения — либо в горизонтальном, либо вертикальном направлениях; 2) универсальный, характеризующийся более или менее равномерным распределением в обоих направлениях.

Позднее W. A. Cannon (1949) разделил корневую систему на главную и придаточную, взяв за основу морфолого-организмические особенности корневой системы. Затем в зависимости от рас-

пределения боковых корней по главному корню и глубин проникновения последнего главная корневая система в свою очередь была подразделена на 6 групп, в связи с компактностью расположения придаточных корней и их однородностью придаточная корневая система подразделена на 4 группы.

Л. И. Казакевич (1928) разделил корневые системы на простые и сложные. У простых он различал: 1) специальный глубокий тип (*Anabasis aphylla*), характерный для растений сухих степей и пустынь, проникающий на глубину 4—7 м и более, не имеющий приповерхностных мелких корней, с концентрацией усваивающих частей в самых глубоких слоях подпочвы; 2) мясистый тип (*Ferula lacinata*) характерен для многолетних полуэфемеров солонцов, обладающих мясистыми клубневидными образованиями, выполняющими функции запасных хранилищ влаги и питательных веществ; 3) мелкий тип — для ряда растений солончаков (*Brachyleps salsa*), а также псаммофитов (*Corispermum*, *Agriophyllum*), имеющих приповерхностные боковые корни; 4) средний тип, достаточно глубоко проникающий (до 2 м) и разветвленный с усваивающими частями на всем протяжении (*Artemisia maritima*). У сложных систем отмечают типы: 1) злаковый, характеризующийся недолговечностью отдельных корней; 2) корнеотпрысковый (*Trachomitum armenum*, *Alhagi camelorum*).

На основе анализа морфологической структуры Г. П. Белостоков (1959) выделил 7 типов корневой системы растений полупустыни: 1) стержневая; а) ветвящаяся по всей длине главного корня, б) ветвящаяся на основании и верхушке главного корня; 2) нитевидная; 3) веретенообразная; 4) реповидная; 5) разветвленная; 6) мочковатая типов: а) дерновинного, б) корневищного, в) эфемерного; 7) кистевая: а) поверхностнокорневая, б) глубококорневая. Нитевидная рассматривается как видоизменение стержневой корневой системы с тонким (2—3 мм) главным корнем, у которого толщина не изменяется на всем протяжении (*Galium ruthenicum*, *Artemisia austriaca*, *Convolvulus arvensis*, *Euphorbia undulata*). К разветвленной относится корневая система с несколькими (3—4) одинаковыми по мощности стержневыми корневыми тяжами (*Thymus marschallianus*, *Achillea nobilis*, *Salvia nemorosa*). Реповидный (*Trinia hispida*) отличается от веретенообразного (*Onosma tinctoria*, *Rumex confertus*, *Phlomis pungens*) типа тем, что в его образовании принимает участие не только базальная часть главного корня, но и основание стебля. Кистевая отличается невыраженностью стержневых тяжей.

По выполняемым функциям Г. П. Белостоков (1959) делит корни на неспециализированный и специализированный типы. Последние бывают корнеотпрысковые, запасющие реповеретеновидные, запасющие клубневые. По характеру сезонного развития он различает корни: постоянные, скелетные, периодически сменяющиеся и эфемерные.

Классификация корневой системы растений полупустынь, предложенная Г. П. Белостоковым (1959), хотя и указывает на многообразие типов корневой системы по морфологической структуре, но основана не на едином принципе. Например, среди мочковатого типа на базе морфологической структуры подземных органов выделены дерновинный и корневищный типы, по другому же принципу — продолжительности жизни, выделен эфемерный тип, что в корне неверно. Четко изложены различия между мочковатым и кустевым, стержневым и разветвленным, а также мочковатым и разветвленным типами корневой системы.

Стержнекорневые растения, способные развивать у поверхности почвы плагнотропные корневища, на которых не образуются мощные развитые придаточные корни стержневого габитуса и которые в течение всей жизни особи сохраняют связь с первичным корнем (*Medicago romanica*, *Polygonum alpinum*), В. Н. Голубев (1957, 1962) относит к корневищно-стержнекоревым. У некоторых видов стержнекорневых растений с плагнотропными корневищами кусты могут обособляться, укореняться собственными придаточными стержневыми корнями, или на корневищах формируются придаточные стержневые корни, не утрачивающие связи с первичным корнем. Такие растения В. Н. Голубев (1962) выделил отдельно и относит их к стержнекоревым длиннокорневищным (*Trifolium medion*, *T. alpestre*, *Vicia cracca*, *V. tenuifolia*, *Astragalus danicus*, *A. cicer*, *Tanacetum vulgare*).

В морфогенетическом отношении, по В. Н. Голубеву (1962), корневищно-стержнекорневая структура является первой фазой преобразования типично стержнекорневой структуры в стержнекорневую длиннокорневищную.

Тип стержнекорневых корнеотпрысковых растений В. Н. Голубев (1962) подразделяет на 2 группы: облигатные стержнекорневые корнеотпрысковые (специализированные корнеотпрысковые по Борисовой, 1960) и стержнекорневые факультативно-корнеотпрысковые, образующие отпрыски лишь при повреждении корней (*Nonna pulla*, *Taraxacum pulla*, *Trifolium montanum*, *Centaurea scabiosa*, *Bunias orientalis* и др.).

Система травянистых поликарпиков Высоцкого—Казакевича—Вильямса, основанная на строении подземных органов и способности к вегетативному размножению, несколько видоизмененная затем Е. Л. Любарским (1961), тоже не строилась на едином принципе. В. Н. Голубев (1962), критически проанализировав эту систему, отметил, что она четко намечает градации растений по их приспособлению к вегетативному размножению, но в большинстве случаев не отображает характера собственно корневой системы.

Классификация корневых систем на основе структуры сложения более полно характеризует отличительные их особенности. В. Н. Голубев (1962) совершенно правильно считал, что основные категории корневых систем следует устанавливать по признаку

их морфологического происхождения. Исходя из этого, он выделяет: 1) первичнокорневые, 2) придаточнокорневые и 3) первично-придаточнокорневые растения. Дальнейшее подразделение корневой системы автор рекомендует проводить по морфологическим особенностям корней.

В классификации В. Н. Голубева биоморфологические типы стержнекорневых растений выделены по интенсивности ветвления и особенностям пространственного размещения боковых корней, а у кистекарневых растений — то по характеру надземных побеговых образований (типичные кистекарневые и удлиненно-осевые), то по свойствам дерновины (дерновинные). У стержнекарневых растений структурные типы не выделены вообще, а у растений кистекарневого ряда обособлены 3 категории корневой системы: пучковатая, горизонтально простертая и универсальная.

В. Н. Голубев (1962) отмечает образование карневых отпрысков на стержневом корне и у основания боковых корней (у *Euphorbia seguierana* и, в условиях питомника, у *Galium boreale*) при ежегодном возобновлении надземных побегов. Но такие растения он решительно относит к типичным стержнекарневым.

С возрастом главный корень у луковичных растений утрачивается и происходит реорганизация корневой системы в луковично-мочковатый тип, это явление генотипическое. Утрата с возрастом главного корня у стержнекарневых растений в аридных, засоленных местообитаниях, а также в условиях переувлажненных почв, замещение его боковыми ответвлениями и придаточными корнями — явление фенотипическое, не запрограммированное в комплексе наследственно-обусловленных признаков и свойств.

Случаи реорганизации корневой системы стержневого типа с возрастом или в связи с изменившимися условиями местообитания не только свидетельствуют о высокой пластичности корневой системы, но и о тенденции ее эволюции.

С. А. Котт (1962) на примере *Plantago lanceolata* показал, что растение с возрастом переходит от стержнекарневого в кистекарневое и корнеотпрысковое с массовым образованием побегов на кистевых корнях без их механического повреждения. Он считает, что все виды стержнекарневых сорняков, обладающие способностью давать карневые отпрыски, и особенно те из них (цикорий обыкновенный, щавель курчавый, свербига восточная, ноннея желтая и др.), у которых приживаются отрезки основного и боковых корней (одуванчик обыкновенный), являются формой, переходной к корнеотпрысковым (Котт, 1962).

Отмечено образование карневого отпрыска у типично стержнекарневых *Achillea nobilis* (Высоцкий, 1915), *Helichrysum arenarium* (Высоцкий, 1915; Зозулин, 1959), *Taraxacum officinale*, *Bunias orientalis* (Котт, 1962) и пучковато-карневого *Anemone sylvestris* (Серебряков, 1952, 1954; Зозулин, 1959). Некоторые типично-стержнекарневые растения могут в определенных условиях образо-

вать корневища. Такое явление отмечено у *Asperugo procumbens* (Казакевич, 1921). По наблюдениям В. В. Никитина (1957), *Plantago lanceolata*, *Plantago major* на богаре развиваются как стержнекорневые растения, а на влажной почве — как кистекорневые. По С. А. Котт (1962), *Convolvulus arvensis*, *Linaria vulgaris* на целинных землях ведут себя как типично стержнекорневые растения, а на обрабатываемых землях — как корнеотпрысковые.

Утрата роли стержневого корня с возрастом в условиях влажно-го местообитания и замещение его несколькими придаточными корнями, в результате чего растение из стержнекорневого переходит в кистекорневое состояние, — явление, довольно широко распространенное в природе (Шалыт, 1950, 1952; Котт, 1962; Байтулин, 1979).

Э. М. Сейфуллин, А. Оразмухаммедов (1971) отмечают случаи образования у некоторых длинностержнекорневых вертикального типа бобовых растений Копетдага коротких плагнотропных корневищ; на них, однако, не образуются корни (*Hedysarum kopetdaghi*, *Astragalus kopetdaghi* и др.), и по этому признаку они не отнесены к корневищным.

Неудачи попыток многих исследователей в создании классификации корневой системы растений прежде всего объясняются недостаточностью фактического материала по морфогенезу многообразных форм корней, отсутствие единого принципа подхода к обоснованию выделения групп корней.

В основу подразделения корневой системы, как и любого другого органа, должен быть взят единый принцип. Это прежде всего структурно-морфологический принцип, на основе которого изучают состав корней, степень развития и характер их сочетаемости в системе.

Однако немаловажное значение имеет и характер размещения в почве отдельных типов корней. Этот признак, сильно меняющийся в зависимости от свойств почв, наследственно четко обусловлен (Байтулин, 1976, 1979).

На основе биоморфологических типов структур подземных органов травянистых и полукустарниковых растений, разработанных В. Н. Голубевым (1962), мы, пересмотрев и изменив их применительно только к корневой системе изученных растений (Байтулин, 1979), предлагаем следующую классификацию корневой системы:

1 тип — стержневая

1 — стержневая типичная: рогац песчаный (*Ceratocarpus arenarius*), ежовник безлистный (*Anabasis aphylla*), нанофитон ежовый (*Nanophyton eripaceum*), люцерна серповидная (*Medicago falcata*), люцерна синяя (*M. caerulea*);

2 — стержневая простая: полынь лерховская (*Artemisia lerchiana*), п. высокая (*A. procera*), п. песчаная (*A. tschernieviana*), терескен роговидный (*Ceratoides papposa*), ежовник усеченный (*Anabasis truncata*), кохия простертая (*Kochia prostrata*), камфо-

росма марсельская (*Camphorosma monspeliaca*), донник белый (*Melilotus albus*) и др.;

3 — стержневая реповидно утолщенная: белена черная (*Hyoscyamus niger*);

4 — стержневая корнеплодная: сахарная свекла (*Beta vulgaris*) первого года жизни;

5 — стержневая мочковатоподобная: полынь метельчатая (*Artemisia scoparia*), п. малоцветковая (*A. pauciflora*), п. белоземельная (*A. terrae-albae*), п. сиверсовская (*A. sieversiana*), клоповник толстолистный (*Lepidium crassifolium*), парнолистник обыкновенный (*Zygophyllum fabago*), донник ароматный (*Melilotus suaveolens*), многолетние галофиты и др.

II тип — стержнево-мочковатая

6 — стержнево-слабомочковатая: крапива коноплевая (*Urtica cannabiana*), чечевица (*Lens orientalis*), чина (*Lathyrus asiaticus*), конские бобы (*Faba bona*), вика (*Vicia sativa*);

7 — стержнево-среднемочковатая: полынь эстрагон (*Artemisia dracunculus*), соя (*Glycine hispida*), горох (*Pisum sativum*);

8 — стержнево-сильномочковатая: гармала обыкновенная (*Peganum harmala*), колючелистник колючий (*Acanthophyllum pungens*), полынь лессинговидная (*Artemisia Lessingiana*), вигна (*Vigna radiata*);

9 — стержневая корнеотпрысково-мочковатая: горчак голзучий (*Acroptilon repens*), верблюжья колючка ложная (*Alhagy pseudalhagi*), вьюнок полевой (*Convolvulus arvensis*);

10 — стержнево-корневищно-мочковатая: брунец лисохвостый (*Vexibia alopecuroides*), б. толстоплодный (*V. pachycarpa*), солодка голая (*Glycyrrhiza glabra*);

III тип — мочковатая типичная

11 — мочковатая простая: зверобой продырявленный (*Hypericum perforatum*), гулявник слабоколючий (*Sisymbrium subspinescens*), шалфей пустынный (*Salvia deserta*), просвирник мавританский (*Malva mauritiana*), фасоль обыкновенная (*Phaseolus vulgaris*), все дикорастущие и многие культурные виды злаков: райграс высокий (*Arrhenatherum elatius*), ежа сборная (*Dactylis glomerata*);

12 — мочковатая сложная: колосовидные хлебные злаки, овес (*Avena sativa*) и кукуруза (*Zea mays*);

13 — мочковатая луковичная (все луковичные растения);

14 — мочковатая клубнелуковичная (все клубнелуковичные растения);

15 — мочковатая клубневая (все растения, выращенные из корневых клубней и не образующих столоны: георгины (*Dahlia*) и др.

16 — мочковатая корнеплодная (корнеплодные растения второго года жизни).

IV тип — мочковатая диффузная

17 — мочковатая корневищная (корневищные растения, главный корень которых не развивается в стержневой);

18 — мочковатая столонная (столонообразующие растения): картофель (*Solanum tuberosum*);

19 — мочковатая стеблевая (растения со стелющимися укореняющимися побегами): клевер ползучий (*Trifolium repens*).

Стержневая типичная характеризуется отсутствием придаточных корней в отличие от стержневой простой, у которой придаточные корни, однако, слабо развиты и не превосходят по мощности боковые ответвления стержневого корня. Стержневая мочковатоподобная характеризуется мощным развитием боковых корней, которые часто скрывают присутствие стержневого. Например, *Purshia achillenifolia* обладает ясно выраженным быстро утончающимся главным корнем, который уже на глубине 7—8 см не отличается по толщине от боковых ответвлений, и поэтому глубже корневая система становится мочковатоподобной (Шалыт, 1952).

В зависимости от соотношения длины главного и придаточных корней (вертикально вглубь растущие придаточные корни не превышают $\frac{1}{3}$, $\frac{1}{8}$, $\frac{3}{4}$ протяжения главного корня) выделены стержнево-слабомочковатая, стержнево-среднемочковатая и стержнево-сильномочковатая системы корней. Сложная мочковатая система в отличие от простой характеризуется наличием нескольких зародышевых корней.

По глубине проникновения в грунт корневая система растений условно подразделена на 8 типов:

1 — сверхглубокая; углубление более чем на 10 м (в условиях аридных климатических зон Казахстана нам не удалось обнаружить растения, корни которых были бы углублены более чем на 10 м);

2 — очень глубокая; углубление на 7—10 м: саксаул безлистный (*Haloxylon aphyllum*), горчак ползучий (*Acroptilon repens*), терескен роговидный (*Ceratoides papposa*), кохия простертая (*Kochia prostrata*);

3 — глубокая; углубление на 4—7 м: полынь песчаная (*Artemisia tschernieviana*), *Vexibia alopecuroides*, *Glycyrrhiza glabra*, *Alhagi pseudalhagi*, *Zygophyllum fabago*, *Karelinia caspia* и многие кустарниковые псаммофиты;

4 — умеренно глубокая; углубление на 2,5—4 м: *Peganum harmala*, *Anabasis aphylla*, *Limonium myrianthum*, *Onopordon asanthium*, *Lepidium crassifolium*, *Medicago saerulea*;

5 — средняя; углубление на 1,5—2,5 м: многолетние двудольные травянистые растения, многие полукустарники и полукустарнички, многолетние злаки — тонконог тонкий (*Koeleria cristata*), волоснец гигантский (*Leymus racemosus*), триостница перистая (*Stipagrostis pennata*), а также соя (*Glycine hispida*), кукуруза (*Zea mays*), сахарная свекла (*Beta vulgaris*), клевер персидский, томаты (*Solanum persicum*);

6 — мелкая; углубление на 0,8—1,5 м: ежовник солончаковый (*Anabasis salsa*), нанофитон ежовый (*Nanophyton erinaceum*), полынь белоземельная (*Artemisia terrae-albae*), эромоспартон безлистный (*Eremosparton aphyllum*), бутень Прескотта (*Chaerophyllum prescottii*), сведа мелколистная (*Suaeda microphylla*), ковыль волосатик (*Stipa capillata*), пырей ползучий (*Elytrigia repens*), прибрежница промежуточная (*Aeluropus intermedius*);

7 — поверхностная; углубление на 0,4—0,8 м: клевер луговой (*Trifolium pratense*), кохия индийская (*Kochia indica*), почти все однолетники и многие плотнокустовые злаки, ряд эфемерных растений;

8 — приповерхностная; углубление менее чем на 0,4 м: в основном эфемерные растения и некоторые виды альпийского пояса.

Распространение боковых корней, особенно низших порядков, один из существенных специфических признаков, отражающих биоэкологическую особенность растений. Если боковые корни по выходе из коры основного корня сразу же направлены вертикально вниз, то распространение боковых корней следует считать пониклым, под углом до 45° — полупониклым, под углом до 90° — полураскидистым, под углом 90° — раскидистым; если они направлены вверх — отрицательно геотропичным. Чаще всего боковые корни первого порядка вначале растут горизонтально, а через некоторое время заггибаются вертикально вниз; в таком случае можно говорить тоже о полупониклом распространении.

Густота образования боковых корней или интенсивность ветвления — один из показателей влияния отдельных генетических горизонтов почвы на развитие корней. Интенсивность ветвления есть отношение количества боковых корней первого порядка к длине основного корня, от которого они отходят. При интенсивности менее 0,1 ветвление следует считать редчайшим; при 0,1—0,5 — редким; при 0,5—1 — слабым; при 1—2 — рыхлым; при 2—3 — средним; при 3—5 — густым; при 5—10 — обильным; более 10—20 — плотным; более 20 — очень плотным, а корни с соответствующим характером ветвления называть редко ветвящимися, слабо ветвящимися, рыхло ветвящимися, средне ветвящимися, густо ветвящимися, обильно ветвящимися, плотно ветвящимися и очень плотно ветвящимися. Корни могут быть и неветвящимися.

Предельное образование боковых корней высших порядков является показателем степени ветвления. При образовании боковых корней только первого порядка степень ветвления следует считать низкой, второго и третьего порядка — средней, четвертого и пятого — высокой, шестого и седьмого — наивысшей. Соответственно этому корни по степени ветвления должны характеризоваться как с низкой, средней, высокой и наивысшей степенью ветвления. Если осевые корни не образуют ответвлений, их нужно относить к неветвящимся.

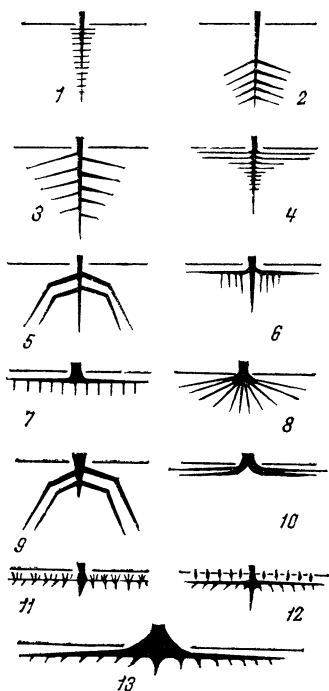
Безусловно, эта классификация не претендует на универсаль-

ность, в ней не нашла отражения сложная структура корневой системы растений других природных зон, древесных растений.

Классификация корневой системы древесных растений разрабатывалась довольно тщательно П. К. Красильниковым и была освещена им в нескольких работах (1962, 1962, 1970). Автор находит целесообразным подразделение корневой системы на 2 основные группы исходя из способности корней ко вторичному утолщению: 1) растения, имеющие хорошо выраженный скелет корневой системы с высоким порядком ветвления корней и способных к вторичному утолщению, что свойственно большинству деревьев и кустарников, за исключением однодольных;

2) растения с мочковатой корневой системой невысокого порядка ветвления и отсутствием вторичного утолщения корней, что характерно для представителей однодольных.

Рис 6 Типы первичных корневых систем деревьев и кустарников: 1 — стержневая слабоветвящаяся; 2 — стержневая глубоковетвящаяся, или глубокостержнево-пальчатая; 3 — стержневая интенсивно ветвящаяся, или стержнево-пальчатая; 4 — поверхностно-стержневая; 5 — колоколовидно-стержневая, или куполовидно-стержневая; 6 — поверхностно-стержнево-якорная, или поверхностно-стержнево-гребенчатая; 7 — поверхностно-якорная, или поверхностно-гребенчатая; 8 — кистевидная, или пальчатая; 9 — колоколовидная, или куполовидная; 10 — поверхностная; 11 — поверхностная, или поверхностно-стержневая, с восходящими коралловидными корнями; 12 — поверхностная с дыхательными корнями-пневматофорами; 13 — поверхностная с досковидными корнями (по Красильникову, 1970)



Первая группа подразделена на 2 подгруппы: 1) растения только с первичной корневой системой и 2) растения с комбинированной (имеющие кроме первичных и вторичные корни) или только вторичной корневой системой (рис. 6, 7).

Первая подгруппа корневой системы только главного корня (первичная корневая система) объединяет 13 основных типов корневой системы, а вторая — 9 типов, различающихся особенностями строения.

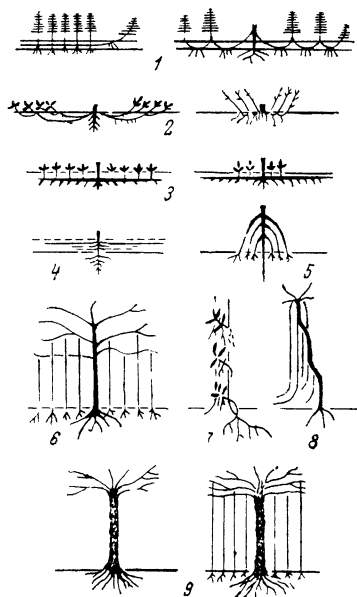


Рис. 7. Типы вторичных и комбинированных корневых систем деревьев и кустарников. Корневые системы с придаточными корнями: 1 — на укореняющихся стволах и ветвях; 2 — на побегах, полностью или частично погруженных в почву; 3 — на корневых или припневых отпрысках; 4 — придаточные корневые системы, развивающиеся взамен отмирающих корневых систем главного корня; 5 — корневые системы с ходульными корнями; 6 — с корнями-подпорками, или столбовидными корнями; 7 — с лазящими, или прикрепляющимися (цепляющимися), корнями; 8 — со свисающими (воздушными) корнями; 9 — с ложными корневыми стволами и столбовидными корнями или без них (по Красильникову, 1970)

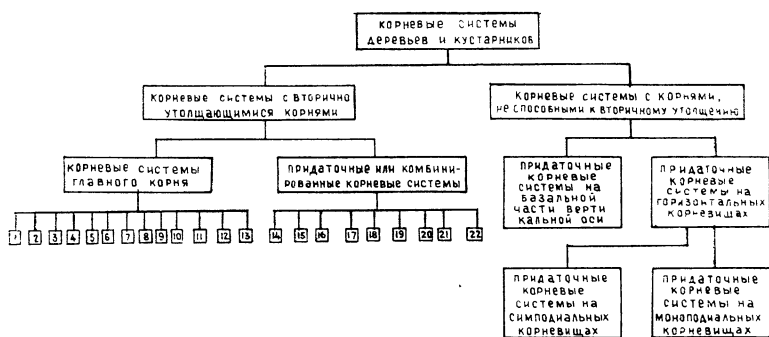


Рис. 8. Схема подразделения корневых систем деревьев и кустарников (по Красильникову, 1970): 1 — стержневая слабоветвящаяся; 2 — стержневая глубоковетвящаяся, или глубокостержнево-пальчатая; 3 — стержневая интенсивно ветвящаяся, или стержнево-пальчатая; 4 — поверхностно-стержневая; 5 — колоколовидно-стержневая, или куполовидно-стержневая; 6 — поверхностностержнево-якорная; 7 — поверхностно-якорная, или поверхностно-гребенчатая; 8 — кистевидная, или пальчатая; 9 — колоколовидная, или куполовидная; 10 — поверхностная; 11 — поверхностная, или поверхностно-стержневая, с восходящими коралловидными корнями; 12 — поверхностная с дыхательными корнями-пневматофорами; 13 — поверхностная с дисковидными придаточными корнями; 14 — на укореняющихся стволах и ветвях; 15 — на побегах, полностью или частично погруженных в почву; 16 — на корневых или припневых отпрысках; 17 — с придаточной корневой системой, развивающейся взамен отмершей корневой системы главного корня; 18 — с ходульными корнями; 19 — с корнями-подпорками, или столбовидными корнями; 20 — с лазящими, или прикрепляющимися (цепляющимися), корнями; 21 — со свисающими корнями; 22 — с ложными корневыми стволами и столбовидными корнями или без них

Классификация корневой системы древесных растений, разработанная П. К. Красильниковым (1970), представлена на рисунке 8. В целом следует признать, что разработка классификации корневой системы растений еще слишком далека от совершенства и является важнейшей проблемой сравнительной морфологии растений.

КОРНЕВАЯ СИСТЕМА РАСТЕНИЙ РАЗЛИЧНЫХ ПРИРОДНЫХ ЗОН

Основным фактором, определяющим характер распространения корневой системы и течение основных жизненных функций растений в области холодных почв, является температура почвы; она зависит от наличия вечной мерзлой толщи на небольшой глубине, лимитирующей углубление и обуславливающей поверхностное распространение корневой системы растений (Тыртиков, 1951; Дадыкин, 1952);

Б. Н. Городков (1930) считал, что вечная мерзлота может оказывать на распространение корневой системы в глубину чисто механическое воздействие, подобно каменной горной породе. Но такое воздействие мерзлоты не имеет существенного значения, поскольку, прежде чем дойти до уровня мерзлоты, корни испытывают губительное воздействие низкой температуры, заставляющей их уклоняться в сторону и распространяться горизонтально.

Н. Н. Pulling (1918) был первым, кто непосредственно изучал корневую систему древесных растений (*Picea mariana*, *P. nigra*, *P. brevifolia*, *P. glauca*, *Pinus banksiana*, *P. strobus*, *Betula papyrifera*, *B. pubescens*, *Populus balsamifera*, *Larix americana*, *L. laricina*) на вечномерзлых почвах Северной Канады и охарактеризовал корневые системы изученных им растений следующим образом: у ели, лиственницы и березы — как устойчивую, мелкосидящую; у ели канадской (*Picea glauca*) — как пластичную, мелкосидящую; у тополя — как глубокую, но пластичную; у сосны (*Pinus*) — как глубокую и малопластичную.

От свойств корневой системы зависит распространение растений. Виды с более консервативным габитусом корневой системы узко локализованы и произрастают в местообитаниях с глубоким залеганием вечной мерзлоты; виды с пластичной и мелкой корневой системой обладают более широкой экологической амплитудой и могут произрастать в условиях с неглубокими почвами и близким залеганием вечной мерзлоты.

Основная масса корней растений в тундре располагается поверхностно в моховом и торфяном покрове (Дадыкин, 1948; Тыртиков, 1951; Серебряков, 1952; Демьянов, 1981). Горизонтальные корни древесных пород простираются на 10—15 м (Тыртиков, 1951).

Моховой покров, как отмечает И. С. Михайловская (1981), изолирует грунт от наружного холодного воздуха, умеряет резкую смену температуры весной и влажности летом, хорошо аэрируется, не смерзается зимой и благоприятен для перезимовки почек и существования всех подземных органов.

Низкая температура почвы, обусловленная мерзлотой, сильно подавляет поглощение воды корнями. Это приводит к нарушению равновесия между приходом и расходом влаги при высоком испарении. Поэтому Б. Н. Городков (1930) считал, что для нормального развития растительности необходимо иметь достаточный «оттаивающий в летнее время слой, в котором растительность распространяет свою корневую систему» (с. 137), и что этот слой для благоприятного произрастания деревьев должен быть толще, чем для развития трав и кустарников. В. П. Дадыкин (1952) подчеркивает, что это воззрение основано лишь на логических соображениях, не подтверждено никакими наблюдениями за корневыми системами в области вечной мерзлоты и является прямо противоположным действительному положению. Его исследования (Дадыкин, 1950а, б; 1952) показали, что корневые системы травянистых растений проникают в почву глубже, чем у древесных и в некоторых случаях обнаруживаются даже в мерзлых ее горизонтах.

В условиях Центральной Якутии у сосны стержневой корень углубляется не больше, чем на 45 см, а затем загибается в сторону. Боковые корни распространяются у самой поверхности почвы, не углубляясь более чем на 20—25 см (Коровин, Дохунаев, 1954). Корневая система березы (*Betula platyphylla*) приобретает флагообразную форму; 2—3 корня уходят в сторону на расстояние 80—100 см от ствола дерева и начинают ветвиться, углубляясь в почву не более чем на 50 см. Кустарники *Rosa acicularis*, *Ribes nigrum*, *Betula fruticosa*, *Salix xerophila* развивают мощную корневую систему, которая при недостатке пищи и влаги заглубляется в почву до 60—80 см (Дохунаев, Коровин, 1954; Дохунаев, 1962). Травянистые растения (*Linaria*, *Elymus sibiricus*, *Arenaria*, *Medicago falcata*) углубляют корневую систему до самого надмерзлотного слоя, проходя через высушенный верхний горизонт почвы. Корни люцерны желтой на песчаных почвах углубляются до 170 см, окончания корней встречаются на самой поверхности вечной мерзлоты, где всегда много влаги, но очень низкая температура, около $+2^{\circ}$, $+3^{\circ}$ (Дохунаев, Коровин, 1954).

В. Н. Дохунаев (1962) одной из характерных особенностей корневой системы травянистых растений, произрастающих в глубоких и холодных горизонтах почвы, считает сильно выраженную способность растягиваться и без повреждения возвращаться в первоначальное положение, что связано с приспособлением к деформации почвы при ее оттаивании и замерзании. К таким группам растений относится хвощ камышковый (*Equisetum scirpoides*), хвощ луговой (*E. pratense*), хвощ полевой (*E. arvense*), пырей ползучий (*Elytri-*

gia repens), костер сибирский (*Bromopsis pumpehiana*), вейник Лангсдорфа (*Calamogrostis langsdorffii*).

Многие исследователи (Bialobloaky, 1871; Коссович, 1903; Тольский, 1906 и др.) наблюдали увеличение объема и веса корней при уменьшении их ветвистости при действии низкой температуры почвы. В. П. Дадыкин (1952) считает, что это связано с недостатком производных нуклеиновых кислот в корнях вследствие подавления их синтеза в самих корнях, что ведет к разрастанию клеток паренхимной ткани и прекращению митотической деятельности.

А. П. Тыртыков (1951) выделил в области мерзлых почв лесной зоны («северном пределе лесов») 3 типа местообитания по почвенно-температурному режиму, различающихся по глубине прогревания почв за вегетационный период в зависимости от толщины торфяного горизонта. К этим местообитаниям приурочены растения, различающиеся по характеру распространения корневой системы: 1) на участках с более развитым торфяным слоем почва оттаивает на глубине 35—45 см, и основная масса корней растений сосредоточена на глубине 5—15 см, отдельные корни углубляются до 25 см; 2) на участках, где мощность торфяного горизонта не более 10 см, почва оттаивает на глубину до 60—100 см, основная масса корней растений сосредоточена на глубине 5—26 см, а отдельные корни углубляются до 35—40 см; 3) песчаные почвы оттаивают на глубину до 2,5—3 м, основная масса корней сосредоточена на глубине 5—40 см, а вертикальные корни лиственницы сибирской (*Larix sibirica*) углубляются до 65 см, березы пушистой (*Betula pubescens*) — до 115 см.

В. П. Дадыкин показал специфичность реакции корней различных растений на воздействие мерзлотных почв. Он выделил 3 типа растений соответственно степени развития и глубины распространения их корневой системы в условиях холодных почв Енисейского севера. К первому типу он относит все исследованные им древесные и большинство кустарниковых растений. Корневая система их сосредоточена в самых верхних и хорошо прогреваемых слоях почвы. Неглубокое их укоренение компенсируется сильным развитием в ширину. Ко второму типу отнесены растения, корневая система которых достигает самой поверхности мерзлоты, но не углубляется в нее (*Calamogrostis langsdorffii*, *Rosa acicularis*). К третьему типу отнесены виды, корневая система которых развивается не только в талой части почвенного профиля, но и врастает кончиком в мерзлоту (*Carex globularis*, *Equisetum sylvaticum*, *Rubus chamaemorus*).

На основе материалов обширных исследований корневой системы растений в суровых почвенно-климатических условиях Центральной Якутии, которые были проведены В. Н. Дохунаевым (1958, 1963а, б), установлено, что на развитие и распространение корневой системы и течение жизненных процессов растений здесь существенное влияние оказывает не только глубина расположения веч-

ной мерзлоты, но и недостаточная увлажненность, засоленность, низкое плодородие почвы и мощность мохового покрова.

В условиях засушливого климата Центральной Якутии нередко влажность верхнего слоя почвы до глубины 40—60 см падает ниже мертвого запаса и растения испытывают одновременно неблагоприятное воздействие и недостатка воды, и вечной мерзлоты (Коровин, Дохунаев, 1954). В таких ситуациях корни растений проникают глубже, чем на участках с оптимальным увлажнением, достигают влажных надмерзлотных горизонтов, где температура почвы близка к нулю (Дохунаев, 1962, 1963а, б). Увеличение мощности деятельного слоя почвы сопровождается иссушением верхних ее горизонтов, вызывает развитие глубокостержнево-якорной и глукбокоякорной корневой системы у *Larix dahurica*, *Pinus silvestris*, *Picea obovata*, *Betula platyphylla*, занимающих весь деятельный слой, иногда мощностью до 2 м (Дохунаев, 1963).

При близком расположении мерзлоты, оптимальных условиях влажности и содержания питательных веществ в верхних горизонтах почвы у древесных растений развивается поверхностная корневая система без стержневого и якорных корней. В условиях малопродуктивных почв и с близким залеганием мерзлоты развивается поверхностно-якорная, иногда поверхностно-стержнево-якорная корневая система. На засоленных почвах глубина проникновения корней часто не превышает 30—40 см при мощности деятельного слоя более 200 см, в то время как на незасоленных палевых, торфянистых, песчаных почвах этот показатель, например у *Pinus silvestris*, *Picea obovata*, *Betula platyphylla*, достигает 1,5—2 м (Дохунаев, 1963б).

В условиях высокогорий корневая система растений тоже проникает неглубоко. R. F. Daubenmire (1941) отмечает поверхностное (до 25 см) укоренение травянистых двудольных растений альпийского пояса Южного Вайоминга. Часто их корневая система состоит из многочисленных коротких корневищ, расположенных компактно в виде гроздей.

Незначительное обогревание почвы и короткий вегетационный период в субальпийском и альпийском поясах, по V. E. Lichtenegger (1976), сильно снижают биологическую активность почвы и ограничивают ее небольшой глубиной, с чем связано и неглубокое проникновение корней растений. Корни по достижении определенной глубины часто отклоняются в сторону и продолжают рост, если даже нижние слои почвы легко проницаемы для них.

По данным наших исследований (Бегенов, Байтулин, 1973), в альпийском поясе Запийского Алатау корневая система растений преимущественно приповерхностная и поверхностная. Особенно слабо укореняются растения осоково-разнотравной, несколько глубже — кобрезиево-разнотравной ассоциаций, приуроченных к сильно увлажненным низинам и северным склонам гор. Корни некоторых растений осоково-разнотравной ассоциации, например у Незабу-

дочника мохнатого (*Eritrichium villosum*), первоцвета холодного (*Primula algida*), проникают в почву не более чем на 5—10 см, а у остальных компонентов на 30 см, в кобрезиево-разнотравной ассоциации — до 38 см. Несколько мощнее развиты корни растений в гераниево-разнотравной и еще более — в мятликово-типчаково-разнотравной ассоциациях, приуроченных преимущественно к плоским, хорошо дренированным участкам или южным склонам, где почва не переувлажнена и прогревается на большую глубину. В гераниево-разнотравной ассоциации корневая система многих видов растений (*Callianthemum alataevicum*, *Sibbaldia tetrandra*, *Polygonum nitens*) уходит на глубину 40—50 см, а у остальных компонентов редко достигает 27 см. Сильнее развита корневая система в мятликово-типчаково-разнотравной ассоциации: некоторые компоненты ее (*Taraxacum goloskokovii*, *Papaver tianchanicum*, *Consolida caespitosa*) углубляются корнями в почву от 70 до 90 см, а у осоки черноцветковой — даже до 113 см. Корневая система *Alchemilla samuelssonii* приповерхностная, достигает глубины лишь 25 см, у *Phlox oreophila* — поверхностная, до 60 см (рис. 9).

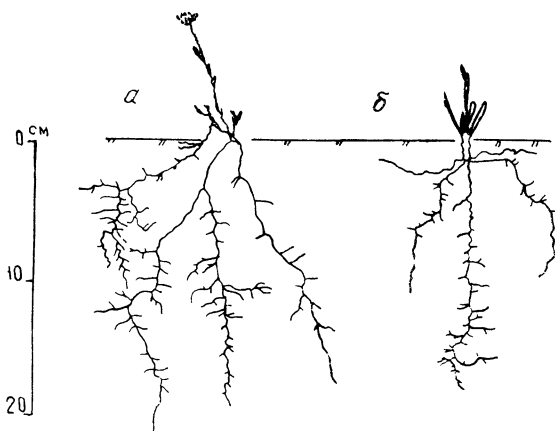


Рис. 9 Корневая система растений альпийского пояса Заилийского Алатау: а — эдельвейса бледно-желтого (*Leontopodium ochroleucum*); б — мятлика альпийского (*Poa alpina*)

Приповерхностное и поверхностное укоренение растений в альпийском поясе связано с низким тепловым режимом почвы, избытком влаги, недоразвитием почвы, а также коротким периодом вегетации и коррелятивно сопряжено обусловленной этими факторами низкорослостью растений.

По наблюдениям V. E. Lichtenegger (1976), у растений в альпийском поясе редко развиты первичные корни, и корневая система часто бывает представлена придаточными корнями. В постоянно влажных почвах первичные корни быстро разлагаются, а придаточ-

ные обладают способностью постоянно возобновляться после отмирания старых.

В субальпийском поясе более благоприятный тепловой режим, сравнительно длинный период вегетации, дренированность и более интенсивный почвообразовательный процесс обуславливают развитие сравнительно высокорослых растений, обладающих и более мощной корневой системой. Как показывают наши наблюдения (Байтулин, Бегенов, 1973), в субальпийском поясе Занлийского Алатау в можжевельниково-злаково-разнотравной ассоциации корни *Juniperus turkestanica* достигают глубины 160 см и распространяются по площади диаметром до 11,3 м. Причем боковые корни южной и восточной лучше освещаемых сторон куста развиты сильнее, чем корни, северной и западной частей. Такой своеобразный «термотропизм», безусловно, связан с тем, что лучше освещаемая почва хорошо прогревается.

В субальпийском поясе у одуванчика лилового (*Taraxacum lilacinum*) корни углубляются до 148 см, чистеца болотного (*Stachys palustris*) — до 130 см, курильского чая листочашечного (*Pentaphylloides phyllocalyx*) — до 126 см, златоцвета золотистого (*Adonis chryzocyathus*) — до 90 см, смолевки тяньшанской (*Silene lithophila*) — до 86 см, альфредии колючечешуйной (*Alfredia acantholepis*) — до 80 см. Большинство же видов укореняется поверхностно, от 0,4 до 0,8 м (*Alchemilla samuelssonii*, *Anemonastrum protractum*, *Geranium saxatile*, *Polygonum nitens*, *Papaver croceum*, *Myosotis sylvatica*). Много растений и с приповерхностной (до 0,4 м) корневой системой (*Parnassia laxmannii*, *Cortusa brotheri*, *Aster alpinus*, *Draba lasiophylla*).

В лесном поясе гидротермические условия более благоприятны для развития растений. Поэтому растительный покров здесь характеризуется высокой продуктивностью, видовой насыщенностью и многоярусностью. Основной лесообразующей породой в поясе хвойных лесов Занлийского Алатау является ель тяньшанская (*Picea schrenkiana*). По данным М. А. Проскуракова, Е. М. Коваленко (1970), в первые годы корневая система этой ели представлена лишь главным корнем и боковыми его ответвлениями. С десятилетнего возраста начинают формироваться придаточные корни, которые к 25—30-летнему возрасту достигают сильного развития и начинают подавлять главный корень, который у 30—35-летних деревьев часто бывает не выражен и сохраняется только у единичных особей, но проникает в грунт на глубину не более чем на 30—35 см.

Таким образом, корневая система ели тяньшанской в целом тоже поверхностная, основная часть корней располагается в верхнем (0—15 см) слое почвы. Наиболее крупные придаточные корни (лапы) сбежисты, часто выходят на дневную поверхность в базальной части. Корни, растущие вниз по склону, проникают менее глубоко, чем корни, растущие в противоположную сторону вверх по склону. На крутых склонах, где развита водная эрозия, корни ели

тяньшанской по мере засыпания в плохо аэрируемых условиях прекращают рост и постепенно отмирают. Их сменяют новые придаточные корни и, таким образом, с возрастом (100—150 лет) протяженность погруженной в почву базальной части ствола, на которой формируются придаточные корни, достигает 1,5 м.

В кустарниково-разнотравно-злаковых фитоценозах открытых участков лесного пояса Заилийского Алатау (Байтулин, Джардемалиев, 1980) глубоко проникает в почву корневая система кустарников, например, у *Rosa spinosissima* — до 200 см. Травянистые растения укореняются мелко: *Artemisia sieversiana* — до 115 см, *Urtica dioica* — до 110, *Origanum vulgare* — до 105, *Geranium collinum* — до 95, *Carex pachystylis* и *Oberna wallichiana* — до 80, *Festuca gigantea* и *Hypericum scabrum* — до 75, *Hieracium umbellatum* — до 70, *Senecio platicola* — до 65 см; часто поверхностно: *Aconitum leucostomum* — до 53, *Dracocephalum nutans* — до 40 см и приповерхностно: *Alchemilla samuelssonii* — до 31, *Lamium album* — до 27, *Hieracium turkestanicum* — до 20, *Parnassia laxmannii* — до 6 см.

Имеющееся большое количество поверхностно и приповерхностно укореняющихся видов растений не связано с их эфемерностью; в основном это сравнительно длительно вегетирующие растения. Столь мелкое укоренение растений в лесном поясе обусловлено наличием частых осадков, когда верхние толщи почвы не испытывают высыхания, находятся почти всегда в увлажненном состоянии.

Наличие постоянной в продолжении всей вегетации растений доступной влаги в верхней толще почвы снижает необходимость глубокого укоренения растений, способствует развитию придаточных и боковых корней в приповерхностных слоях почвы. Интенсивное развитие придаточных и боковых корней, размещаемых в лучше аэрируемых и более плодородных верхних слоях почвы, приводит к ослаблению функциональной связи между надземными органами и главным корнем. В результате с возрастом происходит отмирание главного корня и трансформация стержневого типа корневой системы в мочковатый. Это явление особенно характерно для многолетних травянистых растений лесной формации.

В условиях степного пояса на холмисто-бугристых прилавках северных склонов Заилийского Алатау с его умереннозасушливым климатом, по нашим наблюдениям (Аметов, Байтулин, 1973), корневая система большинства видов (*Malva mauritiana*, *Cichorium intybus*, *Achillea millefolium*, *Urtica cannabina* и др.) осваивает больше чем 1,5-метровую толщу почвы (180 см), *Elytrigia repens* — чуть более метра (108 см). Не осваивает такую толщу *Trifolium pratense* (72 см) и *Hypericum perforatum* (60 см). Корневая система ряда растений проникает глубже чем на 2 м. Корни *Lactuca tatarica* и *Artemisia dracunculus* достигают глубины 240 см, *A. sieversiana* и *A. procera* — 222 см. Наиболее глубокое проникновение корневой системы в грунт у *Rosa acicularis* (490 см), *Vexibia alopecuroides* (475 см), *Glycyrrhiza glabra* (448 см), затем — у *Kochia*

prostrata (350 см) и татарника колючего (300 см). На темно-каштановых почвах северных прилавков Заилийского Алатау корневая система кохии простертой проникает в грунт наполовину меньше (350 см), чем на светло-каштановых степного пояса (740 см).

В пустынно-степном поясе предгорий Заилийского Алатау, где годовое количество осадков значительно, но меньше, чем в лесном поясе и больше, чем в пустынной зоне, корневая система наследственно глубоко укореняющихся растений достигает наиболее мощного развития и проникает в грунт на значительно большую глубину, чем в зоне пустынь (Аметов, Байтулин, 1973). Особенно глубоко проникает корневая система *Acrotylon repens* (920 см) и *Kochia prostrata* (740 см). У остальных же видов этот показатель небольшой. Наименьший он у *Phleum phleoides* (24 см) и эфемерных растений, у которых корни осваивают в основном верхнюю полуметровую толщу, а также у *Taeniatherum crinitum* (50 см), *Bromus japonicus* (54 см) и *Rumex maritimus* (78 см). Исключением является *Carex physodes*, единичные корни которой нередко достигают глубины 110 см. Верхнюю метровую толщу почвы осваивают корневые системы *Haplophyllum bungei* (97 см), *Lappula consanguinea* и *Onobrychis pulchella* (98 см), *Stipa lessingiana* (67—90 см), несколько глубже проникают *Koeleria cristata*, *Chaerophyllum prescottii*, (110 см), *Melilotus susveolens* (124 см), *Sisymbrium subspinosens* (128 см), *Artemisia lessingiana* (132 см), еще глубже (на 1,5 м) — *Salvia deserta* (180 см) и *Convolvulus arvensis* (185 см).

Сопоставление особенностей развития и распространения корневой системы растений двух резко отличных по почвенно-климатическим условиям поясов Заилийского Алатау (пустынно-степной и степной) показывает, что дифференциация растений по глубине проникновения корней в грунт проявляется резче в субаридных условиях (в пустынно-степном поясе), чем в сравнительно умеренных по гидротермическим условиям местообитаниях — в поясе темно-каштановых почв холмисто-бугристых прилавков северного склона Заилийского Алатау (Аметов, Байтулин, 1973).

Гумидные области характеризуются лесной растительностью и преобладанием преимущественно лесообразующих древесных пород.

Среди лесоводов широкое распространение получило априорное представление о глубоком (до 15—17 м) проникновении корней древесных растений и стабильном их водоснабжении. Однако непосредственные наблюдения показывают реальную зависимость водоснабжения и роста растений, даже в таежной зоне, от сезонных режимов метеорологических условий. Это связано с тем, что в любых лесных сообществах основная масса сосущих и проводящих корней бывает сконцентрирована в поверхностной толще почвы и глубже 1 м опускаются единичные корни (Запругаева, 1948, 1951, 1952б, 1969; Карпов, 1969б).

По И. Н. Рахтеенко (1952), максимальное углубление единич-

ных корней лиственных древесных растений — дуба (*Quercus*), березы (*Betula*) и осины (*Populus tremula*) — обычно не превышает 5—6 м, у хвойных же укоренение гораздо мельче.

Ель европейская (*Picea abies*) обладает резко выраженной поверхностной корневой системой (Рахтеенко, 1950, 1952; Бутузова, 1962; Калинин, 1979), чем объясняли ее ветровальность (Бутузова, 1962; Калинин, 1979). Уже к первому году жизни ель теряет стержневой корень, а в дальнейшем характеризуется отсутствием вертикальных корней (Калинин, 1979). Мелкие корешки короткие, без волосков, поверхность корней покрыта мелко шелушащейся тонкой пластинчатой чешуей (Рахтеенко, 1952). В жизни елей ведущую роль играют придаточные корни (Тимофеев, 1928; Серебряков, 1952; Кошечев, 1953; Проскураков, Коваленко, 1970).

Около 85,5% корней ели сосредоточено на глубине 1—9 см, где они, густо переплетаясь между собой, образуют мощную сеть. Количество корней на глубине 9—30 см по сравнению с верхним горизонтом сокращается почти в 6 раз. Глубже они проникают преимущественно по ходам сгнивших корней *Populus tremula*, и максимальное углубление не превышает 165 см; горизонтальные же корни распространяются на 10—12 м (Рахтеенко, 1952).

Важной биологической особенностью ели европейской считается ее способность образовывать придаточные корни на стволе в области мутовок, благодаря чему растение хорошо переносит засыпание субстратом, образуя большое число корней (Калинин, 1983). Строение корневой системы ели сибирской (*Picea obovata*) существенно отличается от ели европейской наличием хорошо выраженного стержневого корня и сильноразвитыми якорными корнями, проникающими на глубину 3,5—4 м (Берников, Зайков, 1975).

В отличие от ели сибирской у пихты белой (*Abies alba*) от горизонтальных корней не образуются вертикальные ответвления. Корневая система проникает на глубину 100—148 см (Калинин, 1983).

Лиственница сибирская (*Larix sibirica*) характеризуется мощной и глубоко проникающей в почвогрунт корневой системой, сравнительно равномерно распределенной в толще почвы; она активно проникает и в более уплотненные горизонты почвы (Кауров, Рахтеенко, 1966). На нормальных южных черноземах и дерново-боровых супесях корневая система лиственницы сибирской проникает на глубину до 3 м. Дерево отличается более мощной корневой системой и сильными якорными корнями (рис. 10).

Сеянцы лиственницы сибирской требуют высокой влажности почвы (около 60—80% от полной влагоемкости почвы) в начальный период развития и развивают глубокую, сильно ветвистую, имеющую хорошую мочковатость корневую систему, которая мало повреждается при пересадке и способствует хорошей приживаемости сеянцев (Куракина, 1958).

Корневая система сосны обыкновенной характеризуется высо-

кой пластичностью (Тольский, 1911; Сукачев, 1912; Качинский, 1925; Рахтеенко, 1949). Горизонтальные корни распространяются обыкновенно на 8—10 м (Рахтеенко, 1952). Главный корень в базальной части на протяжении 60—70 см реповидно утолщен (Шиманюк, 1950; Бутузова, 1962), но развит не во всех случаях (Бутузова, 1962): глубже он резко сужается, и 2—3 тонких продолжаю-

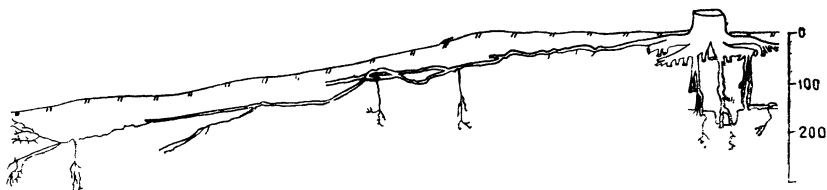


Рис. 10. Корневая система лиственницы сибирской (*Larix sibirica*) на Ивановском хребте Казахстанского Алтая

щих рост вертикальных корня углубляются до 380 см. По сравнению с елью корневая система сосны распределяется более равномерно по генетическим горизонтам почвы. Сеть мелких корней у сосны развита слабее, чем у ели, и составляет 12,4% от общей массы корней (Рахтеенко, 1952).

Тонкие ростовые и сосущие корни сосны устойчивы к периодическому анаэробнозису, вызываемому затоплением, и живут длительное время. По наблюдениям А. Я. Орлова (1968), в поверхностном слое торфа чернично-сфагнового сосняка мелкие ростовые корни сосны обыкновенной жили в течение 8 лет.

По данным И. И. Сертока (1977), в поливных условиях Туркмении на третьем году у сосен эльдарской (*Pinus eldarica*) и пизундской (*P. pithusa*) главный корень с большим количеством боковых ответвлений проникает в почву на глубину 73,5—96,1 см. У сосен черной (*P. pallasiana*) и желтой (*P. ponderosa*) корневая система менее развита, и на третьем году жизни главный корень углубляется до 62 см.

Изучение 17—20-летних экземпляров сосны обыкновенной (*P. sylvestris*), проведенное В. В. Огневским (1958), показало, что на хорошо дренированных почвах в кислично-брусничных и вересковых сосняках деревья имеют хорошо развитые горизонтальные и вертикальные корни. По мере переувлажнения и заболачивания в связи с близким стоянием грунтовых вод происходит ослабление мощности корневой системы, развития вертикальных корней — и уменьшение углубления. Даже главный корень, достигнув уровня грунтовых вод, заканчивает рост образованием кисточки из мелких корней или растет горизонтально.

Корневая система дуба черешчатого в молодом возрасте представлена стержневым корнем. С момента перехода к ветвлению главного побега начинается формирование боковых и придаточных

корней на гипокотиле и эпикотиле, бурный рост и ветвление которых происходит в период активного роста главной оси и формирования островершинного дерева. В этот период на эпикотильных придаточных корнях формируются будущие «лапы» взрослого дерева (Доманская, 1958). В первый же год длина главного корня может достигать 125—150 см (Любич, 1954; Дударев, Трухманов, 1976), в 6-летнем возрасте — 4 м, 20-летнем — 7 м (Гордиенко и др. 1975).

Вслед за Г. Ф. Морозовым (1912, 1930) большинство исследователей считают дуб глубокоукореняющейся породой. Однако есть мнение, что глубокая корневая система не является наследственно обусловленным признаком (Гордиенко, 1952), и при благоприятных условиях дуб, так же как и сосна, не развивает глубоко идущие вертикальные корни (Погребняк, 1968). На мощных черноземах основная масса корней дуба черешчатого достигает глубины 220 см (верхней части гипсового горизонта), глубже проникают лишь единичные мелкие корни (Афанасьева, Карандина, 1958; Трескин, Карпов, 1969).

Корни дуба жесткие, грубые, мочки развиты слабо (Рахтеенко, 1950; Калинин, 1979). Отмечаются высокая пластичность и большая потенциальная способность этой породы увеличивать протяженность своих корней (Калинин, 1979). В условиях неглубокого залегания грунтовых вод развивается корневая система без стержневого корня и со слабо развитыми пневыми лапами. При более глубоком залегании грунтовых вод наблюдается формирование стержневого корня и мощное развитие пневых лап. В оголенных почвах формируется специфическая метельчатовидная корневая система (Шумаков, 1949).

Корни березы бородавчатой (*Betula pendula*) и осины (*Populus tremula*) активные, успешно преодолевают уплотненные горизонты почвы и сравнительно быстро углубляются в почвогрунт, достигая в 4-летнем возрасте глубины 100 см, а во взрослом — 402 см. Корневая система характеризуется также сильно развитыми мочками, густо переплетающимися в почве в виде войлока (Рахтеенко, 1949, 1950, 1952), и проявляет высокую устойчивость к недостатку кислорода (Орлов, 1959, 1960; Згуровская, 1962).

По данным М. И. Калинина (1983), в Карпатах корневая система бука лесного (*Fagus silvatica*) поверхностная. Стержневой корень у 11—22-летних деревьев трансформирован в короткое утолщение. Основная часть корневой системы представлена горизонтальными корнями, от которых отходят не более 3—4 вертикальных корней, некоторые из них интенсивно ветвятся и проникают на глубину до 160 см по расщелинам и в редких случаях — до 241 см.

Ольха клейкая (*Alnus glutinosa*) предпочитает избыточно увлажненные местообитания, и в таких условиях на юге ФРГ, как показали наблюдения К. Кройцер (1968), корневая система ее пре-

восходит по мощности все другие древесные породы, достигая глубины 225 см. Глубина проникновения корневой системы других пород в этих же условиях такова: *Quercus robur* — 195, *Q. petrae* — 190, *Q. borealis* — 185, *Carpinus betulus* — 190, *Abies alba* — 185, *Betula pendula* — 135, *Alnus incana* — 120, *Fagus silvatica* — 105, *Picea abies* — 60 см.

Столь глубокое проникновение корней ольхи клейкой (*Alnus incana*) в избыточно увлажненные почвы связано с наличием у них аэренхимы в ксилемном цилиндре: корни ее остаются активными и в пределах грунтовых вод, даже при условии кислой реакции. Это связано с нормальным обеспечением аэрации при помощи аэренхимы, о чем свидетельствует покрытие молодых корней красноватым налетом. Последний образуется в результате выделения корнями кислорода и окислительных веществ, превращающих ионы Fe^{++} почвенного раствора в Fe^{+++} гидроокиси, осаждающиеся на корнях (Кройцер, 1968).

Сеянцы клена ясенелистного (*Acer negundo*) развивают глубокопроникающую корневую систему. К концу вегетации первого года жизни длина главного корня достигает 181 см (Перетятко, 1976, 1977).

Ясень обыкновенный (*Fraxinus excelsior*) обладает поверхностной корневой системой. При одинаковых почвенных условиях, как показали наблюдения А. В. Гурского (1928, 1929, 1939), И. Н. Оловянниковой (1958), Е. А. Афанасьевой, С. Н. Карандиной (1958), его корневая система гораздо мощнее, чем у ясеня пушистого (*F. pubescens*).

У ясеня обыкновенного базальная часть главного корня длиной до 30 см реповидно утолщена, и вертикально растущие боковые ответвления проникают в почвогрунт на глубину 2—2,5 м (Рахтеенко, 1952), а горизонтальные простираются в сторону от ствола на 4—6 м. Глубина проникновения корневой системы ясеня пушистого не превышает 1—1,5 м (Оловяникова, 1958).

А. В. Гурский (1939) связывал плохое состояние роста ясеня пушистого на черноземах Кубани по сравнению с ясенем обыкновенным с менее мощной его корневой системой, охватывающей меньший объем почвы и не достигающей до глубоких увлажненных горизонтов. Поверхностную корневую систему имеет и ясень зеленый (*F. lanceolata*), она проникает на глубину 120—130 см (Малютина, 1957). Ясень зеленый в однолетнем возрасте развивает разветвленную корневую систему. Главный корень в базальной части толще, чем стебель, и проникает на глубину до 95 см (Дударев, Трухманов, 1976).

Корневая система липы мелколистной (*Tilia cordata*) развита слабее, чем у многих древесных пород, проникает в почвогрунт на глубину до 60 см. Вес мелких корней составляет около 36% от общей массы корней (Рахтеенко, 1950, 1952). Вертикальные корни липы крупнолистной (*Tilia platyphyllos*) проникают на глубину до

70—80 см (Калинин, 1983), но при близком соседстве с дубом развиваются поверхностно (Самойлова, 1968).

Орех грецкий (*Juglans regia*) имеет сильно развитый стержневой корень, глубоко проникающий в почвогрунт. У него преобладают вертикальные корни, составляющие около 59,4% от всей массы корней. В прикубанской плодовой зоне Краснодарского края вертикальные корни ореха достигают 380—400 см, горизонтальные корни главным образом располагаются в пределах границ кроны дерева и лишь 22,17% корней выходят за ее пределы. Основная масса горизонтальных корней расположена в верхних толщах почвы (Тхагушев, Хлопенкова, 1975).

Корневая система облепихи крушиновой (*Hippophae rhamnoides*) стержневого типа, но пластичная; интенсивно формируются ее как вертикальные, так и горизонтальные корни, а на четвертом году жизни — и корневые отпрыски. Большая часть корней расположена поверхностно, на глубине 20—30 см. Клубеньки начинают появляться на второй месяц после посева (Майстренко, 1973).

Смородина красная (*Ribes rubrum*) обладает высокопластичной, сильно мочковатой корневой системой (Рыжков, 1974).

У акации желтой (*Caragana arborescens*) корневая система проникает в почвогрунт на глубину до 360 см (Рахтеенко, 1950; 1952), она представлена многочисленными придаточными корнями, отходящими от основных побегов, и столь же многочисленными, но более сильно развитыми скелетными корнями (Афанасьева, Оловяникова, 1958).

Корневая система лоха узколистного (*Elaeagnus angustifolia*) пластичная, сильно развита в горизонтальном направлении (Ивашкевич, 1960). Вертикальные корни на намывных косах северного побережья Азовского моря, как отмечает А. А. Федорко (1960), достигнув водоносных горизонтов, интенсивно ветвятся.

Жимолость татарская (*Lonicera tatarica*) имеет мощно развитую корневую систему, состоящую из многочисленных боковых корней, идущих в разных направлениях. Горизонтальные корни, как правило, не выходят за пределы кроны куста, а вертикальные корни достигают 220 см. Подсемядольное колено с возрастом утолщается, и отсюда отходят как надземные побеги, так и придаточные корни, произрастающие в стороны от контура куста более чем на 150 см (Афанасьева, Оловяникова, 1958).

Бересклеты (*Euonymus*) развивают стержневую или стержнево-пальчатую корневую систему с хорошо развитыми интенсивно ветвящимися, до 3—4 порядков, боковыми корнями. В верхнем слое почвы они имеют неветвящиеся шнурообразные корни вегетативного размножения, образующие местами своеобразные утолщения, от которых вверх отходят отпрыски, а вниз — многочисленные хорошо ответвленные корни, проникающие вглубь до 220 см. После образования отпрысков корни вегетативного размножения отмирают и в сухом виде сохраняются еще долго (Рыжков, 1974).

Корневая система амфоры кустарниковой (*Amorpha fruticosa*) проникает в почвогрунт на глубину 2,5 м (Рахтеенко, 1952).

Как показывают наблюдения В. И. Запрягаевой (1968), в Памиро-Алае сеянцы засухо- и жароустойчивых деревьев и кустарников, слагающие здесь ксерофильные редколесья (*Pistacia vera*, *Amygdalus bucharica*, *A. spinosissima*, *Cercis griffithii*, *Zygophyllum gonthdscharovii* и др.), развивают в первые же годы стержневую корневую систему с малым количеством ответвлений, но глубоко проникающую в почву — ниже пересыхающих летом толщ. Так, у сеянца *Pistacia vera* в первый месяц жизни корни углубляются на 60—80 см при высоте растений 5—10 см, а к концу первого года достигают 150 см при мощности высыхающего слоя почвы в 70—120 см. Корни сеянцев реликтовых мезофильных широколиственных пород (*Juglans regia*, *Acer turkestanicum*, *Malus sieversii*), образующих формации чернолесья, и корни сеянцев *Juniperus semiglobosa*, *J. turkestanica*, *J. seravschanica*, слагающих еще более древний тип растительности — арчевники, короткие и разветвленные (хотя и стержневого типа), проникают на небольшую глубину (20—50 см). В связи с этим в засушливые годы наблюдается их массовое отмирание, что служит одной из важнейших причин слабого естественного возобновления широколиственных лесов и арчевников после порубок.

Корневая система растений под лесным пологом развита обычно слабо и проникает в почву неглубоко. По данным А. А. Бабурина (1971), у таких лесных высокотравных растений, как бубенчик четырехлистный (*Adenophora verticillata*), корни проникают в глубину лишь на 45 см, шиповника Буша (*Rosa buschiana*) — до 20 см, осоки кровяноколосой (*Carex gotoi*) — до 15 см, лесных эфемеров — весенника звездчатого (*Shibateranthus stellata*) и ветреницы амурской (*Anemonoides amurensis*) — до 5—8 см.

Столь слабое развитие и неглубокое проникновение в грунт корневой системы растений нижних ярусов лесных фитоценозов связано преимущественно с затенением древесным пологом.

W. A. Cannon (1911) отмечал, что источником господствующего представления о том, что корни растений пустынь и ползасушливых регионов являются длинными и что они очень глубоко проникают в грунт, вероятно, в большей степени служат предположения, что пустынные растения должны развивать глубоко проникающую корневую систему для снабжения водой на протяжении длительного засушливого периода, а также немногие поразительные факты действительно очень глубокого укоренения растений аридных областей, которые принимались как доказательство таких свойств всех пустынных растений.

Рассмотрим экологические особенности корневой системы растений аридных областей, начиная со степной зоны.

По наблюдениям И. Н. Оловяникова (1958), на ковыльных залежах южных черноземов корни *Stipa lessingiana* проникают в

почву до 150 см и простираются в сторону на 20—25 см от дерновины. У *Festuca rupicola* корневая система развита слабее, проникает на глубину не более чем на 50—60 см, радиус распространения не превышает 8—10 см. Стержневой корень *Astragalus austriacus* проходит на глубину до 90 см, у *Salvia stepposa* — до 70 см. У эфемеров укоренение очень мелкое: корни *Alyssum turkestanicum* проникают лишь на глубину 5—6 см, у *Androsace elongata* — на 3 см.

В умеренно засушливых климатических условиях степной зоны так же, как и в степном поясе предгорий Заплайского Алатау, не происходит сильного углубления корневой системы растений.

По нашим (Байтулин, 1979) наблюдениям, на черноземе южном карбонатном наиболее глубоко проникает в грунт корневая система люцерны серповидной (*Medicago falcata*), донника белого (*Melilotus albus*) — до 238 см и полыни метельчатой (*Artemisia scoparia*) — до 231 см, затем астрагала пушистого (*Astragalus puberulus*) — до 170 см; мелко укореняются ковыль волосатик (*Stipa capillata*) — до 108, вероника колосистая (*Veronica spicata*) — до 78 см; поверхностная корневая система у полыни австрийской (*Artemisia austriaca*) — до 61 см, тимopheевки степной (*Phleum phleoides*) — до 56, овсяницы бороздчатой (*Festuca rupicola*) — до 50 см.

В условиях карбонатных южных черноземов корневая система стержнекорневых растений более компактная, боковые корни слабее, особенно в верхней полуметровой толще почвы. Крупные боковые корни развиты в более глубоких слоях и имеют тенденцию к росту сразу же вертикально вниз параллельно со стержневым корнем.

На обыкновенном неполноразвитом черноземе наиболее глубоко проникает в грунт корневая система полыни маршалловской (*Artemisia marschalliana*) — до 290, полыни холодной (*A. frigida*) — до 210 см, затем тимьяна степного (*Thymus stepposa*) — до 135 и люцерны серповидной (*Medicago falcata*) — до 122 см; мелко укореняются полынь австрийская (*Artemisia austriaca*) — до 104, ковыль волосатик (*Stipa capillata*) — до 67 см; поверхностную корневую систему развивает осока твердоватая (*Carex*) — до 56, овсяница бороздчатая (*Festuca rupicola*) — до 51 и вероника колосистая (*Veronica spicata*) — до 46 см.

Факторы, ограничивающие рост корней вертикально вниз, обычно обуславливают более сильное разрастание боковых корней. На черноземе обыкновенном неполноразвитом таким фактором являются сплошные отложения мелких камней с глубины 41 см. Поэтому здесь слабое углубление корневой системы сопровождается более сильным ростом боковых корней, более высокой степенью ветвления и сравнительно раскидистым характером их распространения.

По сравнению с автоморфными почвами (черноземы южных карбонатных и черноземы обыкновенных полноразвитых с непромывным типом водного режима) на почвах гидроморфных — аллю-

вiallyно-луговых с промывным типом водного режима корневая система углубляется сильнее. В этих условиях корневая система хвоща лугового, например, достигает грунтовых вод (310 см), корни *Artemisia dracunculus* (280 см), *Galium verum* (255 см) и *Salvia stepposa* (232 см) глубоко входят в зону капиллярного поднятия грунтовых вод, корни *Medicago falcata* (180 см) осваивают верхнюю половину этой зоны, у *Elymus akmoliensis* (130 см) и *Astragalus ruberulus* (120 см) они едва достигают верхнего уровня капиллярной каймы, у *Festuca rupicola* (75 см), *Stipa capillata* (90 см) и *Plantago uroillei* (83 см) распространяются мелко, и растения довольствуются инфильтрированной в почву атмосферной влагой.

W. A. Cannon (1911) один из первых дал обстоятельный материал по корневой системе растений американских пустынь. Он отмечал, что корни пустынных растений, возможно, в большей степени, чем корни растений более влажных районов, замечательны своей индивидуальностью. Корни каждого рода, зачастую каждого вида отличаются по форме, габитусу ответвлений, цвету, структуре, положению в почве и более тонкими физиологическими реакциями.

Н. А. Димо и Б. А. Келлер (1907) отмечали, что глубина проникновения корней растений пустынь определяется глубиной увлажнения почвы за счет атмосферных осадков.

Ограничивающим фактором, влияющим на распространение корневых систем важнейших обитателей Аризонской пустыни, W. A. Cannon (1911) считает слабую влажность почвы: чем влажнее почва, тем сильнее развиты корни вглубь, чем суше — тем больше вширь. Аналогичные явления очень четко прослежены в работах J. F. Weaver (1919, 1920) по корневой системе растений прерий и равнин Северной Америки — штатов Небраски, Колорадо, Вашингтон. Закономерную связь распределения главной массы корней с глубиной промачивания осадками и глубиной залегания грунтовых вод установил Л. И. Казакевич (1925).

W. A. Cannon (1911) показал, что на подгорной пролювиальной равнине Аризонской пустыни глубина проникновения корневой системы большинства однолетников не превышает 20 см и лимитируется глубиной инфильтрации в почву атмосферных осадков в сезон дождей, поэтому продолжительность их жизни определяется временем сохранения влаги в почве. Однолетники, имеющие глубоко проникающую корневую систему и способные удерживать влагу, дольше сохраняют жизнеспособность после сезона дождей. Например летний однолетник *Kallstraemia grandiflora* переживает многие другие формы. Среди зимних однолетников формы с глубокой корневой системой, например *Amsinckia spectabilis* и *Placelia tanacetifolia*, живут дольше, чем *Bowlesia lobata* и другие растения с неглубокой корневой системой.

Корневая система *Opuntia arbuscula* находится в пределах 2—5 см от поверхности почвы или в пределах глубины, на которую проникает атмосферная влага в течение лета. В этом примере

W. A. Cannon (1911) усматривает возможную зависимость углубления корней кактусов от аэрации, чем от глубины увлажнения. Там, где толща почвы более мощная и грунтовая вода залегает близко к поверхности (в пойме р. Санта Круз), условия наиболее благоприятны для углубления корней. Корни *Prosopis velutina* проникают здесь на 5—8 м.

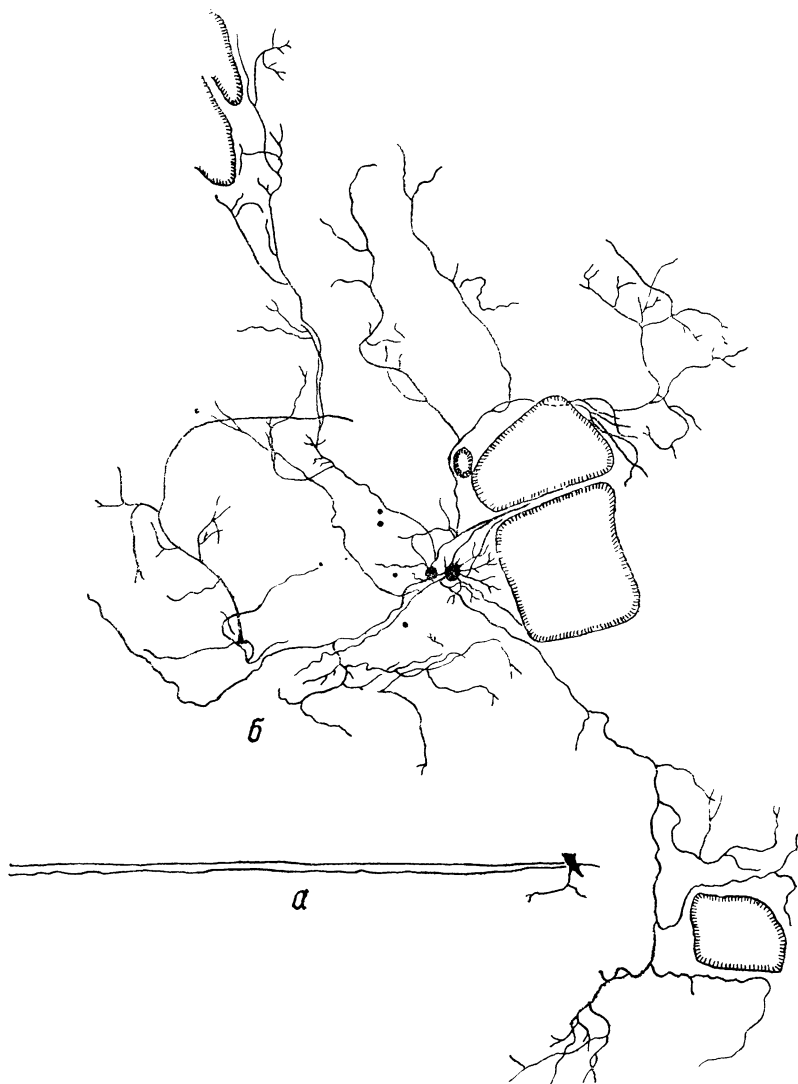


Рис. 11. Корневая система *Opuntia versicolor*: *a* — вертикальная; *б* — горизонтальная проекция (по Cannon, 1911)

Среди многолетников у *Opuntia arbuscula* (чьи корни зачастую не углубляются далее 2 см от поверхности) и *Ferrocactus wislizeni* самые мелкие корневые системы. У древовидных опунций корни приближаются к универсальному типу (рис. 11).

Большинство кактусов имеют 2 типа корневой системы: опорную и поглощающую. Для опорных корней старых растений *Carnegiea gigantea* характерно сильное утолщение оснований боковых корней. Слабое вторичное развитие оснований корней у *Ferrocactus wislizeni* является главной причиной их низкой устойчивости, и с увеличением массы они наклоняются и падают (рис. 12).

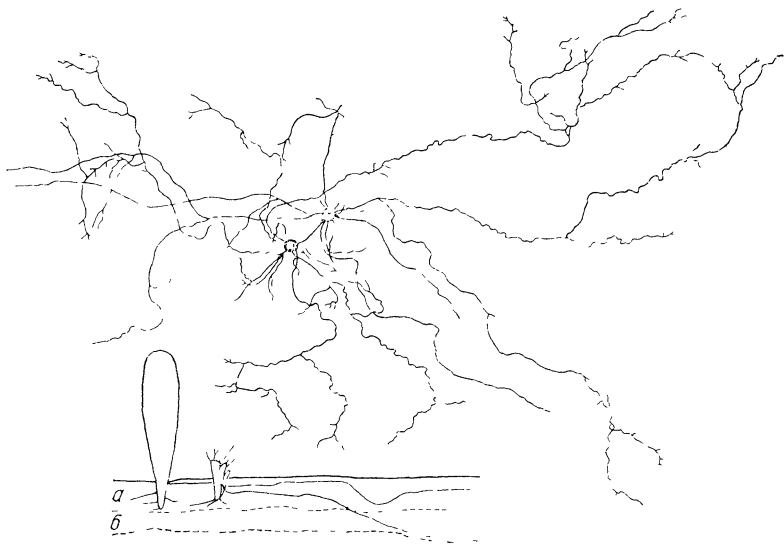


Рис 12. Вертикальная и горизонтальная проекции корневой системы: *a* — *Carnegiea gigantea*; *b* — *Covillea tridentata* (по Cannon, 1911)

На наиболее крупных поверхностных корнях кактусов развиваются нитевидные корни, собранные по 6 и более. Они появляются в дождливый сезон, особенно летом, и погибают с высыханием почвы. Эти корешки имеют огромное значение для растений в это время, так как быстро увеличивают свою поглощающую поверхность.

W. A. Cannon (1911) особенно подчеркивал, что характер корневой системы пустынных растений часто определяет экологическую сущность вида. От этого в значительной степени зависит распространение растений. Так, растения с универсальной корневой системой типа «а» (виды *Acacia*, *Celtis reticula*, *Encelia farinosa*, *Lycium andersonii*, *Parkinsonia torreyana*, *Covillea tridentata* и *Prosopis velutina*), характеризующиеся развитием как главного, так и поверхностных боковых корней, встречаются повсеместно в самых разнообразных условиях Аризонской пустыни.

Растения со специализированной корневой системой типа «в», с длинным стержневым корнем (*Penicereus greggii*, *Caerberlinia spinosa* и *Zizyphus parryi*) ограничены в своем распространении большей частью территории поймы реки, где почвенный слой достаточно глубокий для развития главного корня.

Почти все кактусы имеют специализированную корневую систему типа «с» (кактусный): они с мощными приповерхностными боковыми корнями, встречаются в основном на подгорной пролювиальной равнине и возвышенностях, редко встречаются в поймах.

Универсальный тип корневой системы (тип «а»), таким образом, способствует распространению растений благодаря пластичности, в то время как специализированные корни типа «в» ограничивают их распространение из-за своей стабильности и необходимости более мощного почвенного слоя для развития.

Словом, в области тропических пустынь суккулентным растениям свойственна мощно развитая поверхностная корневая система, как губка, впитывающая влагу из поверхностных слоев почвы в непродолжительный дождевой период.

Пустынная зона умеренных широт характеризуется большим разнообразием эдафических условий, и несмотря на бедность численности видов высших растений, они подверглись сильной дифференциации на жизненные формы и экологические группы.

Нами (Байтулин, 1973, 1979) проведены обширные исследования корневой системы растений различных типов пустынь Казахстана. Как показали их результаты, наиболее сильно корневая система развивается в условиях суглинистых пустынь.

Слабое засоление, высокая порозность и водонепроницаемость, отсутствие мертвого горизонта в связи со сравнительно неглубоким уровнем грунтовых вод (10 м) сероземов обыкновенных, развитых на лессовых отложениях предгорий Заилийского Алатау, способствуют сравнительно мощному развитию корневой системы растений. Так, глубина проникновения корней *Ceratoides papposa* достигает 9 м.

Лугово-сероземные почвы, формирующиеся в условиях периодического или постоянного капиллярного увлажнения грунтовыми водами, характеризуются переувлажненностью нижних горизонтов, оглеением и засоленностью. Поэтому корневая система даже наследственно глубоко укореняющихся растений не достигает такой глубины проникновения, как на сероземах обыкновенных. У горчака ползучего (*Ascrotylon repens*) она здесь достигает грунтовых вод (262 см), у гармалы обыкновенной (*Peganum harmala*) глубоко входит в зону капиллярного поднятия грунтовых вод (257 см). Ограничение углубления стержневого корня этих растений вглубь стимулирует рост боковых корней, которые обнаруживают тенденцию к горизонтальному простираению и имеют раскидистый характер распространения.

Несколько иной характер развития и распространения корневой

системы в условиях полугидроморфных лугово-сероземных солончаковатых почв межбарханной равнины. Здесь благодаря сравнительно тяжелому механическому составу глубоких толщ грунтовые воды поднимаются по капиллярам на значительную высоту, а из-за легкого механического состав верхних слоев почвы имеет место высокая инфильтрация атмосферных осадков, что облегчает развитие глубоко проникающих в грунт корней. Так, корневые системы верблюжьей колючки ложной (*Alhagi pseudalhagi*), парнолистника обыкновенного (*Zygophyllum fabago*), терескена роговидного (*Ceraoides papposa*), кабелинии каспийской (*Karelinia caspica*) достигают уровня грунтовых вод (650 см). У этой группы растений, за исключением парнолистника обыкновенного, корневая система состоит из маловетвящихся на значительном протяжении тяжей, почти не обрастающих мелкими ответвлениями. В этих же условиях глубина проникновения корневой системы селитрянки сибирской (*Nitraria sibirica*) ограничивается проникновением в зону капиллярного подъема грунтовых вод (100 см) и не идет глубже в более влажные толщи.

Потребность в воде даже такого влаголюбивого растения, как тростник обыкновенный (*Phragmites australis*), вполне удовлетворяется при проникновении корневой системы его на глубину 290 см. Не проникает глубже 300 см корневая система такого солевыносливого растения, как кермек тысячецветковый (*Limonium myrianthum*.)

Легкий механический состав почв в условиях супесчаных пустынь обуславливает сравнительно высокую водопроницаемость. К тому же эти почвы хорошо сохраняют запас воды благодаря слабой водоподъемной способности и характеризуются низким коэффициентом завядания. В связи со сравнительно лучшей водообеспеченностью корневая система наследственно глубоко укореняющихся ксероморфных растений проникает в супесчаные почвы менее глубоко, чем в суглинистые и песчаные. Так, корни терескена роговидного (*Ceraoides papposa*) уходят в грунт всего на 300 см, на 600 см меньше, чем в условиях суглинистых пустынь; обычно глубоко укореняющийся кермек Гмелина (*Limonium gmelinii*) — лишь на 127 см. У многих растений супесчаной пустыни хорошо выражены 2 зоны наиболее интенсивного ветвления корней: верхняя, в пределах 1—18 см, и нижняя, часто глубже 60 см. У терескена роговидного верхняя зона интенсивного ветвления корней простирается на глубине от 10 до 60 см, ниже 90—160 см находится вторая, средняя зона, глубже 200 см — третья, нижняя зона интенсивного ветвления корней.

В условиях песчаных пустынь подвижность песчаного субстрата — один из ведущих факторов формообразования. В результате усиления механической функции корневой системы под влиянием действия ветропесчаного потока происходит не только глубокое проникновение ее в грунт, но и сильное разрастание боковых кор-



Рис. 13 Жузун безлиственный (*Calligonum aphyllum*) с обнаженной от выдувания корневой системой на сыпучих барханах в песках Большие Барсуки

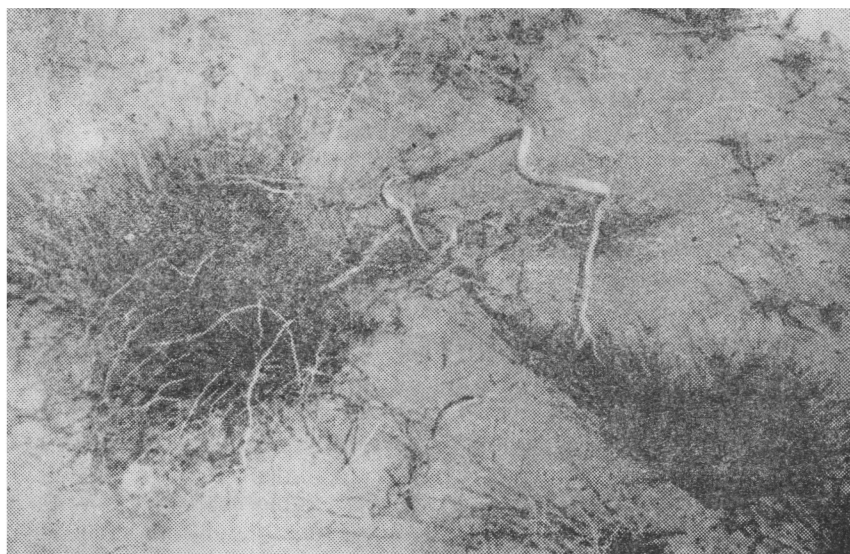


Рис. 14 Полынь песчаная (*Artemisia arbuscula*) с обнаженной от выдувания корневой системой на сыпучих барханах в песках Большие Барсуки

ней, что увеличивает их заякоривание. Такую же роль выполняют вторичные корни верхних узлов ряда песчаных многолетних дерновинных злаков с более длинным периодом вегетации (рис. 13, 14).

Корневая система псаммофитов в условиях сыпучих и бедных питательными веществами кварцевых песков дифференцируется на горизонтальные и вертикальные корни, что особенно ярко выражено у стержнекорневых растений с более продолжительным периодом вегетации (рис. 15, 16).



Рис. 15. Корневая система терескена (*Ceratoides papposa*) в кустарниково-разнотравной ассоциации на сыпучем барханном песке

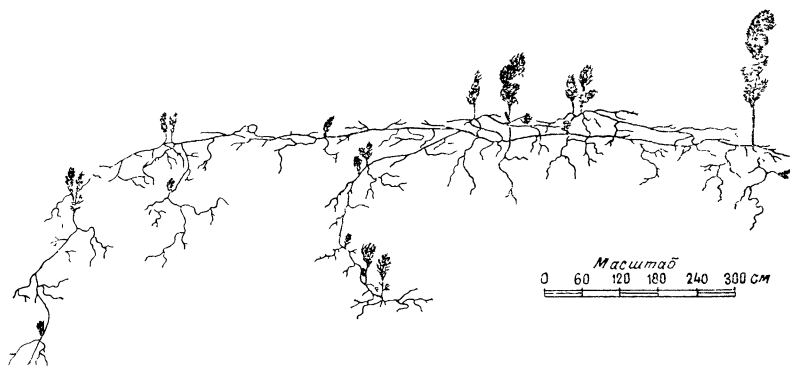


Рис. 16. Корневая система эremosпартон безлистного (*Eremosparton aphyllum*) на высокобугристых незакрепленных песках (по Бедареву, 1969)

По наблюдениям V. E. Lichtenegger (1976), на песчаных почвах средневропейских равнин корневая система *Gypsophilla fastigiala* проникает на глубину 146 см, имеет четко выраженные 2 яруса ветвления и строгую дифференциацию боковых ответвлений по характеру распространения — на горизонтально и вертикально растущие. Корни верхнего яруса раскинуты строго горизонтально на всем их протяжении, у нижнего яруса ориентированы преимущественно вертикально вниз.

Сильное влияние на развитие и характер распространения корневой системы растений песков оказывает и глубина залегания грунтовых вод. Так, у шагыра (*Artemisia arenaria*), произрастающего на заросших растительностью участках с неглубоким залеганием грунтовых вод, где заметен почвообразовательный процесс и имеются следы гумуса, корни слабо дифференцируются на горизонтальные и вертикальные. В данном случае боковые идут полого вниз, а не в строго горизонтальном направлении, как это наблюдается на сыпучем обарханивающемся песке с глубоким уровнем залегания грунтовых вод.

На полужакрепленных песках с глубоким залеганием грунтовых вод только у саксаула (*Haloxylon aphyllum*) развивается наиболее мощная и глубоко проникающая в песчаный грунт корневая система, достигающая уровня грунтовых вод. У остальных же собитателей (кустарников и полукустарников) в связи с меньшей подвижностью субстрата и ослаблением закоривающей функции корней она развита не так мощно, чем на сыпучем барханном песке, имеет менее раскидистую форму, меньший диаметр захвата и проникает в песчаный грунт не так глубоко, но ветвится гораздо сильнее.

В условиях близкого залегания грунтовых вод и связанного с этим недостатка кислорода в зоне сильного увлажнения корневая система растений проникает неглубоко, но имеет сильно раскидистую форму. С возрастом стержневой корень ряда растений отмирает, и сильно развиваются боковые ответвления низших порядков, иногда превосходящие по мощности развития главный корень. Последний по достижении зоны капиллярного поднятия грунтовых вод может проявлять тенденцию к горизонтальному распространению.

В щебенистых пустынях условия складываются неблагоприятно для корневой системы растений. Наиболее мощно развиваются здесь корни терескена роговидного (*Ceratoides papposa*): они уходят в глубину на 300—370 см; у ежовника усеченного (*Anabasis truncata*) — на 180—190 см. Даже у таких растений, как солянка деревцовидная (*Salsola arbuscula*) и кохия простертая (*Kochia prostrata*), обычно развивающих глубоко проникающую в грунт корневую систему, в условиях щебенистых почв она не уходит более чем на 120 см, у типичного представителя щебенистой пустыни наифитона ежового (*Nanophyton erinaceum*) — на 110 см.

Корни растений на щебенистых почвах обходят щебни, гальки,

проходят по межскелетным промежуткам, заполненным мелкоземом, и поэтому бывают сильно изгибистыми. Иногда межскелетные пространства заполнены сильно уплотненным песком, который трудно преодолеть корням. На таких участках они скручиваются, а иногда отмирают, не осилив сильно уплотненные прослойки. Часто корни на значительном протяжении горизонтально стелются по поверхности сильно сцементированных прослоек. Ветвление у них ослабляется. Боковые корни развиваются преимущественно в приповерхностных слоях и слабо — в апикальной части. В средней зоне корнеобитаемой толщи грунта они почти не развиваются или сильно угнетены из-за чрезмерной плотности почвы.

Различные виды растений неодинаково реагируют на специфические действия водно-физических и химических свойств соленцов. Глубина проникновения в грунт корневой системы полыни малоцветковой (*Artemisia pauciflora*), пижмы тысячелистниковой (*Tanacetum millefolium*), злаковых компонентов и даже ежовника солончакового (*Anabasis salsa*) находится в прямой зависимости от степени солончаковости почвы и связанной с этим глубины стоя водно-растворимых солей. Корни их с возрастом отмирают и замещаются новыми, что свидетельствует о накапливании в их тканях ионов минеральных солей, что нарушает поглотительную функцию корней. Это приводит к нарушению нормального хода обменных процессов, роста и в конечном счете ведет к отмиранию корней.

На мелком лугово-степном солончаковатом солонце корни полыни малоцветковой (*Artemisia pauciflora*) проникают на глубину до 80, биюргруна солончакового (*Anabasis salsa*) — до 85 см. На мелком степном солонце этот показатель у полыни малоцветковой не превышает 50, у пижмы тысячелистниковой (*Tanacetum millefolium*) — 33, у овсяницы бороздчатой (*Festuca rupicola*) — 35 см.

Корни кохии простертой (*Kochia prostrata*) и камфоросмы марсельской (*Camphorosma monspeliaca*) беспрепятственно проникают сквозь солончаковый горизонт солонцов, не отмирают с возрастом под действием ионов солей. Это свидетельствует о значительно меньшей проницаемости в корни ионов минеральных солей. Корни этих растений проникают в грунт глубоко (до 144 см у камфоросмы и до 95 см у кохии) в понсках более стабильного источника водоснабжения.

Большим злом на почвах солонцового ряда в зоне засушливых областей является не столько неблагоприятные водно-физические свойства солонцового горизонта, сколько обильное скопление водно-растворимых солей, они ограничивают проникновение корней в более глубокие горизонты, где постоянно имеется влага, и ухудшают водоснабжение растений.

Среди типов солончаков сравнительно благоприятными для развития растений являются, безусловно, луговые солончаки, где корни достигают наибольшей глубины. У верблюжьей колючки ложной (*Alchagi pseudalchagi*) они уходят на 305 см, у брунца лисохвостого (*Vexibia alopecuroides*) — на 288, у клоповника толсто-

листого (*Lepidium crassifolium*) — на 280, у молочая сырдарьинского (*Euphorbia jakartica*) — на 232, у полыни метельчатой (*Artemisia scoparia*) — на 220, у кермека Гмелина (*Limonium gmelinii*) — на 210, у кермека ушастого (*L. otolepis*) — на 204, у гребенщика многоцветкового (*Tamarix ramosissima*) — на 200 и лебеды татарской (*Atriplex tatarica*) — на 190 см.

Гораздо меньше углубляются корни растений на обыкновенных солончаках. Только у саксаула безлистого (*Haloxylon aphyllum*) они достигают здесь грунтовых вод (410 см). Глубина проникновения корневой системы ежовника солончакового (*Anabasis salsa*) не превышает 140 см, кермека Гмелина (*Limonium gmelinii*) — 150 см (на 60 см меньше, чем на луговом солончаке), сарсазана шишковатого (*Halocnemum strobilaceum*) и саксаульника длинноприцветникового (*Arthrophyllum longibracteatum*) — 190, солянокосняка каспийского (*Halostachys caspica*) — 200 см.

Совсем мелкое укоренение растений на соровом солончаке: у сарсазана шишковатого (*Halocnemum strobilaceum*) на 100 см (на 90 см меньше, чем на обыкновенных солончаках), у саксаульника длинноприцветникового (*Arthrophyllum longibracteatum*) — на 90 см (на 100 см меньше, чем на обыкновенном солончаке).

Таким образом, характерной особенностью развития корневой системы растений на солончаках является сравнительно неглубокое проникновение в грунт, слабое ветвление корней; но при этом сильно разрастаются боковые корни первого и второго порядков, увеличивается степень их раскидистости, апикальная часть стержневого корня с возрастом отмирает и заменяется крупными боковыми ответвлениями. Такая специфическая особенность корневой системы растений солончаков обусловлена не только засоленностью почвы, но и перенасыщенностью влагой и вызванным этим недостатком кислорода.

КОРНЕВАЯ СИСТЕМА КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ

Корневая система плодовых деревьев по многим признакам сходна между собой и почти всегда в той или иной степени дифференцирована на горизонтальные и вертикальные корни. Последние располагаются обычно в биологически более активных, плодородных и хорошо аэрируемых поверхностных слоях почвы, к тому же лучше прогреваемых. Корни вертикального направления проникают глубже, имеют более важное значение в водоснабжении дерева и подаче некоторых микроэлементов из более глубоких слоев почвы и грунта. Диаметр распространения корневой системы обычно выходит за пределы проекции кроны, но основная часть обрастающих корней (75%) размещается в ее пределах; с возрастом и эта часть корней перемещается к периферии (Колесников, 1959, 1974), занимая большие пространства, достигающие в диаметре у 45-летней

яблони (*Malus*) сорта Сарысинап до 22 м (Колесников, 1974), у груши (*Pyrus*) в Узбекистане — до 36 м (Рыбаков, 1950). Глубина проникновения в почвогрунт вертикальных корней яблони в Московской области — до 4,5, Крыму — до 6, на Украине — до 9,4 (Колесников, 1929, 1955), в Марокко — до 20 (Negre, 1958), в Казахстане — до 20,4 м (Драгавцев, 1947). У груш вертикальная часть корневой системы более развита, чем у яблони.

W. S. Rogers, M. C. Vyvyan (1934) отмечали, что карликовое дерево не обязательно обладает короткой корневой системой: часто невысокие деревья имеют самые длинные и глубокие, а высокие породы — горизонтально развивающиеся корни.

Более сильно развита корневая система у диких форм плодовых. По Г. В. Васильченко (1955), у дикой и садовой форм сибирской яблони (*M. baccata*) и ранеток корни более ветвистые и мочковатые, чем у других видов яблонь — крупноплодной, лесной (*M. silvestris*), восточной (*M. orientalis*) и Сиверса (*M. siversii*). Поэтому в садоводстве дикие формы плодовых широко используются в качестве подвоев для культурных сортов. Корнесобственные плодовые культуры формируют менее мощную корневую систему, чем привитые.

Давно установлено, что подвои оказывают определенное влияние: изменяют признаки и свойства привитого сорта, и этот эффект широко используется в садоводстве и виноградарстве, декоративном садоводстве и цветоводстве для повышения устойчивости, продуктивности и качества привитых сортов. А. Г. Каблучко (1955) отмечает преимущественно поверхностное распространение корневой системы непривитых и глубокое проникновение ее у привитых плодовых деревьев.

Зависимость устойчивости растений к некоторым неблагоприятным эдафическим факторам от корневой системы была убедительно продемонстрирована в экспериментах Г. Н. Еремеева (1936). Он прививал сорт персика Эльберт на 4 подвоя: миндаль (*Amygdalus communis*), персик (*Persica*), абрикос (*Armeniaca vulgaris*), алычу (*Prunus divaricata*), имеющих неодинаковую степень стойкости к временному избыточному и недостаточному увлажнению почвы. Испытания показали, что привитые на корневую систему миндаля, нестойкую к избыточному увлажнению, растения персика, так же как и дички миндаля, не смогли выжить при временном переувлажнении почвы и полностью погибли, тогда как привитые на корневую систему алычи растения персика выжили полностью, так же как и корнесобственная алыча. Привитые на абрикос растения персика выжили на 70—80, корнесобственный абрикос — на 40, а корнесобственный персик — 100%. Высокую выживаемость растений персика, привитых на абрикос, по сравнению с корнесобственным абрикосом автор объясняет повышением стойкости подвоя (корневой системы абрикоса) под влиянием устойчивого к временному избыточному увлажнению почв персика. В опытах по засухо-

устойчивости авторы не получили данные по столь четкой зависимости от подвоя.

По наблюдениям А. В. Бельской, М. М. Ревенко (1961), в нижегорной полосе Заилийского Алатау корни малины Мальборо (Rubus) в возрасте 2 лет углубляются в почву до 150, в 5 лет — до 225 см. У 2-летних кустов основная масса корней размещалась на глубине до 50, у 5-летних около 90% скелетных и 80% мочковатых корней сосредоточено на глубине до 75 см.

Как показали исследования W. S. Rogers (1933), корни 8-летнего крыжовника (*Grossularia*) проникают в почвогрунт на глубину до 240 см. Глубоко укореняется и смородина (*Ribes*). По наблюдениям М. М. Ревенко (1960) корни 4-летнего куста смородины уходят в почвогрунт на 275 см.

Корневая система люцерны (*Medicago*) стержневого типа: с начала прорастания она имеет тенденцию к быстрому углублению (Модестов, 1932; Бордаков, 1934; Синская, 1950), но слабо разрастается в стороны, поэтому смыкание корневой системы в посевах происходит медленнее, чем у злаков (Макаревич, 1959). С начала вторичного роста стержневого корня структура гипокотилиа и корневая шейка претерпевают существенные изменения и формируют «корневую головку» или «коронку» (Мокеева, 1957), затем корень сокращается, и к моменту появления шестого листа корневая шейка втягивается в почву на 4—5 мм (Трегубенко, Рак, 1949), а со временем — на глубину 3—10 см (Кружилли, 1944; Ларин, 1950), что предохраняет «коронку» с многочисленными почками возобновления от вымерзания зимой (Мокеева, 1957; Крюкова, 1965).

Важным показателем развития люцерны считается толщина корневой шейки, поскольку базальная часть стержневого корня является органом отложения запасных питательных веществ и возобновления (Куперман, Ржанова, 1963). Обычно диаметр корневой шейки у 2-летней люцерны составляет 3—4, а у старовозрастной достигает 20 мм (Ларин, 1950). Боковые корни люцерны сильно развиты. Боковые ответвления высших порядков весьма динамичны (Мокеева, 1957; Русакова, 1967) и отмирают не только к концу вегетации, как это отмечал П. А. Лубенец (1966), но и после каждого укуса на 55—60% и почти полностью минерализуются в течение 25—30 дней (Зыков, 1969).

На Канзасской опытной станции корни единичных растений люцерны посевной в 4-летнем возрасте проникали в грунт на глубину 510 см (Metzger, Grandfield, 1938). По наблюдениям И. Н. Шевелева (1928), корни как посевной (*M. sativa*), так и дикой желтой люцерны (*M. falcata*) на первом году жизни углубляются до 165 см, на втором — до 225 см.

Клевер красный (*Trifolium pratense*) относят к стержнекорневым растениям с максимальным ветвлением в верхней части главного корня (Русакова, 1967), углубляющегося максимально до 125 см (Станков, 1964). Но в отличие от люцерны клевер красный

имеет придаточные корни. А. Ф. Терехова (1953) у клевера красного выделяет 3 типа придаточных корней: 1) придаточные гипокотильные, появляющиеся на подсемядольном колене в период кушения, играют важную роль в усвоении питательных веществ из верхнего слоя почвы, развиваются в большем количестве у позднеспелых сортов, бывают наиболее выражены в первый год вегетации, на второй год отмирают, более крупные из них, сохранившиеся при перезимовке, утолщаются и не отличаются от боковых корней первого порядка; 2) придаточные узловые (2-го яруса) появляются в период стеблевания на месте перехода стебля в подсемядольное колено, к концу первого года вегетации по количеству и весу превосходят придаточные корни гипокотильных, и с возрастом количество и вес их увеличиваются; 3) придаточные междоузловые и узловые последующих ярусов появляются на междоузлиях и узлах стебля и у основания молодых побегов выше семядольного узла, у некоторых сортов этих корней не бывает в первый год жизни, они появляются в последующие годы вегетации по мере все большего погружения надземной части растения в землю, и со временем количество и вес этих корней возрастают, к концу третьего и четвертого годов вегетации клевера они становятся преобладающими.

По наблюдениям Н. Г. Хорошайлова (1959), главный корень эспарцета (*Onobrychis*) менее мощный, чем у люцерны, и степень выраженности его у различных видов разная. С 8—20 см глубины главный корень разветвляется, и проследить его продолжение глубже удастся лишь у некоторых видов. Но, как показали опыты С. Ф. Таджнева и Э. Абдуллажанова (1973), в условиях Чартакских адыров стержневой корень эспарцетов ферганского (*O. ferganica*) и хорасанского (*O. chorassanica*) с самого начала прорастания отличается более мощным развитием, до летней засухи успевает проникнуть глубже, чем у люцерны тяньшанской (*Medicago tianschanica*), поэтому эспарцеты меньше страдают от засухи.

Длина и мощность корневой системы у разных видов эспарцета являются признаками, обуславливающими устойчивость его к засухе и коррелируют с длиной их вегетационного периода. У более раннеспелого вида *Onobrychis vicifolia* корневая система расположена ближе к поверхности почвы, у позднеспелых видов *O. inermis*, *O. agrepia* в первый год жизни она достигает большей глубины и хорошо разветвляется до 170 см, *O. antasiatica* по срокам созревания и по мощности развития корневой системы занимает промежуточное положение.

В литературе иногда встречаются малообоснованные и преувеличенные утверждения о более мощном развитии корневой системы донника белого (*Melilotus albus*). Так, В. В. Суворов (1950) выделяет 2 типа корневой системы донника: 1) очень мощная, с явно выраженным стержневым корнем, проникающим в почву на глубину от 1,5—2 до 5 м, с малочисленными боковыми корнями; 2) менее мощная, стержневой корень сравнительно тонкий, прони-

кающий на глубину 50—100 см, с большим количеством боковых корней. Первый тип характерен для южных подвидов, второй — для северных.

Считают, что стержневой корень донника белого на первом же году жизни проникает в почву на 100—120 см, на втором — до 150 (Мамлиня, 1956) и даже 250 см (Мчедlishvili, 1962); подчеркивают, что общая длина корней донника белого почти в 2,5 раза больше, чем у люцерны, и они пронизывают самые грубые почвы, чем способствуют большей инфильтрации воды, лучшему газообмену, усиливают деятельность микроорганизмов, что обеспечивает расхождение почв, а имея хорошо разветвленную корневую систему с многочисленными клубеньками, накапливают в почве много биологического азота (Копелькиевский, 1966).

Шабдар (*Trifolium resupinatum*) — глубокоукореняющаяся культура. Её корневая система стержневого типа, с массой мелких боковых ответвлений и со слабо развитыми придаточными корнями в подземной части hypocotyla. Основная масса корней сосредоточена в пахотном горизонте почвы, и по мере углубления масса корней непрерывно снижается. Рост корневой системы при двух укосах не прекращается до конца вегетации. Наиболее интенсивный суточный прирост отмечен в период стеблевания — начала бутонизации (2,1 см) до первого укоса.

У однолетних бобовых культур корневая система имеет сложное строение, состоит не только из стержневого корня и боковых его ответвлений разных порядков, но также и из придаточных корней (Weinhold, 1967; Тен, Борисова, 1971; Байтулин, 1972), составляющих существенную часть корневой системы. Придаточные корни у многих однолетних бобовых культур начинают формироваться очень рано и появляются еще до всходов (*Glycine hispida*, *Cicer arietinum*, *Phaseolus aurens*). У фасоли (*Phaseolus vulgaris*), гороха (*Pisum sativum*) и чечевицы (*Lens culinaris*) они появляются раньше, чем боковые ответвления на главном корне; у кормовых бобов (*Faba bona*), сои (*Glycine hispida*), чины (*Lathyrus asiaticus*) и вики (*Vicia sativa*) — одновременно; у вигны (*Vigna sinensis*) и люпина (*Lupinus albus*) — на первые-вторые сутки после боковых ответвлений на главном корне (Байтулин, 1972). Корневая система кормовых бобов проникает в почву на глубину от 70,4 (Модестов, 1916) до 145 см (Новак, 1967). Характерной особенностью этой культуры является мощное развитие боковых корней первого порядка, количество которых на одно растение служит сортовым признаком (Филимонова, 1967). Корневая система фасоли проникает в почву от 80 (Модестов, 1932) до 120 см (Мусатов, Новак, 1967) и глубже. У многих сортов фасоли стержневой корень не превосходит в развитии придаточные корни, в силу чего корневая система имеет мочковатый габитус (Байтулин, 1972).

А. П. Модестов (1916) отмечал углубление корней гороха до 157 см. Н. М. Шкварук (1960), Г. И. Мусатов, В. Г. Новак (1967),

В. В. Глуховцев (1967) отмечают, что горох по сравнению с другими зернобобовыми культурами характеризуется более сильно развитой корневой системой.

Корневую систему сои многие авторы (Савич, 1929; Кружилин, 1935; Dittmer, 1940) отмечали как слабо развитую, неглубоко проникающую в почву, состоящую преимущественно из редких грубых корней. П. Т. Слугин (1936), В. Б. Енкен (1959) подчеркивают поверхностное распространение корневой системы сои на дерново-подзолистой почве. Однако на аллювиальных почвах долин и пойм рек с мощным супесчаным или суглинистым перегнойно-аккумулятивным горизонтом и подпахотными слоями, представленными супесью с примесью галечника, корневая система сои, по наблюдениям В. Б. Енкена (1959), углубляется до 200 см.

А. П. Модестов (1932) относил люпин наряду с люцерной к наиболее длиннокорневым растениям, проникающим в почву на глубину от 138 до 284 см. Характерная особенность люпина — слабое развитие боковых корней первого порядка (Филимонова, 1973). Придаточные корни на гипокотиле люпинов узколистного (*L. angustifolius*) и белого (*L. albus*) по мощности развития не уступают крупным боковым ответвлениям стержневого корня (Тен, Борисова, 1971).

В литературе весьма скудны и отрывочны сведения о корневой системе вигны, нута, чечевицы и чины. Как показывают наши исследования, в предгорной зоне Заилийского Алатау по мощности развития и степени углубления корневой системы однолетние бобовые культуры располагаются в следующем порядке: соя, чина, люпин, горох, кормовые бобы, фасоль, вика, нут, чечевица, маш и вигна. Корневая система позднеспелого сорта сои пирамидальной проникает в почву на глубину более чем 180 см, а сорт вигны ВИР-105 — до 85 см (Байтулин, 1972).

Корневая система подсолнечника (*Helianthus annuus*) характеризуется резко выраженным стержневым корнем, который начинает ветвиться сразу после отрастания и образует ответвления до четвертого порядка и к концу вегетации углубляется в почву до 270 см (Модестов, 1932). Стержневой корень по выходе из семядолей интенсивно растет вглубь и в фазе семядольных листочков достигает длины 4,1—8,3 см, в фазе образования 2 настоящих листьев главный корень углубляется до 20 см, в фазе 4 настоящих листьев — на 26—28 см, в фазе 12 настоящих листьев — на 51—58 см, при образовании корзинки — на 100—122 см, в период полного цветения — на 167—246 см, в начале созревания — на 225—280 см. Развитие корней вглубь особенно резко увеличивается к фазе образования корзинки и достигает предела к началу цветения, составляя 10—14 см в сутки. С фазы полного цветения развитие корней вглубь замедляется и приостанавливается. При полной спелости зерна концы главного корня и боковых его ответвлений в глубоких слоях начинают отмирать. На всем протяжении корни образуют

3 яруса ветвления на глубинах 4—25, 45—50 и 70—80 см. Распространение основной массы корней по горизонтали ограничивается половиной ширины междурядий, где корни одного рядка встречают корни растений с другого ряда.

Под влиянием даже незначительных осадков усиленно развиваются мелкие корешки близ поверхности почвы, что свидетельствует о большой способности подсолнечника улавливать и небольшое количество влаги.

Корневая система фабричной сахарной свеклы (*Beta vulgaris*) относится к корнеплодно-стержневому типу (Байтулин, 1976). Корнеплод формируется из различных осевых частей растения: «головки» — из надсемядольной части и стебля, «шейки» — из подсемядольного колена, а собственно корень — из базальной части стержневого корня (Александров, 1928; Молотковский, 1961а, б); последний ниже головки имеет типичное строение корня с первичной ксилемой в центре. До момента линьки главный корень покрыт однослойным ризодермисом. Боковые корни возникают в перицикле против первичной двухлучевой ксилемы, поэтому боковые корни образуют 2 вертикальных ряда корешков, расположенных в диаметрально противоположных сторонах главного корня (Рождественский, 1937). Семядоли располагаются в той же плоскости, что и боковые корни (Табенцкий, 1936). Однако установлено, что проводящая система в корнеплоде сахарной свеклы имеет спиральную закрученность в силу скрученности самого корнеплода (Гомоляко, 1961). Благодаря этому боковые корни сахарной свеклы размещаются в почве веерообразно-винтовидно, радиально расходясь вокруг корнеплода (Сирик, 1938). При переходе корня от первичного строения ко вторичному перицикл, делясь, дает зону мелкоклеточной ткани, от которой возникают боковые корни, упирающиеся не в первую ксилему («звездочку»), а в какое-то из колец пучков. Эти корни возникают уже в третичных процессах роста главного корня и в отличие от перициклических корней появляются в тканях вторичного, даже третичного происхождения и считаются вторичными (Табенцкий, 1941) или, вернее всего, дополнительными боковыми корнями (Байтулин, 1976).

Корневая система сахарной свеклы имеет свойства быстрого начального углубления в почву и ветвления. Стержневой корень в 2-месячном возрасте (в фазе 8—10 пар листьев) при орошении проникает в почву на глубину до 35 см, но ветвление бывает более энергичным (Weaver, Bruner, 1927).

По данным J. F. Weaver, W. E. Bruner (1927), корни высадков сахарной свеклы проникают в почву на глубину лишь до 100 см и распространяются в стороны, захватывая площадь диаметром до 200 см (рис. 17, 18).

К. Kroemer (1918) отмечал, что томаты (*Lycopersicum esculentum*) имеют отчетливо выраженный стержневой корень только в начале роста, сохраняющийся лишь в поверхностных слоях почвы.

По мере развития боковых корней стержневой становится неразличимым среди них. Однако, как показали наблюдения *J. E. Weaver, W. E. Bruner (1927)*, после прорастания семени томаты развивают мощную корневую систему стержневого типа, проникающую в почву за 3 недели на глубину 55 см.

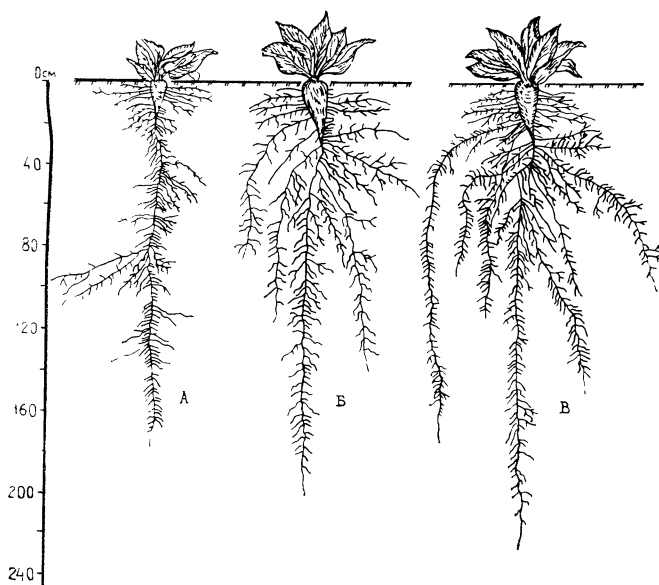


Рис. 17. Корневая система маточной сахарной свеклы (сорт Белоцерковская односеменная) перед уборкой корнеплодов при поливах по достижении влажности почвы: А — 50, Б — 60, В — 70% от поливной влагоемкости

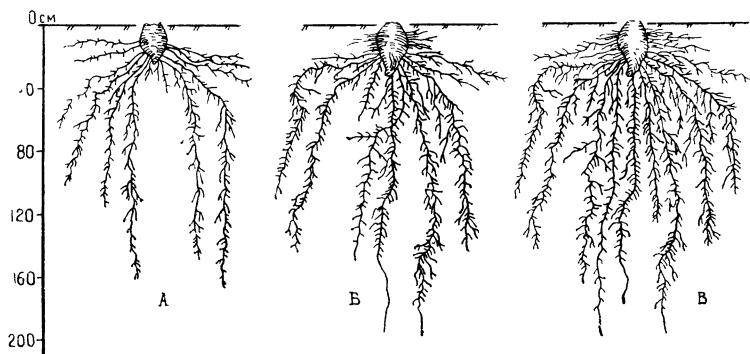


Рис. 18. Корневая система семенников сахарной маточной свеклы (сорт Белоцерковская односеменная) перед уборкой при поливах по достижении влажности почвы: А — 50, Б — 60, В — 70% от полевой влагоемкости

По наблюдениям И. П. Витте-Пантелеевой (1952), на участках с глубоким залеганием грунтовых вод корни томата проникают в почву на глубину до 245 см. Все основные корни, а также боковые их ответвления третьего и четвертого порядков бывают направлены вертикально вниз. Ширина распространения корневой системы в поперечнике не превышает 90 см.

При рассадном способе выращивания томатов формируется мочковатая корневая система (Лазарев, 1959), представленная горизонтальными корнями, расположенными в поверхностных слоях почвы (Даскалов, Колев, 1958), и лишь отдельные ответвления корни достигают глубины 1 м (Алпатыев, 1955). При безрассадном способе выращивания формируется стержневая корневая система (Лазарев, 1959) или разветвленная (Даскалов, Колев, 1958), но глубоко проникающая в почву (Алпатыев, 1955; Даскалов, Колев, 1958; Лазарев, 1959).

Томаты характеризуются высокой способностью придаточного корнеобразования, что способствует увеличению общего метаболического уровня растений. Как показывают результаты исследований М. Balasa и Р. Chilom (1968), придаточные корни у томатов образуются не только в стеблях, но могут появляться и на черешках листьев и соцветий. Эти придаточные корни способствуют усилению питания, ускоряют темпы роста и плодоношения растений, позволяя делать отводку с целью омоложения и вегетативного размножения.

Широко распространено представление о том, что лук (*Allium* сера) является короткокорневой культурой (Weaver, 1926; Витте-Пантелеева, 1952; Трулевич, 1954; Эдельштейн, 1962). Соотношение между надземной массой и корнями, по определениям Н. М. Шкварук, М. Е. Хомчак (1967), находится в пределах 7,3:1. В. К. Трулевич (1954) отмечает, что всходы лука имеют по 1 неветвящемуся корню и только через 10—12 дней после всходов начинают появляться другие, тоже почти не ветвящиеся, направленные в стороны. Каждая луковица (сорт Цитауский), по наблюдениям Н. М. Шкварук (1960), в зависимости от размера и веса имеет от 20 до 48 корней с весьма малым количеством мелких разветвлений. Глубина проникновения корней в почву не превышает 70—100 см.

В обстоятельной работе С. А. Карташовой (1925) по изучению корневой системы тыквенных растений, к сожалению, не была установлена предельная глубина проникновения стержневого корня. Отмечается мощное развитие корней арбуза (*Citrullus vulgaris*), тыквы (*Cucurbita pepo*) и менее сильное, чем у них, дыни (*Cucumis melo*), у огурца (*Cucumis sativus*) этот показатель еще меньше. Ветвление стержневого корня очень сильное в поверхностных слоях почвы в основном в пахотном и подпахотном горизонтах на глубине до 40—50 см. Боковые корни первого порядка образуются часто с глубины 7,2 см, расходятся в разные стороны и простираются на протяжении до 500 см в виде белых плетей, они значительно

длиннее стержневого корня и почти равняются длине надземных плетей. Боковые корни высших порядков, переплетаясь между собой, образуют сплошную сеть, распространяясь по площади диаметром до 10 м. Такое мощное развитие корневой системы позволяет бахчевым использовать громадный объем почвы. К. И. Пангало (1925, 1933) тоже отметил мощное развитие корневых систем туркестанских дынь. У тыквенных образование придаточных корней происходит на надземных плетях, которые при сильном развитии питают растение, если погибнет главный корень (Рытова, 1928).

Д. С. Певнев (1938) считает, что утверждения о засухоустойчивости бахчевых основывались только на том, что эти культуры — выходцы из сухих и знойных африканских пустынь. Автор показал, что стержневой корень может расти только во влажной почве и к концу вегетации достигает глубины 80—100 см, поэтому роль стержневого корня в снабжении водой надземных органов ничтожна, обильное нагнетание воды в надземные органы осуществляется в основном боковыми корнями. Поверхностное расположение основной массы сильно развитых боковых корней способствует лучшему использованию даже незначительного количества выпадающих осадков, обеспечивает достаточную скорость возмещения быстро испаряющейся воды.

Корневая система различных видов и сортов тыквенных формируется по единому морфологическому типу, но существенно различается по мощности развития (Балтаев, Байтулин, 1973).

Исследования Р. П. Кокушкиной (1952) показали, что стержневой корень тыквы проникает в подпочвенные горизонты на глубину до 200 см. Боковые корни в пахотном горизонте распространяются преимущественно горизонтально и имеют длину от 200 до 500 см, числом до 20. Длина боковых второго порядка достигает 250, третьего — 150 см, и углубляются они до 100 см. При регулярном увлажнении верхних горизонтов почвы образуются придаточные корни на стелющихся побегах. Они имеют вертикальное направление, уходят на глубину до 50 см. На всех скелетных корнях образуются мелкие сосущие временные корни, покрытые корневыми волосками. Образование сосущих корней наблюдалось и на старых частях корней при увлажнении почвы. Это свидетельствует о способности тыквы использовать осадки даже небольшой силы (рис. 19).

Глубина проникновения в почву главного корня кормового арбуза (*Citrullus colocynthis*) достигает 163,5 см (Листопадов, 1957), дыни (в Средней Азии) — от 120 (Сикстель, 1935) до 152 см (Мазитова, 1969); В. Г. Ротмистров (1939) совершенно справедливо относил растения дыни и огурца к среднекорневым, проникающим в почву на глубину 110—130 см.

По данным же М. Г. Таранівська (1933, 1936), уже при появлении всходов хлопчатника (*Gossypium hirsutum*) стержневой корень

проникает в почву на глубину 10—12 см; в фазе первого настоящего листа длина его в 4 раза больше высоты стебля и достигает глубины более чем 30 см; в фазе бутонизации длина стержневого корня больше высоты стебля в 5 раз, глубина проникновения его в почву около 60 см; в фазе цветения глубина проникновения корневой системы в почву достигает 110 см, к концу вегетации — более

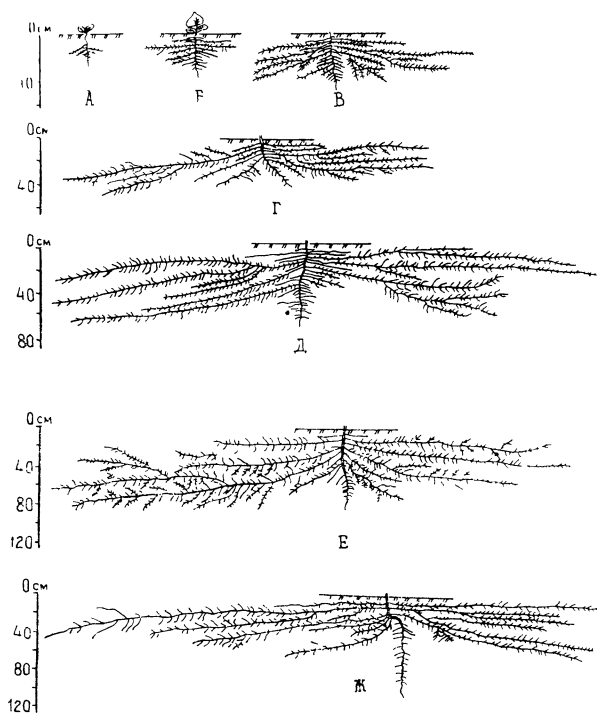


Рис. 19. Корневая система тыквы (сорт Казахстанский местный) на лугово-болотных почвах в фазе: А — всходов; Б — первого листа; В — шатрика; Г — стеблевания; Д — цветения; Е — плодообразования; Ж — полной спелости

250 см, а диаметр захвата — 280 см. Помещая желатиновые капсулы с P^{32} на разную глубину почвы, D. M. Basset и др. (1970) установили, что за первые 3 месяца (с 1 апреля по 1 июля) корни хлопчатника углубляются в почву на 183 см, а боковые уходят в стороны на 70 см.

Таким образом, формирование корневой системы хлопчатника протекает интенсивно с момента прорастания и в основном завершается в фазу цветения (Цивинский, 1933; Таранівська, 1933; Бейдемман, 1934; Еременко, 1951; Иволина, 1967, 1968б; Basset e. a., 1970). Среднесуточный прирост главного корня от всходов до по-

явления первого настоящего листа составляет 3—4 см. В момент цветения резко увеличивается количество и общая протяженность боковых корней (Еременко, 1951).

На сероземах Прикопетадгаской долины стержневой корень тонковолокнистого хлопчатника (сорт 9078-Н) в начальные фазы развития значительно превосходит по длине высоту стебля и к концу вегетации достигает 185,7 см (Ивонина, 1967, 1968б).

Было показано, что боковые корни хлопчатника вскоре после всходов покрываются пробковой тканью, утолщаются; корневые волоски на опробковелых частях отмирают, и эта часть бывает неспособной поглощать воду и минеральные вещества. Но М. Расулов (1940) на опробковелых боковых корнях обнаружил большое количество бугорков, которые, как отмечал И. И. Колосов (1939), состоят из молодых живых клеток с неопробковелой оболочкой и представляют собой неразвившиеся боковые корешки через которые свободно проникают влага и питательные вещества внутрь корня. Бугорки при соответствующих условиях лопаются и дают начало молодым корешкам.

Н. Куприянов (1939) наблюдал появление молодых корешков после дождей даже при опробковелых частях корней хлопчатника. Подобное явление отмечали Н. З. Станков (1964) и Л. Н. Ивонина (1967, 1968б).

В. И. Цивинский (1933) отмечал, что не вся поверхность поглощающих корешков бывает покрыта корневыми волосками, а лишь небольшие участки протяженностью $\frac{1}{3}$ см. Поэтому он поглотительную способность корней хлопчатника не связывал с наличием волосков.

Корневая система конопли (*Cannabis sativa*) в начале развития растений по темпу роста опережает надземные органы. Период наиболее интенсивного роста ее совпадает с периодом усиленного роста стебля и протекает до цветения, после чего рост корней резко снижается (Лихварь, 1938).

Табак (*Nicotiana tabacum*) имеет хорошо выраженный стержневой корень, он повреждается при пересадке и растение затем образует сильно ветвящуюся систему боковых и придаточных корней. По данным исследований Ф. П. Губенко (1940), на 15-й день после посадки корни табака (сорт Дюбек 44) достигают 25 см глубины, на 30-й — 40, на 45-й — 80, на 60-й — 90, в конце вегетации — 150 см и распространяются в стороны от ряда на 75 см в условиях красно-бурой известковой почвы Южного берега Крыма. К концу вегетации корневая система состоит из боковых корней до IV степени ветвления и занимает объем почвы около 2,5 куб. м.

В первые 30—45 дней после посадки энергия роста надземных органов отстает от такового корневой системы, а когда последняя достигает достаточной мощности для развития надземных органов, интенсивность роста стебля и листьев резко возрастает (Губенко, 1940; Сагитова, Байтуллин, 1973.)

В опытах В. Я. Степанова (1970) корневая система табака на серой лесной оподзоленной почве (сорт Подольский 23) Тернопольской области УССР достигла глубины 260 см в контроле и 226 см на удобренной почве; на западно-предкавказском выщелочном черноземе (сорт Остролист 450) Краснодарского края — соответственно 226 и 209. Радиус распространения корневой системы составляет 70—75 см, и одно растение занимает корнями около 1,2—1,3 куб. м объема почвы.

По наблюдениям В. Г. Ротмистрова (1909), в условиях Одесской области прирост корневой системы картофеля (*Solanum tuberosum*) заканчивается за 50 дней; в почву она проникает лишь на 60—80 см, в поперечнике имеет чуть более 100 см. А. П. Модестов (1915) относил корневую систему картофеля к типу коротко-корневых, занимающих наименьший объем почвы по сравнению с другими сельскохозяйственными культурами. Картофель развивает массу нежных приповерхностных корней с тончайшей сетью корневых волосков, способствующих наиболее полному использованию даже небольшого количества влаги (Орловский, 1929; Кружилин, 1944); А. П. Модестов (1932) приводит данные о достижении корней глубины до 160 см.

Более глубокое проникновение корневой системы картофеля отмечено на мощных малогумусных черноземах Черниговщины — до 140 см; глубже 80 см она не ветвится: концы отдельных корней скручиваются в сильно увлажненном слое (Демиденко, 1960). У сеянцев картофеля имеются стержневой корень с боковыми ответвлениями до второго порядка, которые отвесно направлены в глубь почвы, и придаточные корни, образующиеся на подземной части стебля и распространяющиеся в верхних слоях почвы. У растений, выращиваемых из клубней, корневая система мочковатая и складывается из ростовых («глазков») корней, формирующихся на месте соединения стебля с маточным клубнем, пристолонных, расположенных группами по 4—5 около каждого вновь образующегося столона, и столонных, развивающихся на самой столоне (Кружилин, 1944, 1954; Байтулин, Сагитова, 1970).

Как показали исследования А. И. Гречушниковой и Н. Ф. Нестеровой (1957), столонные корни имеют незначительную длину (12—18 см), но ветвятся довольно часто, и за счет вновь образующихся боковых корней увеличивается общая поглощающая поверхность, что позволяет использовать большой объем почвы.

Корневая система топинамбура (*Helianthus tuberosus*), выращенного из семян, стержневого типа, а выращенного из клубней — мочковатого типа, проникает в почву на глубину до 1,5 м (Медведев, 1948) и распространяется по площади диаметром до 130 см. Основная масса корней располагается в верхнем (до 30 см) слое почвы, и значительную ее часть составляют боковые корни (Вотинова, 1967).

Столоны у топинамбура образуются через 13—27 дней после

появления всходов, интенсивный их прирост происходит в августе—сентябре, а клубни образуются через 40—67 дней после появления всходов (Вотинова, 1967).

До сравноительно недавнего времени корневые системы овощных культур оставались совершенно неизученными, в литературе содержались весьма отрывочные и малодостоверные данные. Приятным исключением стали работы И. П. Витте-Пантелеевой (1952), посвященные более систематическому изучению корневой системы томатов. Затем корневая система капусты была детально изучена В. Я. Борисовой (1949). Лишь с 1960 г. начали появляться работы Н. М. Шкварук, освещающие итоги обширных сравнительных исследований корневых систем многих видов овощных культур в условиях различных почв Украины.

Как показали итоги исследований И. П. Витте-Пантелеевой (1952), корневая система капусты (*Brassica capitata*) достигает довольно мощного развития и у среднепоздних сортов (Ликуришка), которая проникает в почву на глубину до 280 см. При обильном и частом поливе корневая система имеет более приповерхностное распространение.

По данным В. Я. Борисова (1949), в семядольном состоянии отношение ассимилирующей поверхности листьев капусты к поглощающей поверхности корней было 1:5, в период готовности рассады это отношение составляло уже 1:15. Капустные растения обладают очень высокой восстановительной способностью корней, и уже на 15-й день после высадки рассады в грунт восстанавливается соотношение между ассимиляционной поверхностью корней, которое было до высадки рассады. В рассадный период корневая система капусты бывает очень пластичной и легко поддается формированию, но, выращенная без пикировки, она бывает слабо разветвленной, распространяется на большую глубину и далеко в стороны. Рассада же, выращенная с пикировкой, имеет более компактную, сильно разветвленную и поверхностную корневую систему.

При выемке из парника непикированной рассады для высадки в грунт происходит обрыв значительной части корней и сохраняется лишь 10—15%, у пикированной рассады — до 20—25% поглощающей поверхности корней, у рассады же, выращенной в торфяных питательных кубиках, сохраняются все корни.

А. А. Дорохов (1961) обнаружил способность корней капусты при безрассадной культуре образовывать придаточные побеги, которые после отделения их с частью корня нормально развиваются.

Корневая система перца сладкого болгарского (*Capsicum annuum*) характеризуется более медленным ростом даже в начальные периоды развития растений; в почву проникает не более чем на 100 см; состоит из тонких корешков, сосредоточенных преимущественно в пахотном слое (Шкварук, 1960).

Еще до образования первого листа салата (*Lactuca sativa*)—

· сорта Майский — главный корень проникает в почву на глубину около 30 см, а в начале образования первой пары листьев — на 40 см. На 30-й день после появления всходов корни углубляются в почву до 50, на 40-й — на 70, а к концу вегетации (55-й день) — более чем на 100 см (Шкварук, 1960).

Корни пикината (*Spinacia oleracea*) — сорт Виктория — до появления первой пары листьев проникают в почву на глубину до 40 см, в период образования розетки (на 20-й день после появления всходов) — на 60 см, в период технической зрелости (на 30-й день) — на 80 см и в начале старения (на 36-й день) — более чем на 80 см. Они быстро древеснеют, и основную массу составляет стержневой корень (Шкварук, 1960).

Корневая система баклажана (*Solanum melongena*) — сорт Болгарский 0,14, — по наблюдениям Н. М. Шкварук (1960), имеет своеобразное морфологическое строение, больше развивается вглубь (до 120 см) и меньше — по радиусу.

Корни растений кабачков (*Cucurbita pepo*) — сорт Одесены — проникает в почву на глубину до 186 см, а диаметр распространения достигает 149 см (Мусатов, Новак, 1967).

Корни моркови (*Daucus carota*) — сорт Шантене, — по наблюдениям Н. М. Шкварук (1960), проникают в почву на глубину до 20 см еще до образования первого листа. На 29-й день после появления всходов корни проникают на глубину более 41 см, на 42-й день — на 70 см, на 66-й день — на 100 см, на 96-й день — на 150 см, на 137-й день — более чем на 160 см и к концу вегетации — глубже 180 см. Обрастающие корешки моркови очень тонкие, водоносные.

Корни редиса (*Raphanus sativus* var. *radicula*) — сорт Розовый — еще до начала образования листа, на 12-й день после появления всходов, проникают на глубину более 30 см, на 24-й день — на 50, на 29-й день — менее чем на 60, на 32-й день — около 62, на 38-й день — 80 и к концу вегетации (на 42-й день) — более 100 см (Шкварук, 1960). Корнеплод редиса имеет гипокотильную природу (Duchaigne, Fredon, 1962).

Столовая свекла — *Beta vulgaris* (сорт Египетская 315) — в щелочном черноземе развивается интенсивно и имеет много толстых корней. На 10-й день после появления всходов корни проникают в почву на глубину около 60 см, на 21-й день — на 80, на 35-й день — более чем на 100, на 54-й день — на 120, на 115-й день — около 140 и на 140-й день — более чем на 200 см (Шкварук, 1960).

По наблюдениям А. П. Модестова (1915), в условиях подзолистых почв окрестностей Москвы (на насыпном валу) корневая система гречихи (*Fagopyrum sagittatum*) в фазе цветения проникла в почву на глубину всего 48 см и далее не углублялась. С тех пор укоренилось мнение, что гречиха характеризуется весьма слабо развитой корневой системой, неглубоко проникающей в почву. Правда, в одной из поздних работ А. П. Модестов (1932) приводит

данные о более глубоком проникновении корневой системы гречихи — до 80—102 см. Но тем не менее, неустойчивость урожая гречихи по годам в основном связывают со слабым развитием ее корневой системы (Кротова, 1963).

Корни гречихи обладают высокой усваивающей способностью (Демиденко, 1930). М. П. Архангельский (1940) объяснял это тем, что гречиха, образуя большое количество кислых корневых выделений, может добывать необходимые питательные вещества из сравнительно небольшого объема почвы.

Однако Т. Т. Демиденко (1960) считает, что высокая усваивающая активность корневой системы гречихи в отношении питательных веществ только частично определяет величину урожая, и в период формирования зерна эта культура испытывает большой недостаток воды в связи с неглубоким проникновением ее корневой системы в почву.

По L. Kutschera (1960), дикие злаки имеют несколько зародышевых корней, например *Poa annua*, *Lolium multiflorum*, *Setaria viridis*. Это неверно. Злаковые травы обладают лишь одним зародышевым корнем. По наблюдениям М. С. Бабец (1967), зародышевый корень ежи сборной (*Dactylis glomerata*) весеннего посева функционирует до августа—сентября, а при летнем посеве отмирает после перезимовки в июне—июле. Однако, как отмечает П. В. Лебедев (1966), у луговых злаков, в том числе и ежи сборной, зародышевые корни функционируют не только в течение всего первого года жизни, но часто и во второй год жизни (рис. 20).

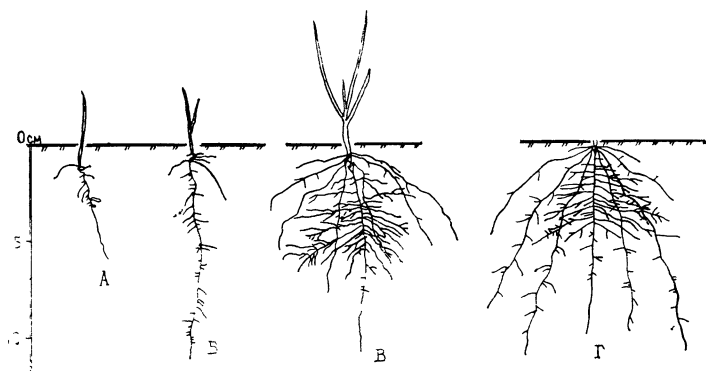


Рис. 20. Корневая система ежи сборной (*Dactylis glomerata*), сорт местный, в сплошном чистом посеве: А — на десятый; Б — на двадцатый; В — на тридцатый день; Г — через 2 мес. после появления всходов (посев 17.IV 1953 г.)

У 15-дневных проростков райграса высокого (*Arrhenantherum elatius*) зародышевый корень бывает уже сильно разветвленным, и на глубине 0,5 см закладывается узел кущения, от которого начинают отходить более толстые по сравнению с зародышевым вторич-

ные корни, сплошь покрытые волосками (Макаревич, 1959). Формирование и рост вторичных корней идут высокими темпами в период весеннего кущения, ослабляются или полностью прекращаются летом в связи с замедлением или прекращением кущения, и вновь усиливаются во время летне-осеннего. За период от начала кущения до конца вегетации первого года жизни объем корней ежи сборной возрастает в 70 раз, а вес воздушно-сухой массы корней — в 3000 раз (Лебедев, 1966). Вторичные корни многолетних злаковых трав сохраняются живыми и деятельными в течение нескольких лет.

Формирование и рост вторичных корней луговых злаков непосредственно связаны с побегообразованием и зависят от характера воздействия условий окружающей среды (Лебедев, 1960, 1963, 1966). Чем сильнее кущение злаков, тем больше узловых корней на одно растение (Kutschera, 1960).

Принято считать, что корневая система луговых злаков имеет поверхностное распространение (Дмитриев, 1948) и, в частности,

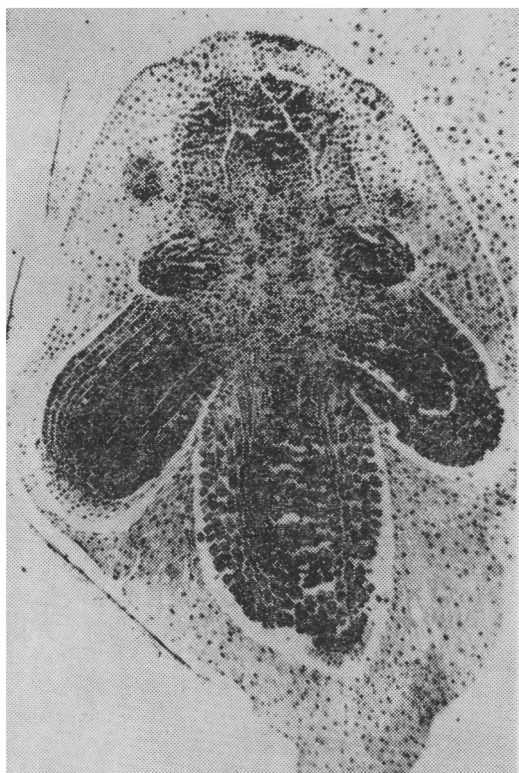


Рис. 21. Продольный срез зародыша озимой пшеницы (сорт Безостая-1) в плоскости, параллельной щитку

у ежи сборной проникает на глубину не более 100 см (Понятовская, 1955; Ларин и др., 1959). Однако у большинства луговых злаковых трав при полном их развитии она достигает глубины 200 см (Смелов, Любская, 1940). В условиях полупустынь Волго-Уральского междуречья корневая система житняка гребенчатого (*Agropyron rectinatum*) и коостра безостого (*Bromopsis inermis*) проникает в почву на глубину до 220 см (Метелев, Хуан-Вень-Уй, 1958); в условиях каштаново-солонцеватых почв Уральска этот показатель у житняка не превышал 130 см (Орловский, Афанасьев, 1929). По данным М. С. Шалыта (1950), корни житняка 3-го года жизни даже в условиях среднесолонцеватых каштановых почв достигают глубины 2,5 м.

Как уже отмечалось, зародыши колосовидных хлебных злаков и овса являются многокорешковыми, поэтому их семена прорастают несколькими корнями и формируют мощную систему зародышевых корней (рис. 21, 22, 23, 24).

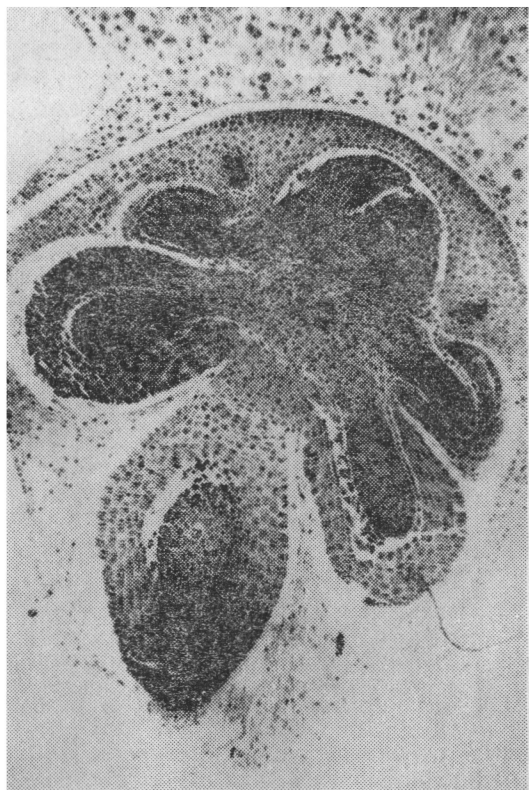


Рис. 22. Продольный срез зародыша яровой пшеницы (сорт Казахстанская-126) в плоскости, параллельной щитку

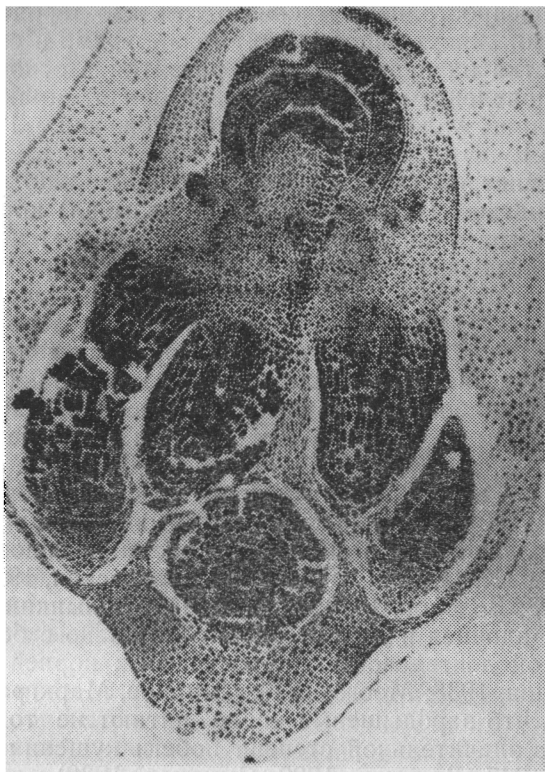


Рис. 23. Продольный срез зародыша ячменя (сорт Нутанс-187) в плоскости, параллельной щитку

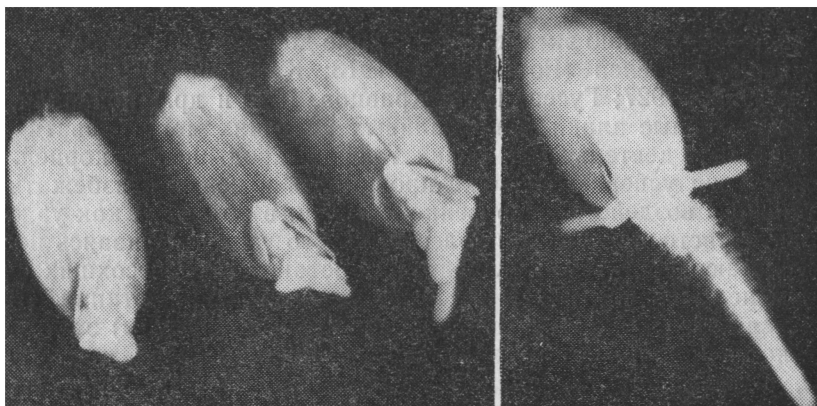


Рис. 24. Прорастающая яровая пшеница (сорт Казахстанская-126)

Широко распространено мнение о том, что зародышевые корни хлебных злаков живут непродолжительное время и служат для питания проростка на первых этапах развития в основном до фазы кущения; с появлением узловых корней они отмирают, и растение снабжается лишь узловыми корнями (Рожевиц, 1937; Dittmer, 1937 и мн. др.).

В. Г. Ротмистров (1913) совершенно правильно подметил значение зародышевых («старших», как он называл) корней, особенно в засушливые годы, когда вторичные («младшие») недоразвиваются. Затем многие исследователи (Писарев, 1922; Weaver, Jean, Crist, 1922; Locke, Allen, 1924; Казакевич, 1925; Красовская, 1925б, 1927, 1947) экспериментально подтвердили, что зародышевые корни хлебных злаков не только остаются живыми и деятельными до конца вегетации растений, но даже часто, как возникающие первыми, достигают наибольшей длины. Кроме того, они характеризуются более сильным ветвлением, чем узловые (Kutschera, 1960; Байтуллин, 1976).

Несмотря на свою малочисленность по отношению ко всей корневой системе, зародышевые корни хлебных злаков выполняют значительную долю работы в снабжении растений водой и минеральным питанием (Казакевич, 1925, 1928; Красовская, 1925, 1927, 1947; Кравцов, 1928; Волоков, 1929; Moore, 1949; Волянкин, 1954; Мечетный, 1969; Задонцев и др., 1970). Это связано с более высокой поглотительной деятельностью зародышевых корней (Красовская, 1925б; Смирнов, 1938; Moore, 1949; Смирнов, Маркграф, 1960). Было выяснено, что зародышевые корни питают не только главный побег, но и в значительной степени побеги кущения (Красовская, 1925б, 1927, 1947; Волоков, 1929; Смирнов, 1938).

А. И. Носатовский, М. П. Вертела (1933) рассматривали первичную корневую систему как хороший регулятор роста, создающий нормальное соотношение между вегетативной и репродуктивной частями.

Непосредственно экспериментальные данные и наблюдения многих исследователей (Ротмистров, 1913; Казакевич, 1925; Красовская, 1925б, 1927; Гусев, 1926; Кравцов, 1928 и др.) показали, что яровые хлебные злаки в засушливых условиях могут давать урожай за счет деятельности одних только зародышевых корней, поскольку они успевают глубже проникнуть в почву и избежать губительного воздействия почвенной засухи, в то время как узловые корни, а часто даже корни колеоптильного узла, развиваясь позже, не успевают достаточно углубиться и остаются в пересохших слоях почвы недоразвитыми. И. В. Красовская, Н. А. Кроткина (1933) отмечали, что даже у озимых культур (ржи и пшеницы) зародышевые корни проникают в почву глубже (более метра), чем вторичные, переживают зиму без повреждений и играют существенную роль в формировании урожая.

М. Н. Кравцов (1928), Б. А. Чижев (1931) более четко опреде-

лили роль зародышевых и узловых корней, считая, что узловые корни определяют высоту урожая, а зародышевые — устойчивость растений; кроме того, последние являются страховой частью корневой системы, гарантирующей минимум урожая в засушливые годы.

Формирование вторичных корней злаков тесно связано с динамикой побегообразования (Kutschera, 1960; Серебрякова, 1971). По скорости формирования вторичных корней с момента появления всходов Ф. В. Чириков, Е. П. Гусев (1927) все однолетние злаковые культуры разделили на 3 группы: 1) быстроукореняющиеся (4—7 дней): кукуруза (*Zea mays*), овес (*Avena sativa*), просо (*Panicum miliaceum*); 2) среднеукореняющиеся (14 дней): озимая рожь (*Secale cereale*); 3) медленноукореняющиеся (18—21 день): яровая и озимая пшеница (*Triticum vulgare*, *T. durum*), ячмень (*Hordeum vulgare*) и полба (*Triticum dicoccum*).

В период между развитием второго и третьего листа часто с появлением третьего листа из колеоптильного узла колосовидных хлебных злаков, овса, кукурузы, сорго (*Sorghum*) и других злаковых культур образуется 2—4 корня; это колеоптильные корни (Красовская, 1925а). В зародыше зерновки злаков зачатки колеоптильных корней не закладываются, они формируются позднее в тканях молодого проростка, располагаются в 2 яруса, обычно по 2 корня в каждом. Первый ярус колеоптильных корней расположен под местом прикрепления колеоптиля, и корни называются подколеоптильными, а второй — над местом прикрепления колеоптиля, они растут, прорывая основание колеоптиля, и называются надколеоптильными корнями. По сравнению с зародышевыми колеоптильные корни имеют большее число лучей протоксилемы, за счет чего происходит увеличение его диаметра. С глубиной (15—20 см ниже основания) эти различия сглаживаются (Красовская, 1947).

С появлением четвертого—пятого листа у пшеницы начинается кушение, развивается боковой побег, который имеет по 1—2 базальных узла, на них закладываются по 3—4 корня (Красовская, 1947). Корни боковых побегов по количеству превышают, а по развитию уступают корням главного побега (Волюнкин, 1954). Узел кушения у ранне- и среднеспелых сортов представляет скопление 3—4, а у позднеспелых — 5, у озимых — 7—8 и более сближенных базальных узлов, на каждом из которых последовательно появляются от 2 до 5 корней обычно в возрастающем количестве от нижних узлов к верхним, и в итоге укрепляются все узлы кушения главного побега (Красовская, 1947, 1952; Станков, 1964).

Яровая пшеница по сравнению с другими хлебными злаками имеет более слабую корневую систему; главный стебель образует 6—7 узловых корней, а боковые побеги — по 2—4 (Станков, 1964).

Закономерная связь между временем окончания роста листа и началом образования вторичных корней из его узла у хлебных злаков, по И. В. Красовской (1952), связано с тем, что во время роста

листа вырабатываемые пластические вещества потребляются им самим; после прекращения роста листа они направляются в узлы и стимулируют корнеобразование. Поэтому-то у яровой пшеницы в фазу пятого листа появляются корни из узла второго листа, в фазу шестого — из третьего, а в фазу седьмого листа — из четвертого узла.

Установлена зависимость между числом вторичных корней и продуктивностью хлебных злаков — степенью кущения, весом надземной вегетативной массы и урожаем зерна (Топорков, 1899; Гусев, 1926; Чириков, Гусев, 1927; Чириков, 1928; Чижов, 1931; Кружилин, 1936, 1944, 1954; Кузьмин, 1949 и мн. др.), а также устойчивостью к полеганию (Шумейко, 1969—1970; Неклюдов, 1972), между общей мощностью корневой системы и площадью листового аппарата (Попова, Кочергина, 1959, 1964).

По наблюдениям Ю. Ю. Соколовского (1898), на Полтавщине глубина проникновения корневой системы озимой пшеницы в почву составляет 97 см, озимой ржи — 103, яровой пшеницы — 97, овса — 125 см. По данным М. А. Егорова (1910), корневая система овса достигает глубины 118 см; по В. Г. Ротмистрову (1909), глубина проникновения корневой системы озимой пшеницы в почву составляет 116, озимой ржи — 130, озимого ячменя — 120, ярового ячменя — 111—120, яровой пшеницы — 103, овса — 109 см.

По А. П. Модестову (1915а), корневая система овса достигает глубины 191 см, яровой пшеницы — 90 см. По И. Н. Шевелеву (1928), корни озимой и яровой пшеницы углубляются до 135 см, ярового ячменя — 145 см. По наблюдениям Н. В. Орловского и А. Л. Афанасьева (1929), на каштаново-солонцеватых почвах Уральской области глубина проникновения твердой пшеницы (*Triticum durum*), ячменя двухрядного (*Hordeum distichon*) достигает 160—170 см (рис. 25).

С появлением третьего листа начинается формирование узловых корней у кукурузы (Сюй-Фынь, 1959; Бондаренко, 1966). Первый ярус вторичных корней появляется над колеоптильным узлом, прободая основания колеоптиля. Надколеоптильные корни входят в состав третьего стеблевого члена, включающего в себя первый настоящий лист и узел, к которому он прикреплен (Пацек, Юрьев, 1969б).

Образование вторичных корней у кукурузы продолжается до выметывания (Заплатин, 1963; Петрунин, 1963). По наблюдениям А. Никулина (1962) и П. И. Заплатина (1963), скороспелые сорта кукурузы с 13—16 листьями формируют корни на 5—7 узлах, среднеспелые с 18—20 листьями — на 7—8 и позднеспелые с 20—23 листьями — на 8—10 узлах. При этом, как отмечали А. И. Задонцев и В. И. Бондаренко (1965), основная масса корневых систем среднеспелых форм кукурузы представлена новыми корнями третьего и четвертого узлов, а у более позднеспелых форм — также пятого и шестого.

А. С. Агашков (1927), Б. А. Чижов (1931), А. П. Модестов (1932), А. С. Кружилин (1934) относили кукурузу к мелкоукореняющимся растениям с поверхностно распространяющейся корневой системой, лишь отдельные их корни проникают глубже 1 м. Однако даже на каштаново-солонцеватых почвах Уральской области глубина проникновения корневой системы кукурузы достига-

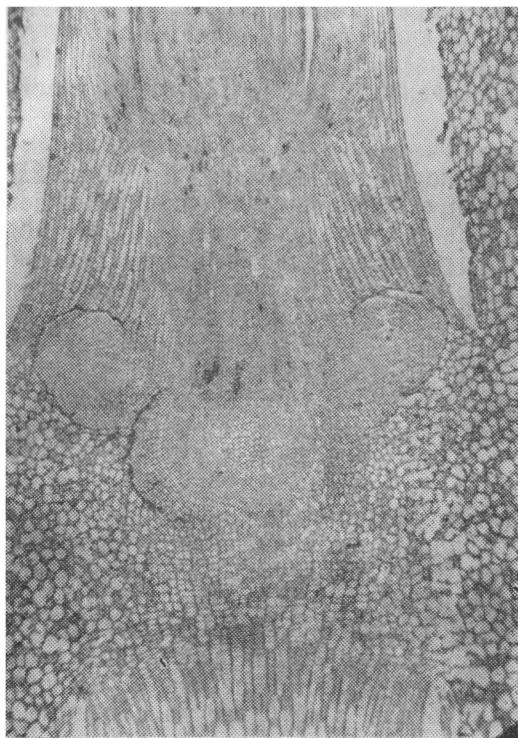


Рис. 25. Продольный срез зародыша кукурузы (двойной межлинейный гибрид ВИР-156) в плоскости, параллельной щитку

ла 130 см (Орловский, Афанасьев, 1929), а в сравнительно влажных условиях штата Небраска (США) — до 246 см (Weaver, Jean, Crist, 1922). Кукуруза имеет и глубоко проникающую и широко распространяющуюся корневую систему (Байтулин, Байтулина, 1962, 1966; Задонцев, Бондаренко, 1965).

А. С. Кружилин (1934) обратил внимание на более сильное развитие у кукурузы вторичных корней третьего яруса, которые, как утверждают Х. Коеджиков, А. Божидаевич (1958), со временем играют наиболее активную роль в снабжении растений водой, чем все другие.

Ж. В. Sieglinger (1920) проращивал семена различных сортов сорго (*Sorghum*) в лабораторных условиях и во всех случаях наб-

людал прорастание семян только одним корешком. Он считал зародышевый корень сорго временным, отмирающим вскоре после начала функционирования узловых корней.

Характер развития вторичной корневой системы сорго во многом сходен с кукурузной, и по наблюдениям Я. Д. Нагибина, Н. Н. Литвинова, Л. Карамхудоева (1964), корни его интенсивно развиваются и во второй период вегетации, даже в фазу созревания, не отмирают они и после уборки, благодаря чему скошенные стебли способны вновь отрастать на 30—35 см (даже в условиях жесткой богары Узбекистана). Поэтому некоторые сорта сорго могут давать до 4 укосов зеленой массы в жестких условиях богары Таджикистана.

Имеются сообщения о том, что в засушливых условиях севера Верхней Волги корни сорго уходят вглубь на 2,5 м, достигая последних капель просачивающейся в почву дождевой воды (Баратова, 1982). По данным исследований Я. Д. Нагибина и др. (1964), в условиях обеспеченной осадками богары Таджикистана корневая система сорго позднеспелого сорта Гигант Узбекистана проникает в почву на глубину до 480 см, у среднераннего сорго Медовое 163—до 400, у скороспелого сорта Раскидистое — до 270 см.

По данным И. И. Шевелева (1927), развитие корневой системы суданской травы (*Sorghum sudanense*) и надземных ее частей вначале происходит очень медленно. От появления всходов до начала цветения у нее образуется не более $\frac{1}{6}$ корневой системы, проникающей за это время в почву не более чем на $\frac{2}{3}$ доступной ей глубины. В период от цветения до созревания (июль—август) суданская трава проявляет наибольшую жизнеспособность, и ее корневая система проникает в почву на глубину до 200—250 см.

Б. А. Чижев (1931) отмечал, что глубокие и широкие ходы, выделяемые корнями суданки в почве, дают возможность использовать ее наряду с сорго для целей биодренажа почвы. По ходам корней сорго и суданки облегчается проникновение нежных корней яровой пшеницы в глубокие уплотненные горизонты.

Зародышевый корень проса (*Panicum miliaceum*) слабый, не ветвится. Эпикотильные корни нежные, тонкие, слабые, появляются после всходов и не оказывают существенного влияния на выход проростка из почвы (Апрелева, 1969). Считалось, что вторичные корни проса начинают появляться к моменту разворачивания третьего листа в виде бугорков, и условия, складывающиеся в этот период, сильно влияют на ход дальнейшего развития растений. При неблагоприятных условиях среды эти корни развиваются крайне медленно в сухой почве (Сириусов, 1916) и имеют поверхностное распространение (Модестов, 1932), проникая в почву не глубже чем на 55 см (Агашков, 1927).

Однако точно установлено, что просо относится к быстроукореняющимся растениям; вторичные корни у него начинают формироваться вскоре же после появления всходов (Гусев, 1926) и прони-

кают даже на солонцеватых почвах на глубину 130 см (Орловский, Афанасьев, 1929, Чижов, 1931). Но основная масса корней имеет приповерхностное распространение. Боковые корни второго порядка даже длиннее, чем у пшеницы, и достигают более 20 см. Некоторые из молодых вторичных корней стелются параллельно поверхности почвы на глубине 3—5 см, и эти «дождевые» корни служат для поглощения летних осадков. Благодаря непрерывному появлению новых вторичных корней, всасывающая часть в глубокне горизонты почвы не смещается, как у ржи и пшеницы (Чижов, 1931).

По данным Т. Т. Демиденко (1959, 1960), чумиза (*Setaria italica*) формирует мощную корневую систему в начале вегетации и завершает ее развитие к началу выбрасывания метелки. Это улучшает водоснабжение и питание растения в период интенсивного нарастания массы и обуславливает его высокую устойчивость к за-

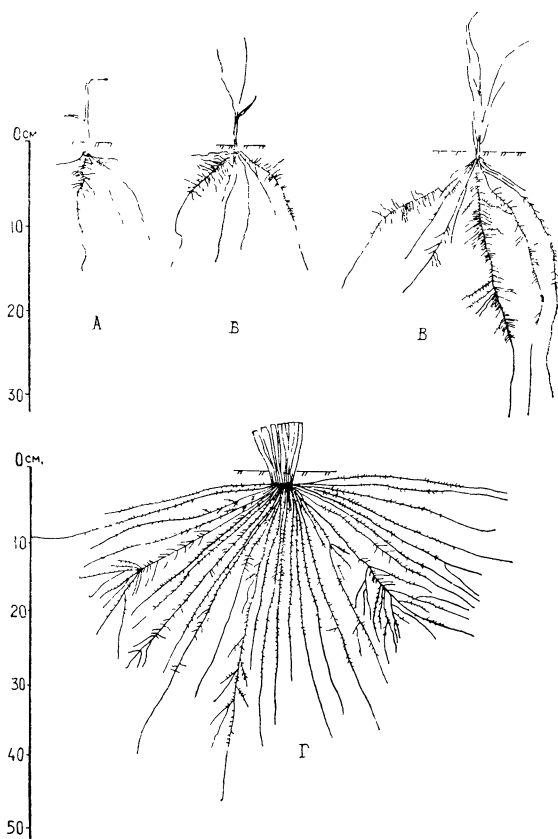


Рис. 26. Корневая система риса (сорт Дубовский-129) на лугово-болотных почвах в фазе: А — двух; Б — трех листьев; В — кущения; Г — трубкования

сухе. Формирование мощной корневой системы в молодом возрасте обуславливает засухоустойчивость этой культуры.

Семена риса (*Oryza sativa*) прорастают одним зародышевым корнем (Байтулин, Балтаев, 1968); он обильно покрыт очень тонкими волосовидными боковыми корнями первого порядка, образующими в почве густую сеть в виде войлока (Комаров, 1966). В период кущения — трубкования деятельность зародышевого корня сильно ослабляется; в фазу трубкования, когда узловые корни достигают более мощного развития, он отмирает (Katayama, Tadao, 1966). Замечено, что растения риса хорошо растут и развиваются в слое воды после образования вторичных корней; последние развиваются лишь после выхода листа из-под воды. Вышедший на поверхность лист долго не растет и только после достаточно сильного развития корневой системы начинает разрастаться, образуя новые листья (рис. 26).

Рис развивает большое количество узловых корней — более 400 на одном растении (Katayama, Tadao, 1966). При этом вертикально вниз растут только 10—15%, столько же — под определенным углом, около 70—80% — горизонтально (Паталын, 1968).

R. L. Sethi (1930) отмечал, что корни риса не типичны для водных растений, и в первые фазы развития по своему анатомическому строению бывают очень близки к корням пшеницы. Только в последующих стадиях начинают приобретать гигроморфные черты, развивается аэренхима.

В условиях затопления рис формирует толстые, почти не ветвящиеся корни, степень ветвления которых не заходит дальше образования боковых корней второго порядка. При отсутствии затопления корни бывают тоньше, проникают в почву глубже, ветвятся обильно, достигают образования боковых корней пятого—шестого порядка, и по габитусу корневая система не отличается от типичной для суходольных злаков (Ерыгин, 1935; Величко, Щербина, 1955).

В отличие от других злаков рис развивает «дыхательные» корни; они образуют тонкую, сильно разветвленную сеть, не входят в почву, находятся в плавающем состоянии в воде (Байтулин, Балтаев, 1968).

Глубина проникновения корневой системы риса в условиях периодических поливов до кущения — 20 см, в фазе кущения — 40, от начала выхода в трубку до созревания — 80 см (Атанасов, 1958). По наблюдениям Б. А. Комарова (1966), на затопляемых площадях в Саратовской области корневая система риса к концу вегетации проникает в почву не более чем на 70 см.

По сравнению с другими сельскохозяйственными культурами рис произрастает в своеобразных условиях затопления, когда в почве происходят резко выраженные восстановительные процессы, а на поверхности корня и в тонком слое вокруг него создается резко окисленная среда (Неунылов, 1948). На высокую окислитель-

ную способность корней в условиях затопления указывает и наличие на них тонкого слоя окиси железа, покрывающего корни (Bartlett, 1961).

По мере уплотнения почвы от 1,4 до 1,83 г/куб. см усиливается отложение железа вокруг корней, и окраска корней изменяется от белой до коричневато-красной (Ghildyal, Satynarayana, 1969); эта «окислительная ризосфера» — защитный слой против контакта анаэробной почвы с корнем. Толщина такого слоя больше вокруг кончиков корней, чем вокруг их оснований, и толще он вокруг боковых корней, чем вокруг основного (Armstrong, 1970). Со степенью формирования на корнях риса железистой пленки связана способность к активному обмену ионов между корнем и почвой. Образование железистой пленки на корнях усиливает поглощение ими катионов из почвы (Нагаи, Матано, 1959).

СОРТОВАЯ СПЕЦИФИЧНОСТЬ В РАЗВИТИИ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ И СЕЛЕКЦИЯ РАСТЕНИЙ ПО ПРИЗНАКАМ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ

Селекция растений проводится в основном по признакам надземных частей. У культурных растений они сравнительно хорошо изучены. Установлена корреляция между отдельными признаками надземных органов и желаемым свойством, с целью закрепления и развития которых проводится отбор. По мере расширения исследований корневой системы начали определяться сортовые различия и по признакам корней.

В. Proskowets (1890) установил, что у засухоустойчивых и менее требовательных к плодородию почвы сортов ячменя Павлинье и Ганна корневые системы оказались более мощными и глубоко проникающими в почву, чем у более требовательных в этом отношении сортов ячменя Шевалье и Империял.

Располагая чистые линии овса по глубине проникновения корневой системы, А. П. Модестов (1915а) обнаружил связь между продолжительностью жизни и глубиной проникновения корневой системы: чем более позднеспелая линия, тем глубже проникает в почву ее корневая система.

Наблюдения В. Е. Писарева (1922) показали, что у засухоустойчивого в условиях Иркутской области сорта пшеницы Тулун корневая система мощнее в 2 раза, чем у неустойчивого к засухе сорта Прелюда. Многочисленные исследования, проведенные в разное время (Hosaus, 1872; Proskowets, 1890; Модестов, 1915а, 1932; Писарев, 1922; Пушкирев, 1925; Weihing, 1935 и мн. др.), подтвердили, что одна из характерных особенностей устойчивых к засухе сортов хлебных злаков — способность формировать мощную и быстро проникающую на значительную глубину корневую систему.

П. К. Иванов (1938) подчеркивал, что связь между засухоустойчивостью и длиной корневой системы гораздо более сложна, чем это обычно принимается. Поэтому неправильно рекомендовать отбирать сорта с длинными корнями для засушливых районов и с короткими — для влажных; необходимо обратить внимание на динамику развития корневой системы.

В засушливых условиях юго-востока СССР колеоптильные корни растений не всегда успевают вовремя углубиться во влажные слои почвы и застревают в пересохших слоях (Богданов, 1947). Такие же условия складываются и в степной зоне Северного Казахстана, где часто повторяется засуха весной и в начале лета (Кузьмин, 1949; Байда, 1966а). П. Н. Богданов (1947) считает скорость образования колеоптильных корней сортовым признаком и, по его наблюдениям, у засухоустойчивых сортов (Саррубра, Эритроспермум-841, Маркиз) они появляются раньше — в фазе 2 листьев, тогда как у большинства сортов они возникают в период появления 3 листа. По данным А. А. Маклакова (1963), засухоустойчивые в условиях Целинного края сорта яровой пшеницы Лютесценс-758, Шортандинка, Аленькая, Меланопус-26 закладывают вторичные корни даже при недостатке влаги в почве и развивают более мощную корневую систему по сравнению с менее устойчивыми к характерной для этих мест весенней засухе сортами Китчер, Пуса-4, Тавтуха 19/28. Работы Т. А. Байда (1966а), проведенные в этих же условиях, показали, что сорт Шортандинка имеет большое количество первичных корней; это способствует улучшению водоснабжения растений в целом, влияет и на интенсивность образования вторичных корней. Около 60—70% вторичных корней этого сорта образуется в период кущения — трубкования и в фазе колошения растений, как правило, заканчивает развитие вторичной корневой системы. Обладая быстрым темпом укоренения в начале роста, растение не прекращает развития надземной массы даже в сравнительно засушливых условиях.

Н. С. Петин и др. (1956), Н. А. Кочергина (1959), Н. С. Мечетный (1962, 1963), Н. А. Пельчих (1963), И. И. Беляков (1963), Н. Г. Ведров (1969), П. В. Данильчук (1970), П. В. Данильчук и др. (1972) отмечают, что характер развития корневой системы яровых пшениц в значительной мере связан с географическим происхождением: корневая система сортов бореальной экологической группы имеет явно выраженную тенденцию к раскидистому и приповерхностному распространению, а степной южной экологической группы — к компактному расположению и более глубокому проникновению в почву, что и обуславливает высокую их урожайность в крайне засушливые годы.

Существенные различия имеются в характере развития корневых систем мягких (*Triticum vulgare*) и твердых пшениц (*Triticum durum*). По И. В. Красовской (1952), мягкие пшеницы образуют большее число вторичных корней на главном побеге, чем твердые;

по М. J. Pinthus (1969), последние превосходят мягкую пшеницу по количеству корней на главном побеге. Х. Коеджиков (1966) отмечает сильное развитие первичных корней у твердых пшениц и слабый рост вторичных. Т. Т. Демиденко (1960) обратил внимание на обильное ветвление корневой системы мягкой яровой пшеницы (сорт Любесценс-67) на глубине 0—50 см, а у твердой пшеницы (сорт Народный) — на глубине 50—100 см; он связал с этим более высокую устойчивость к засухе твердой пшеницы на Украине. Однако наблюдения Н. С. Мечетного (1963) и П. В. Данильчука (1975) на юге Украины, И. И. Белякова (1963) в условиях богары и полива в Северном Приаралье, Л. Л. Маклакова (1963) в Целинном крае показали, что мягкие пшеницы превосходят твердые по общему числу корней на одно растение и по урожайности. А в опытах И. Г. Цыганкова (1970) в Актубинской области обнаружено, что у мягкой пшеницы все типы корней проникают в почву глубже, чем у твердых.

Корневая система имеет не только видовую, но и сортовую специфичность. Особенности развития корневых систем растений начали учитываться в селекционных работах сравнительно недавно, но метод отбора по признакам развития корневых систем растений принес уже ощутимые успехи. Многие исследователи и раньше обращали внимание на сортовые различия в развитии корневых систем культурных растений и указывали на возможность ведения селекционных работ с учетом развития корневых систем. Так, А. П. Модестов еще в 1915 г. установил существенные «метрические различия» в корневой системе у разных сортов яровой пшеницы. В 1916 г. американский ученый R. G. Wigans установил различие между сортами кукурузы по количеству зародышевых корней. Затем L. H. Smith, E. H. Walworth (1926) подтвердили экспериментально, что всходы кукурузы с большим количеством зародышевых корней обладают более высоким темпом роста. И. В. Красовская (1929б) установила существенные сортовые различия по мощности и характеру развития корневых систем между чистыми линиями льна.

Сортовая специфичность структуры, режима и мощности развития корневой системы довольно четко прослежена почти у всех основных сельскохозяйственных растений. Наиболее отчетливо проявляются различия по мощности корневой системы, особенно по величине углубления между сортами, различающимися по скороспелости. В пределах вида чем более позднеспелый сорт, тем сильнее развита его корневая система, тем глубже проникает она в почву. Такая закономерность установлена для хлебных колосовидных злаков и овса (Hosaus, 1872; Proskowets, 1890; Модестов, 1915а и мн. др.), кукурузы (Weihsing, 1935), сорго (Смирнов, 1940), однолетних бобовых культур (Bose, Joglekar, 1935; Филимонова, 1967; Верещака, 1969; Абилов, 1970), гречихи (Гребенникова, Соловьяненко, 1958), конопли (Лихварь, 1938), картофеля (Онищен-

ко, 1950, 1952; Перлова, 1958), бахчевых (Листопадов, 1965), подсолнуха (Weaver, 1926), плодово-ягодных культур (Воронова, 1973). Эти различия, по Д. О. Лихварь (1938), проявляются не в том, что позднеспелые сорта обладают высоким темпом роста, а в ослаблении темпа роста корней у раннеспелых сортов по мере приближения фазы цветения и после цветения.

Реакция растения на характер воздействия условий окружающей среды во многом зависит от биологических свойств сорта. Установлена сортовая специфичность реакции корневой системы хлебных злаков на недостатки питательных элементов в почве (Hackett, 1968), на степень аэрации (Varade e. a., 1970) и температурный режим почвы (Николаев, 1963).

Многочисленные исследования, проведенные за последние годы, довольно четко продемонстрировали высокую сопряженность корнеобеспеченности (количества зародышевых и вторичных корней на одно растение) с продуктивностью хлебных злаков (Нефедов, 1967; Ведров, 1968; Лошак, Логачев, 1970; Цыганков, 1970; Вельсовская, 1972; Олейник, 1974; Данильчук, 1975). Однако, как отмечает П. В. Данильчук (1975), многокорешковость, обуславливающая высокую засухоустойчивость и урожайность яровой пшеницы в условиях Казахстана, слабее проявляется на юге Украины, и в сравнительно влажные годы многокорешковые казахстанские формы яровой пшеницы (Жана Кыл, К-44281, Шортандинка и др.) здесь уступают по урожаю местным сортам.

П. В. Данильчук (1972) в опытах с различными сортами озимой пшеницы, озимого ячменя и озимой ржи показал, что у сортов экстенсивного степного экотипа корни проникают глубже, но в более плодородных верхних слоях почвы мало развиты активные корни, чем у сортов интенсивного типа. Поэтому сорта степного экотипа более устойчивы к засухе. Однако высокой продуктивностью характеризуются те формы и сорта, которые имеют больше корней в верхних слоях почвы к концу вегетации, что обеспечивает более эффективное использование плодородия этих слоев почвы.

Изучая значение отдельных типов корней яровой пшеницы в засушливых условиях юго-востока СССР, А. А. Волюкин (1954) смог доказать, что растения с мощной корневой системой производят более сильное потомство, которое обладает, в свою очередь, способностью развивать мощную корневую систему. Изменения в строении корневой системы, увеличение ее мощности и активности могут передаваться по наследству. На основе своих многолетних наблюдений автор приходит к выводу, что отбор форм по признакам корневой системы является необходимым, но до сих пор не используемым резервом в деле создания высокопродуктивных сортов яровой пшеницы.

На основе изучения большого количества образцов озимых и яровых хлебных злаков (пшеницы, ячменя и овса) П. В. Данильчук (1975) убедительно доказал, что корнеобеспеченность может

служить важным вспомогательным критерием оценки селекционного материала на продуктивность. Более мощная корневая система, несомненно, служит одним из условий более полного использования растением плодородия почв, обуславливает повышенную жизнеспособность растений, их устойчивость к неблагоприятным условиям окружающей среды, а в итоге — высокую продуктивность.

Селекционеры и растениеводы уже давно обратили внимание на необходимость учета мощности корневой системы при отборе растений. Как известно, сорта плодовых культур сильно отличаются по мощности корневой системы (Мичурин, 1948). Сорта с более мощной надземной системой в одинаковых условиях произрастания на одних и тех же подвоях формируют более длинные корневые системы, чем сорта, имеющие менее мощные надземные части (Воронова, 1973). Поэтому И. В. Мичурин (1948) придавал важное значение корневой системе в формировании сортов. Он считал, что оригинаторам нужно обращать самое серьезное внимание на корневую систему материнского растения, предназначенного для сбора семян, поскольку корни сильно влияют на их качество.

Как справедливо отмечал А. Л. Мазлумов (1947), отбор сахарной свеклы только по мощности ботвы может привести к нежелательным результатам, поскольку мощная ботва не всегда скрывает под собой хороший корень. Н. И. Орловский (1961) подтвердил, что развитие мощной корневой системы, интенсивно углубляющейся в нижние слои почвы и подпочвы, имеет важное значение в повышении урожайности свекловичного растения.

По данным Ф. Г. Кириченко и др. (1963), отбор растений сахарной свеклы (сорта Белоцерковская односеменная и Верхнячесска 031) по мощности корневой системы на ранних фазах развития (спустя 14 дней после посева в пробирки с питательным раствором Кнопа) способствовал повышению устойчивости их потомства с мощной корневой системой к корнееду на 4—5%, повышению урожая корнеплодов на 12—18% и повышению сахаристости.

По наблюдениям Ф. Г. Кириченко, В. И. Оверчук (1963), уже на 14-й день после посадки у проростков сахарной свеклы с мощной и обычной корневой системами обнаружались заметные различия: первые были более облиственными. В дальнейшем отобранные растения выделялись большим количеством листьев, их размером, и основные листья у них сохранялись более длительное время, что так необходимо для повышения урожайности и сахаристости свеклы. Урожайность корнеплода и ботвы, а также сахаристость были заметно выше у отобранных растений с мощной корневой системой, и они дали более выравненные по весу корни. Дальнейшие наблюдения за развитием семенников показали более дружное стрелкование растений с мощной корневой системой. Последние зацветали на 6 дней раньше, чем с семенниками без отбора.

Поскольку сахарная свекла с более мощной корневой системой более жизненна и продуктивна, Ф. Г. Кириченко и В. И. Оверчук

(1963) приходят к убеждению, что отбор растений по мощности развития корневой системы станет важным методом селекции и семеноводства этой культуры.

Ф. Г. Кириченко и А. И. Костенко (1966) рекомендуют отбор растений озимой пшеницы с мощной корневой системой проводить осенью же, когда растения приступают к кущению и образованию вторичной корневой системы.

Как отмечает М. Я. Тымчук (1967), несмотря на выравненность исходного материала, уже на четвертый день после начала прорастания семян озимой пшеницы можно выделить экземпляры, отличающиеся более мощными ростками и большей суммарной длиной корешков. Растения, выросшие из таких проростков, отличались повышенной продуктивностью и скороспелостью. В результате отбора растений по мощности развития зародышевых корней были получены хозяйственно-ценные линии озимой пшеницы Мироновская 264 и Мироновская 808. Автор рекомендует использовать семена, взятые из средней части колоса при открытом цветении, как фон для отбора растений по мощности корневой системы.

А. Разумовский (1966) проводил отбор по числу и мощности развития первичных корешков у твердой яровой пшеницы Ракета и у растений из семян двукратного отбора отметил повышение озерненности колосьев, слабую поражаемость корневой гнилью, дружное прохождение фаз развития с прибавкой урожая 12,3 г на 1 кв. м.

Изучая эффективность отбора гибридов пшеницы (использовалась гибридная комбинация Скала×Саррубра) по зародышевым корням, Г. М. Лисовский, Н. Г. Ведров (1968) в потомстве двукратного отбора наблюдали увеличение доли 5-корешковых растений в 5-корешковом отборе и 3-корешковых — в 3-корешковом. Первые проявили более высокую выживаемость по сравнению с последними.

И. И. Беляков (1963), И. А. Пельших (1963) отмечали необходимость ведения селекции по мощности корневой системы и количеству первичных корней для выведения засухоустойчивых форм пшениц. При этом И. А. Пельших (1963) предпочитает формы, которые раньше приступают к образованию вторичных корней.

Ф. Г. Кириченко (1963) тоже подчеркивал необходимость учитывать селекционерам и семеноводам вторичную корневую систему для успешного создания новых и улучшения существующих сортов растений. Он отмечал, что у внешне одинаковых растений одной и той же гибридной популяции (F_3) наблюдается резкое различие по мощности развития корневой системы.

Ф. Г. Кириченко (1963) отбор яровой твердой пшеницы по мощности развития корневой системы проводил через 16 дней после посева в пробирки (20 см длиной и 2 см в диаметре) с раствором Кнопа, когда корни растений достигли дна пробирок и начали образовывать вторичные корни. Отобранные растения высаживали под

сеткой в подпитанную почву на площади 45×10 см. Наблюдения показали: растения с более мощной корневой системой развивались быстрее, были более рослыми и продуктивными. Такой же результат получен в опытах с яровым ячменем, озимой пшеницей, кукурузой, подсолнечником, сахарной свеклой. Наблюдения над развитием потомства растений, отобранных по мощности корневой системы, показали, что взятые из гетерогенных сортов и гибридов растения с мощной корневой системой дают более жизненное, продуктивное и высококачественное потомство. Исходя из этих положений, Ф. Г. Кириченко (1963) приходит к твердому убеждению, что углубленная разработка метода отбора растений по мощности корневой системы отдельных культур в конкретных экологических условиях позволит селекционерам отбирать растения с наследственным свойством развивать наиболее мощную корневую систему.

В условиях континентально-степной зоны Северного Казахстана однократный отбор в пределах сорта Акмолинка 2, проведенный В. П. Кузьминым (1949), привел к повышению количества многокорешковых семян в урожай второй генерации в сравнении с исходным материалом втрое. В результате отбора из третьего поколения этот показатель у сортов Борьба и Шортландинка повысился вдвое и втрое, а эти свойства улучшили водоснабжение первичными корнями и повысили продуктивность указанных сортов.

П. В. Гаркавий, А. Л. Линчевский (1969), используя метод отбора растений по мощности корневой системы, создали новый сорт ярового ячменя Карпаты, Е. С. Алексеева (1971) — новый сорт гречихи Виктория Подольская.

В результате отбора растений по мощности и количеству зародышевых корней А. А. Соловьев улучшил сорт яровой пшеницы Иркутская 49, а А. Разумовский — сорт Ракета (Данильчук, 1975).

По В. П. Кузьмину (1965), высокая продуктивность сортов яровых пшениц определяется сочетанием высокой фотосинтетической активности листьев с мощной и длительной время на дряхлеющей корневой системой. Исследования Г. К. Яценко, П. В. Данильчук (1972) подтвердили, что сорта озимой пшеницы интенсивного типа (Безостая I и Аврора) и озимого ячменя (Одесская 46) имеют более мощную корневую систему, остающуюся физиологически более молодой в фазах цветения и налива зерна: у нее сохраняется рост, продолжается нарастание рабочей поверхности и интенсивное поглощение азота и фосфора, растение достаточно снабжается сахарами и отличается высоким содержанием белкового азота.

При пересадке люцерны, как показали исследования Н. М. Савельева (1960), контрастно проявляются индивидуальные особенности растений, происходит как бы расщепление их на ряд резко различных форм, в том числе и по строению корневой системы. Поэтому представляется возможным по определенным сочетаниям признаков и с учетом различия в строении корневой системы производить отбор более продуктивных форм. Вот почему в последнее

время стали придавать важное значение выведению сортов люцерны по признакам корневой системы.

По характеру корневых систем имеются 2 резко отличающиеся формы люцерны: корнеотпрысковые и со стержневой корневой системой. Считается, что первые наиболее устойчивы к сбою и заморозкам. В условиях Северной Америки путем отбора на способность к корнеотпрысковому возобновлению были выведены сорта (например, сорт Ремблер), устойчивые на пастбищах (Bray, 1967).

В Канаде проводятся селекционные работы по признаку поверхностного распространения корней и устойчивости люцерны к заморозкам. При скрещивании без кастрации между собой двух корнеотпрысковых клонов люцерны в гибридном потомстве наблюдается наибольшее число растений с развитыми боковыми корнями и придаточными побегами на корнях, чем в потомстве от скрещивания двух не дающих отпрыска клонов. Чем сильнее развиты боковые корни, расположенные в верхних 45 см почвы, тем растения более высокорослые, урожайные и морозостойкие (Morley, Heinrichs, 1960).

Как отмечает R. A. Bray (1967), в штате Квинсленд (Австралия) при пастбищном использовании обычные стержнекорневые сорта люцерны быстро изреживаются, особенно в течение жаркого и влажного лета. Испытывая на осолоделой почве штата Квинсленд потомства гибридов Ремблер и растений местных популяций, R. A. Bray (1967) обнаружил, что если в начале опыта 41% высаженных растений составляли корнеотпрысковые, то через 14 месяцев 82% выживших растений составляли корнеотпрысковые.

А. А. Линчевский (1971) в опытах с гибридизацией ячменя не обнаружил прямой связи между мощностью корней во втором поколении гибридов и урожайностью отобранных из них форм в старших поколениях. П. В. Данильчук (1975) отмечает проявление гетерозиса по мощности развития корневой системы у гибридных растений первого — третьего поколений озимой мягкой пшеницы. Поэтому среди гибридных потомств отбор растений по мощности корневой системы рекомендуется проводить не раньше, чем в третьем поколении, поскольку отбор во втором мало эффективен в связи с расщеплением в последующих поколениях и снижением гетерозиса по этому признаку.

Эффективность массовых и индивидуальных отборов растений с учетом мощности корневой системы отмечается многими исследователями. П. В. Данильчук (1975) проводил массовый отбор из сортов озимой пшеницы по мощности корневой системы путем измерения ее в объемомере Колосова—Сабинина. Растения с мощной корневой системой превышали контроль по урожаю зерна на 10,4—12,2% на протяжении 2 лет. На третий год эти различия снижались, а на четвертый и пятый — не проявлялись. Автор объясняет, что при этом отбирались растения не с наследственно обусловленной мощностью корней, а с модификационными изменениями. По-

этому он считает массовый отбор растений по мощности зародышевых корней из районированных сортов озимой пшеницы для семеноводства малоэффективным. Более обнадеживающий результат дает индивидуально-групповой отбор по мощности и характеру развития корневой системы, позволяющий создать исходный семенной материал с высокими урожайными качествами.

Признавая прямую связь между особенностями развития корневых систем и такими хозяйственно важными признаками, как устойчивость к засухе, полеганию и урожайность, многие исследователи считают необходимым изыскать способы, благоприятствующие сильному углублению корней, высказываются за целесообразность проведения отбора по признакам развитости корневой системы и успешно применяют его в целях выведения более продуктивных сортов сельскохозяйственных культур. Однако, как отмечает И. З. Станков (1968), эти начинания были единичными и не имели еще должного развития в селекции растений.

Скептицизм к использованию методов оценки растений по мощности и характеру развития корневой системы в селекции связан с неуверенностью в их надежности. Сам факт существования положительной корреляции признаков корневой системы и надземных органов вызывает еще у многих селекционеров большие сомнения. Все это результат слабой изученности закономерностей взаимоотношений между подземной и надземной сферами растений в связи с трудоемкостью работ. Ростовая, функциональная, габитульная лабильность корневой системы, скрытость в почве и невозможность частых, оперативных сопоставительных наблюдений непосредственно обусловленных черт корневой системы. Между тем, установление закономерностей коррелятивных связей между подземными и надземными сферами растений послужило бы большим толчком к широкому использованию признаков корневой системы в селекционном процессе.

НАКОПЛЕНИЕ МАССЫ КОРНЕЙ

Для большинства видов растений в самых разнообразных условиях характерны: сильное ветвление, расположение основной массы корней в верхних слоях почвы и непрерывное уменьшение ее по мере углубления.

При этом исследователи (Качинский, 1925; Соколов, 1926; Col-ling, 1927), работавшие в условиях почв с неглубоким гумусовым горизонтом и с малопроницаемой подпочвой, показали, что главная масса корней (от 85 до 95%) здесь локализуется в верхних 9—12 см почвы. Напротив, в условиях черноземной полосы с глубокими почвами установлено (Яковлев, 1926; Чижов, 1927; Селихов, 1927; Шевелев, 1927), что в верхних слоях почвы на глубине до 50 см находится всего 20—25% корневой системы.

А. П. Модестов (1932) ошибочно утверждал, что наибольшая масса корней хлебных злаков лежит не в верхнем пахотном слое почвы, а в подпочве, глубже 35,5 см.

Как известно, схема распространения в почве массы и длины корней, по В. Р. Вильямсу (1936, 1938), имеет форму конуса, основание которого находится у поверхности, а вершина обращена в глубь почвы. Распространение же длины молодых корней имеет обратную картину. Причину концентрации питательных элементов у поверхности почвы и обеднение их в глубоких слоях В. Р. Вильямс видел в том, что в глубоких слоях количество тонких деятельных корней больше, чем у поверхности, хотя масса их и меньше. Поэтому он считал, что корни поглощают основное количество минеральных веществ из нижних горизонтов почвы, в которых молодые корни наиболее развиты. Однако позднейшие исследования (Саввинов, Панкова, 1942; Масалкина, 1952; Попазов, Френкель, 1959; Станков, 1964) показали, что и длина корней по мере углубления в почву постепенно уменьшается. По этому поводу Д. И. Попазов, Е. М. Френкель (1959), И. З. Станков (1964) отмечали, что несмотря на расхождение между схемой В. Р. Вильямса о распространении по профилю почвы длины корней и наблюдаемым в действительности распространением, сущность изложенного В. Р. Вильямсом процесса концентрации элементов питания в верхних горизонтах почвы остается правильной. С возрастом наиболее деятельные корни, даже при значительно меньшем количестве их в глубоких горизонтах почвы ввиду присущего им свойства поглощают гораздо большее количество элементов питания, чем необходимо для построения собственного тела и излишки перемещают в поверхностные слои почвы.

Локализацию наибольшей массы корней в верхних слоях почвы Г. Н. Высоцкий (1899) объяснил их рыхлостью, Н. И. Саввинов, Н. А. Панкова (1942) считали общим свойством, присущим всем растениям естественных фитоценозов и возделываемых группировок, Н. И. Пушкарев (1925, 1926), В. П. Мосолов (1954), М. С. Шалыт (1950) — высоким плодородием, Н. З. Станков (1964) — хорошей аэрацией, меньшим содержанием углекислого газа в верхних слоях и большим содержанием его в глубоких слоях почвы. Н. И. Пушкарев (1925) подчеркивал, что благодаря сильному развитию корней в верхних слоях почвы, растения широко утилизируют те ничтожные осадки, которые выпадают в засушливом районе.

Опыты Н. И. Пушкарева (1925, 1926) с перемещением генетических горизонтов южных черноземных почв показали: где бы ни был расположен плодородный горизонт, корни в нем развиваются лучше. Однако А. И. Потапов (1934) экспериментально доказал, что распространение массы корней не зависит от количества питательных веществ в генетических горизонтах почв, а связано с их местоположением. Независимо от питательных достоинств с увели-

чением глубины горизонта уменьшается развитие корневой массы. Такие же результаты получены нами (Байтуллин, 1961а) в опытах с люцерной посевной (в ящичных культурах).

Причину слабого развития корневых систем в глубоких слоях почвы И. А. Качинский (1925) видел в ее неблагоприятных физико-химических свойствах и выразил уверенность, что если устранить это, то можно достигнуть хорошего развития корневой системы и в глубоких подпахотных горизонтах. Однако в опытах Н. З. Станкова (1960) рыхление подзолистого горизонта, перемешивание подзолистого горизонта с пахотным слоем, внесение удобрений и даже замена подпахотных слоев плодородной почвой не привели к заметному углублению корневых систем многолетних трав (клевера, люцерны и тимopheевки). Автор считает, что причиной слабого развития корневой системы в глубоких слоях связано с особенностями микробиологической активности почвы. Максимальное количество бактерий, грибов сосредоточено в поверхностных слоях и резко убывает с глубиной в связи с ухудшением аэрации. Поэтому основная масса корней сосредоточена в верхних слоях почвы, где наиболее активно протекает микробиологическая деятельность, а по мере углубления в почве возрастают анаэробные условия, что угнетает развитие корней. Словом, ведущим фактором развития корневой системы является биологическая деятельность почвы.

После уборки сельскохозяйственных культур в почве остается значительное количество корневых и пожнивных остатков, которые запахиваются, и при разложении их восполняется запас органических и ростовых веществ почвы, а также элементов минерального питания растений. Поэтому определение количества органических веществ, оставляемых каждой культурой, знание их химического состава, характера воздействия этих остатков на плодородие почвы имеет исключительно важное значение для определения норм и способов применения удобрений (Станков, 1964) и выяснения специфических действий корневых остатков предшествующей в севообороте культуры на последующие (Чернобривенко, 1956).

Накопление массы корней сельскохозяйственными культурами изучали многие исследователи. Особенно много материала по накоплению корней многолетними кормовыми травами в различных почвенно-климатических зонах. Эти исследования в нашей стране получили широкое развитие под непосредственным влиянием идеи В. Р. Вильямса о структурообразующей роли многолетних бобово-злаковых травосмесей. Причем многие исследователи отмечали роль люцерны как культуры, накапливающей гораздо большую массу корней по сравнению с другими культурами. По данным Р. Я. Иоффе (1930), люцерна накапливает почти в 2 раза больше воздушно-сухой массы корней и пожнивных остатков (4,38 т/га), чем клевер (2,36 т/га) и эспарцет (2,40 т/га). По данным Я. Х. Хайрулина (1948), во втором году жизни воздушно-сухой вес корней люцерны синей в толще почвы 0—60 см составляет 52,5, а клевера красного — 18,7 ц/га.

На поливном суглинке воздушно-сухая масса корней люцерны первого года жизни составляет 45, второго — 65, третьего — 85—100, четвертого — 95, пятого — 75 ц/га; на поливной луговой почве — значительно меньше, соответственно 32, 45, 58, 40 и 20 (Голодковский, Голодковский, 1937). В условиях сероземов предгорной полосы Чуйской долины в сплошных чистых посевах люцерны воздушно-сухая масса корней в конце вегетации первого года жизни составляет в верхней полуметровой толще 41,5, второго года — 57,3, третьего года — 96,7 ц/га; в широкорядных посевах — соответственно 77,3, 122,0 и 138,7 (Бушман, 1939). В засушливых районах юга Украины воздушно-сухая масса корней при широкорядном посеве люцерны почти в 3 раза больше, чем при сплошном (Наконечный, 1941). Л. И. Голодковский, Л. Л. Голодковский (1937) обратили внимание на то, что в результате непрерывного изреживания за 3-летний период возделывания люцерны разлагающаяся масса корневых остатков отмерших растений составляет около 30—40 ц/га; кроме того, систематически отмирают отдельные корни у живых растений; из корней выделяются в почву органические соединения, а запахищаемые пожнивные остатки составляют около 1—2 т/га — все это служит источником накопления гумуса в почве.

Корневые остатки многолетних бобово-злаковых трав отличаются от всех прочих культур значительно большим содержанием азота и фосфора, поэтому эффективнее повышают плодородие почвы (Бялый и др., 1953; Ларин, Ширкина, 1953; Ларин, 1956; Станков, 1964; Ильин, 1965 и др.). Особенно ценен в этом отношении бобовый компонент: корни культуры содержат в 2,5 раза больше кальция и в 1,5 раза больше азота, чем злаковые травы (Ларин, 1956); лучше разлагаются в почве, высвобождая большое количество минеральных солей азота (Гиль, 1962; Станков, 1964). На третьем году жизни люцерна накапливает около 143 ц/га корней, т. е. 462 кг азота (Ларин, Ширкина, 1953). Люцерна даже на каштановых солонцеватых почвах остается в пахотном горизонте (0—25 см): около 9—10 т сухой массы корневых и пожнивных остатков на 1 га, содержащих около 230 кг азота и 46 кг фосфора (Сахарина, 1949). По данным Н. З. Станкова (1964), с растительными остатками клевера в почве остается от 70 до 250 кг азота на 1 га, люцерны — от 150 до 180 кг, однолетних бобовых культур — не менее 50—60 кг.

Масса корней люцерны непрерывно увеличивается и достигает наибольшей величины к 2-летнему (Сахарина, 1940), а чаще всего к 3-летнему возрасту (Бушман, 1939; Мсерсон, 1939; Ларин, Васильченко, 1951; Иванов, 1966), часто возрастает и к четвертому году жизни (Голодковский, Голодковский, 1937; Сахарина, 1940; Полякова, 1970). Но доля мелких корней в пахотном горизонте к 3-летнему возрасту люцерны значительно снижается (Модестов, 1915; Надъярный, 1939; Масалкина, 1954; Украинский, 1954; Лубенец, 1956). Это связано со смещением зоны интенсивного ветвле-

ния стержневого корня с возрастом в более глубокие слои почвы (Филатов, 1951; Метелев, Хуан-Вень-Уй, 1958; Савельев, 1960).

Злаковые компоненты в травосмесях увеличивают количество мелких корней, особенно в верхних слоях почвы (Кашкаров, 1938; Меерсон, 1939; Косинский, 1946; Казаков, 1951; Линьков, 1955).

Характерной особенностью злаков является развитие сильно разветвленной мочковатой корневой системы (Dittmer, 1937; Pavlyushenko, 1937; Ротмистров, 1939), общая протяженность которой приблизительно в 10 раз больше, чем у пропашных культур, благодаря чему интенсивно десугурируется почвенная влага (Ротмистров, 1939). Поэтому для люцерно-злаковой травосмеси обычный для люцерны режим орошения недостаточен: травосмеси нуждаются в частых, но небольших поливах (Кашкарова, 1938; Меерсон, 1939).

По данным Джамбулской опытной станции, за 3 года жизни трав в 0—40 см слое почвы под травосмесями люцерны синей и с райграсом высоким было накоплено 48 ц/га воздушно-сухого веса корней, люцерны синей с ежой сборной — 50,1 ц/га (Казаков, 1951; Линьков, 1955); долевое участие корней райграса высокого, а также ежи сборной (*Dactylis glomerata*) в общей массе травосмеси с люцерной синей составляет 28,2% (Линьков, 1955).

От особенностей развития корневой системы компонентов в значительной степени зависит и средообразующая роль смешанных посевов. Широко распространено мнение, что корневая масса многолетних кормовых трав в несколько раз превосходит урожай надземной массы. По И. В. Ларину (1956), вес корней сеяных многолетних трав в 1,52 раза больше надземной массы. А. Е. Иванов, О. А. Зейферт (1964) считают, что запасы корней люцерны 5-летнего возраста в 3—6 раз превышают урожай надземной массы; по П. В. Лебедеву (1966), вес корневой массы луговых многолетних злаков в 5,2 раза превышает вес надземных побегов. Однако Ф. М. Надъярный (1940) считает весьма преувеличенным такие данные, по его наблюдениям, у люцерны синей, житняка, костра безостого, пырея американского и в люцерно-житняковой смеси в первые 3 года жизни трав корневая масса приблизительно равна урожаю надземной массы. В последующие годы в связи с отмиранием значительной части корней урожай надземной массы превосходит массу корней. По N. Albi и др. (1969), у райграса высокого и других многолетних злаковых трав в первый год жизни вес надземных органов в 2—3 раза выше такового корней.

Многие исследователи считают, что заплата большого объема зеленой массы и корневых остатков донника по своим удобрительным достоинствам равнозначна внесению в почву около 15—20 т/га навоза (Копелькиевский, 1966). Донник первого года жизни накапливает в почве около 72, второго — 98,4 ц/га легкоразлагающейся корневой массы (Гиль, 1962). После заплаты донника на удобрение в Латвии получено на 7,8—8,4 ц/га больше урожая зерна озимой пшеницы, чем по черному пару, удобренному навозом из расче-

та 20 т/га (Барбалис, Якобсон, 1960). После донника урожайность пшеницы возрастает даже на сильно солонцеватых бросовых участках (Копелькиевский, 1966).

Систематическое изучение динамики накопления и расходования пожнивных и корневых остатков на всех полях какого-либо севооборота, к сожалению, еще весьма малочисленны. По данным И. Г. Захарченко (1959), на малогумусных черноземах Черкасской области в пахотном горизонте зерно-свекловичного севооборота запас корневых остатков и стерни травосмеси люцерны с овсянницей луговой составляет 74,8—81,8 ц/га. В почве под травосмесью содержание подвижного азота достигает 141,1—148,9, фосфора — 34,1—36,6, калия — 32,6—33,3 кг/га, гумуса — 4,43—4,46%, количество водопрочных агрегатов 0,25 мм—25,5—28,4%. Под озимой пшеницей, посеянной по пласту многолетних трав, запасы растительных остатков уменьшились до 59,7, сахарной свеклой (*Beta vulgaris*) — 32,4, а под черным паром — до 13,6 ц/га. Соответственно уменьшается содержание в этих полях подвижных форм азота, фосфора и калия, а также гумуса и водопрочных агрегатов.

По определению Т. Я. Бисовицкого и др. (1966), в десятипольном свекловичном севообороте Белоцерковской опытно-селекционной станции в среднем за ротацию севооборота ежегодно запахируется более 50 ц/га сухих корневых и пожнивных остатков, что вполне достаточно для восполнения потерь органического вещества в процессе ее обработки при возделывании сельскохозяйственных культур. Наибольшее количество корневых и пожнивных остатков накапливается в посевах многолетних трав. В среднем за 3 года травосмесь первого года на сено накапливает в почве 83 ц/га корневых и пожнивных остатков, клевер на сено — 80, вико-овсяная смесь — 43, кукуруза на зеленый корм — 76, кукуруза на силос и зерно — 56—58, озимая пшеница — 51—62, ячмень — 45, горох — 33, сахарная свекла — 33—35,5 ц/га.

Корневые и пожнивные остатки различных сельскохозяйственных культур отличаются по химическому составу. По определениям Т. Я. Бисовицкого и др. (1966), наибольшее количество азота, фосфора и калия содержится в остатках многолетних бобовых трав — соответственно 146, 48,5 и 62,6 кг/га. Наименьшее количество азота в пожнивных остатках ячменя (22,3 кг/га), озимой пшеницы по кукурузе на зеленый корм (26,9 кг/га), гороха после сахарной свеклы (32,0 кг/га), после кукурузы (32,8 кг/га). Количество фосфора было наименьшим в пожнивных остатках ячменя (6,7 кг/га), гороха (6,8 кг/га), озимой пшеницы (10,7 кг/га) и кукурузы на зерно (12,6 кг/га). Наименьшее количество калия было отмечено в пожнивных остатках свеклы (7,6 кг/га), гороха (9,2 кг/га), озимой пшеницы (19,5 кг/га) и ячменя (28,1 кг/га).

Большое внимание этому вопросу уделил С. С. Ильин (1947, 1960а, б, 1965), изучавший накопление корневой массы для сельскохозяйственных культур в разных почвенных условиях на про-

тажении многих лет. По его данным, наибольшую массу корней в верхней метровой толще почвы накапливают многолетние травы: клевер с тимофеевкой на дерново-сильнопodzolistых почвах (151,3 ц/га) и темно-серой лесостепной почве (303,4 ц/га), люцерна с житняком на выщелоченном суглинстом черноземе (263,0 ц/га) и карбонатном (101,4 ц/га). При высоких урожаях кукуруза оставляет большую массу корней (до 157,0 т/га на темно-серой лесной почве), чем клевер с тимофеевкой (303,4 ц/га) на той же почве. Из однолетних культур после кукурузы наибольшую массу корней накапливает горох (от 33,1 до 99 ц/га) и озимая рожь (от 38,8 до 135,1 ц/га) и наименьшую — яровая пшеница (от 13,2 до 68,8 ц/га).

Отношение веса сухой массы надземных органов и корней — коэффициент продуктивности — имеет видовую специфику (Сытник и др., 1972) и характеризуется у травянистых растений большим диапазоном — от 0,03 до 13,5 (Станков, 1964). На долю корней сельскохозяйственных культур приходится около 15—25% от всей массы растений (Сытник и др., 1972). По данным Р. Р. Шредер (1925), В. В. Никольского (1952), воздушно-сухой вес корней хлопчатника составляет 6—12%, а по данным Л. Н. Ладониной (1967), — 8,6% от всей массы растений.

По наблюдениям М. Н. Першиной, Л. А. Авдеевой (1968), в зоне сухих степей на темно-каштановых почвах (близ Уральской сельскохозяйственной опытной станции) фитомасса яровой пшеницы составила 65 ц/га, отношение надземной массы к корням — 4:1. Эти показатели соответственно равнялись: у кукурузы 84 ц/га и 4:1, озимой пшеницы — 105 ц/га и 4:1, ячменя — 68 ц/га и 3:1, овса — 6,8 ц/га и 3:1, у люцерны при пересчете на 1 год — 60 ц/га и 1:1. Имеется мнение, что различия в продуктивности корневых систем прежде всего определяются скороспелостью растений. Как отмечают К. М. Сытник и др. (1972), доля корней в общей биомассе растений у скороспелого гибрида Воронежская 76 значительно ниже, чем у среднескороспелого гибрида Киевский 8.

Широкое испытание посевов многолетних кормовых трав в разнообразных почвенно-климатических условиях нашей страны выявило, что в засушливых районах, где многолетние кормовые травы дают очень низкие урожаи, роль их в повышении плодородия весьма ограничена. В таких условиях однолетние сельскохозяйственные культуры при высокой агротехнике оказывают более эффективное воздействие на плодородие почвы, накапливают в ней гораздо большую массу корневых и пожнивных остатков. И. В. Ларин (1956) указывал на необходимость возделывания однолетних культур для создания зеленого конвейера в засушливых районах. Как показывают исследования М. А. Бобрицкой (1958), в условиях Зауралья в засушливые годы роль однолетних культур (яровой пшеницы и однолетних бобовых) в накоплении растительных остатков в почве по сравнению с многолетними кормовыми травами (клевера) значительно возрастает. Так, в засушливом 1953 г. мас-

са корней клевера второго года жизни составила 3,20, пшеницы — 12,64 ц/га, в дождливом 1954 г. — соответственно 10,00 и 13,90 ц/га.

По данным П. К. Иванова, А. П. Семеновой (1966), в Саратовской области среди однолетних культур наибольшую массу корней накапливают просо (36—43 ц/га) и кукуруза (30—36 ц/га), несколько меньшую — озимая рожь (22—26 ц/га) и яровая пшеница (18—22 ц/га), наименьшую — горох и нут (11,5—14,5 ц/га). Многолетние травы при пересчете массы органических остатков на один год жизни (13—15 ц/га) не имеют преимуществ перед однолетними культурами. С корнями и пожнивными остатками проса в почве остается 73 кг азота и 16 кг фосфора, озимой ржи — 45 кг азота и 12 кг фосфора, кукурузы — 42 кг азота и 15 кг фосфора, яровой пшеницы — 35 кг азота и 9,5 кг фосфора. Горох, несмотря на небольшую массу корневых остатков, накапливает питательные вещества не меньше зерновых — 40 кг азота и 10 кг фосфора. Житняк в переводе на один год жизни оставляет в почве 23 кг азота и 8 кг фосфора, люцерна — соответственно 50 и 12.

Кормовые бобы в метровой толще почвы накапливают от 19,1 до 47,3 ц/га сухой массы корней, около 73—84% которой располагается на глубине 0—60 см, а в пахотном горизонте сосредотачивается около 33—37% от всей массы корней (Багаева, 1969).

После уборки фасоли на глубине до 80 см в почве остается около 1010,25 кг/га сухой массы корней. В том числе на глубине 0—20 см — 609, 20—40 см — 298, 40—60 см — 76,1, 60—80 см — 27,15 кг/га (Шкварук, 1960). По его наблюдениям на выщелоченных черноземах Умани (южная часть лесостепи Украины) на глубине до 140 см после уборки 600000 растений гороха с 1 га в почве остается до 2212,1 кг/га сухой массы корней, на глубине 0—20 см — 1012, на 20—40 см — 636, на 40—60 см — 221, 55, на 60—80 см — 200, на 80—100 см — 90, на 100—120 см — 42,05, на 120—140 см — 10,50 кг/га.

В период цветения на дерново-подзолистой тяжелосуглинистой почве Центральной опытной станции ВИУА в пахотном горизонте зерно-бобовые накапливают около 17,5 ц/га корневой массы, а к моменту созревания — лишь 5,3—5,9 ц/га (Алиева, 1966).

По данным Н. М. Шкварук (1960), на черноземной почве к концу вегетации на 1 га томат накапливает меньше сухой массы корней (1588 кг), чем горох (2212 кг) и огурцы (1804,6 кг), но значительно больше, чем редис (1204 кг), баклажаны (1194,5 кг), морковь (1100 кг), картофель (1096 кг), фасоль (1010 кг), капуста (998 кг) и репчатый лук (520,5 кг).

Большое влияние на накопление массы корней оказывает применение удобрений и других агротехнических мероприятий. А. Трутон (1968) экспериментально доказал, что чем больше прирост побегов растений, тем больше прирост корней, но тем меньше отношение прироста корней к приросту надземной части, поскольку повышение дозы минерального удобрения увеличивает первый по-

казатель в большей степени, чем второй. Кроме того, следует учесть, что несмотря на слабое развитие корневой системы, некоторые культуры в силу густоты стояния оставляют в почве гораздо большую массу корней, чем растения с относительно мощной корневой системой, но с меньшим количеством растений на 1 га (Шкварук, 1960).

Определение фитомассы естественных растительных сообществ имеет теоретическое и практическое значение, так как фитомасса составляет основу полезной (хозяйственной) продуктивности и является важнейшим фактором в почвообразовательных процессах.

Основной запас органических веществ у растений пустыни, как отмечает Л. Е. Родин (1960), сосредоточен в корнях, что составляет от 45 до 90% от общего запаса биомассы. За счет корневой массы происходит обогащение почвы зольными элементами от 0,1 до 20 ц/га в год.

В пустынных фитоценозах максимальное количество подземной фитомассы определено в прутняковой ассоциации 654,2 ц/га и минимальное — в белопопынно-прутняковой — 121,8 ц/га (Макарова, Фартушина, 1972). Общий запас фитомассы в злаковом попынно-боялычнике на южной окраине Центральных Каракумов составляет 88 ц/га, на долю подземной части приходится 80% всей органической массы (Рустамов, Каршенас, 1973).

Т. Н. Ержанов (1977) провел исследование на территории восточной части Казахского мелкосопочника в караганово-ковылевой и таволго-тыпчаково-ковылевой ассоциациях и показал, что растительные сообщества кустарниковых степей обладают очень высоким запасом фитомассы (448—529 ц/га) и могут быть сравнимы с кустарничками песчаных пустынь. Подземная масса во всех сообществах в 7—9 раз больше надземной, 60—70% основной корневой массы сосредоточено в горизонтах 0—20 см. По О. А. Fernandez, М. М. Caldwell (1975), у многих видов кустарников холодных аридных зон отношение веса корней к надземной биомассе намного больше, чем у кустарников теплых пустынь.

Характерной чертой большинства болотных растений является мощная система корневищ и корней — они составляют около половины общей биомассы (Вестгейк, 1968). По данным В. Д. Александровой (1958), в условиях арктической тундры надземные части цветковых растений зональных сообществ составляют 12, полигональных — 16%, на подземные части приходится соответственно 88 и 84% от общей их биомассы.

Исследуя фитомассу древесных и кустарниковых растений, многие исследователи указывают на незначительный перевес подземной массы, у некоторых особей, наоборот, надземная масса превышает подземную в несколько раз. У яблони Сиверса, к примеру, надземная часть в 1,4 раза превышает подземную, такое же соотношение у боярышника (Родионов и др., 1976).

Нечаева Н. Г., Приходько С. Я. (1966) пришли к выводу, что

стабильного соотношения между надземными и подземными органами растений на протяжении их жизни нет. Однако соотношение прироста корней и надземной части с возрастом резко изменяется у отдельных особей. У более молодых, интенсивно ассимилирующих и плодоносящих особей корневая система по массе равна или превышает надземную часть, а при старении соотношение это выравнивается, и надземная часть может даже превышать по массе корни. Так, у солянки Рихтера в возрасте 10 лет масса надземной части вдвое превышает таковую корневой системы.

ВЛИЯНИЕ ПОЧВЕННЫХ ФАКТОРОВ НА РАЗВИТИЕ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ РАСТЕНИЙ

Урожай сельскохозяйственных культур главным образом зависит от уровня плодородия почвы и условий корневого питания. Плодородие почвы тесно связано с развитием корневой системы и применяемой агротехникой. Для роста и жизнедеятельности корневой системы разных растений требуется определенное соотношение воды, воздуха и питательных веществ, а также концентрация почвенного раствора; все вместе эти факторы определяют плодородие почвы. Всякое изменение в соотношении того или иного фактора в почве вызывает соответствующую реакцию корневой системы. Корни растут, как бы «отыскивая среди массы бесплодного вещества скупо рассеянные частицы почвы» (Тимирязев, 1949), интенсивно разветвляясь при благоприятных температурах, влажности, проникая в поисках влаги в более глубокие слои.

Эту зависимость более интенсивного роста и ветвления корней от наличия благоприятных условий в почве П. Г. Шитт (1958) сформулировал в виде положения, по которому «каждый скелетный корень развивается в сторону оптимума факторов, обуславливающих рост массы данного растения в каждый последующий момент его развития». В связи с изложенным, главная задача науки, определенная еще К. А. Тимирязевым (1957), — «определить оптимальные условия, факторы, способствующие наилучшему развитию растений и прибыльно для себя удовлетворить потребности растений в этих условиях».

Важнейшими факторами, названными А. Г. Дояренко (1966) «факторами жизни», оказывающими непосредственное влияние на рост и распространение корневой системы в почве, являются влажность, плотность, связанные с ними аэрация и концентрация кислорода, а также содержание питательных веществ.

Снабжение растения питательными веществами и водой в значительной степени зависит от мощности развития его корневой системы, и эта связь особенно четко проявляется на бедных почвах. Т. К. Кварацхелиа (1947) отмечал лишь удлинение корней плодовых деревьев на бедных питательными веществами почвах в

поисках пищи и интенсивное ветвление их на участках с большим содержанием питательных веществ. При достаточной концентрации питательных веществ поступление их в растения мало зависит от мощности корневой системы. Уменьшение числа корней, погруженных в питательный раствор, не снижает энергии поглощения, а даже повышает (Gile, Cargger, 1917; Красовская, 1947; Красовская, Кумаков, 1951). Поглощение же воды, даже в водных культурах, тесно связано с изменением величины корневой системы на единицу надземных частей (Красовская, 1947; Красовская, Кумаков, 1951). Вот почему в засушливых зонах и на бедных песчаных почвах соотношение массы корней и надземных частей бывает более высоким (Красовская, 1955).

Таким образом, корни в отношении питательных веществ по сравнению с водой обладают более широкой амплитудой работоспособности. Большое увеличение работоспособности корня возможно лишь при высокой концентрации питательных веществ, а в почве она обычно низка. Поэтому, как отмечает И. В. Красовская (1955), эффективное питание в большинстве случаев будет зависеть от мощности корневой системы, но этот вопрос нельзя слишком упрощать и считать, что более крупная корневая система всегда является показателем благополучия в отношении питания растений. Поэтому надо заботиться не просто о развитии мощной корневой системы, а стремиться создать такую, которая наилучшим образом снабжала бы надземные части необходимым питанием.

Одним из первых исследователей изучения корневых систем растений в связи с экологией был Н. Леваковский. В своей работе «О влиянии некоторых внешних условий на форму корней» (1868) он излагает результаты своих экспериментов по изучению влияния влажности, температуры, питательных достоинств и плотности почвы на развитие корневых систем ряда культурных растений.

В. Г. Ротмистров (1909, 1913) утверждал, что развитие корневой системы имеет преемственно-наследственный характер, среда не может иметь доминирующего значения и не влияет на длину и ветвление корней. Н. А. Качинский (1925, 1930) придавал исключительно важное значение свойству почвы в развитии корневой системы. «Масса корней растений и формы развития корневой системы есть в значительной мере функция от данных почвенных условий. Почва как бы диктует корневой системе формы ее развития, сглаживая и нивелируя особенности отдельных растений», — писал он.

Более реалистично подошли к решению соотношения внешнего и внутреннего в развитии корневой системы растений А. П. Модестов (1920) и Л. И. Казаквич (1928). Они отмечают, что корневая система растений, будучи весьма пластичной на воздействие окружающей среды, в то же время сохраняет характерные наследственные черты, присущие виду. По V. E. Lichtenegger (1976), к таким наследственным признакам относятся аллоризный, или гомориз-

ный, тип укоренения, форма и характер ветвления главного корня, типы придаточных корней и др.

Сейчас накопилось достаточное количество неоспоримых данных, свидетельствующих о глубоком влиянии почвенных условий на корневую систему растений. Так, Э. Рассел (1955) утверждает, что почва оказывает влияние на растение через корневую систему.

Более мощное развитие, преимущественно вертикальной ориентации, и глубокое проникновение корней растений на черноземах V. E. Lichtenegger (1976) объясняет глубоким прогреванием этих почв, это обеспечивает глубинную биологическую активность и образование мощного гумусового, более рыхлого, слоя, обеспечивающего необходимую степень аккумуляции незначительных атмосферных осадков и создающего большой запас влаги.

Корневая система сельскохозяйственных растений развивается слабо и неглубоко проникает в подзолистых (Качинский, 1925; Красовская, 1925; Соколов, 1926; Станков, 1960), засоленных (Кружилин, 1939, 1940, 1944; Строганов, 1949; 1962; Лар, Бойко, 1969; Lichtenegger, 1976), солонцеватых почвах и солонцах (Казакевич, 1925; Орловский, Афанасьев, 1929; Чижов, 1931; Шалыт, Калмыкова, 1935; Попович, 1937; Шалыт, 1952; Лактионов, 1960; Акимцева, 1963; Байтулин, 1965), а также в близко подстилаемых галечниками (Зайдельман, 1958; Байтулин, 1960), с высоким залеганием грунтовых вод (Лихварь, 1938; Гриценко, 1948), на золотоотвалах, шламах (Беспрозвана, 1970), в холодных почвах с мерзлотным типом водного режима (Дадыкин, 1948, 1954; Тыртиков, 1951; Серебряков, 1952), на уплотненных (Леваковский, 1888; Саттон, 1911; Markle, 1917; Молестов, 1916, 1918; Качинский, 1925, 1930; Чижов, 1931; Рассел, 1955; Станков, 1964), торфяно-болотных (Лупінович, 1950; Шенников, 1950; Вомперский, 1959; Фильмонова, 1966), лугово-болотных почвах (Балтаев, 1972), в условиях затопления и перенасыщения почвы влагой (Гущин, 1942).

На луговых почвах с близким залеганием грунтовых вод даже минимальное количество оросительной воды снижает урожай и качество семян люцерны, вызывает чрезмерное их израстание (Гриценко, 1948). По всей вероятности, это связано с ухудшением условий развития корневой системы и прежде всего аэрации.

Причину слабого проникновения корней в подпочвенные слои подзолистых почв Н. А. Качинский (1925) и А. В. Соколов (1926) видели не только в крайней бедности питательных веществ, но и в сильной уплотненности, препятствующей росту корней. Но многочисленные опыты по глубокой вспашке (27 см) не дали желаемого эффекта, и корни растений по-прежнему плохо развивались в указанном горизонте (Станков, 1964). Поэтому он считает, что кроме уплотненности подзолистого горизонта, создающей механический барьер на пути продвижения корней, существует и биологический барьер, создаваемый повышенной концентрацией CO_2 в этом слое.

По данным С. Лупінович (1950), на мелиорированных торфя-

ных почвах Белоруссии корневая система льна (*Linum usitatissimum*) проникает до глубины 105 см, а на дерново-подзолистых пылевато-суглинистых почвах — до 65 см. Корневая система конопли (*Cannabis sativa*) на мелноративных торфяниках развивается весьма своеобразно в отличие от всех других сельскохозяйственных растений. Стержневой корень, достигая нижней части пахотного горизонта (25—30 см), отмирает. С корневой шейки и верхней части стержневого корня отходят боковые корни, растущие преимущественно горизонтально, параллельно к дневной поверхности. Лишь отдельные боковые корни достигают глубины чуть больше 50 см.

Корневая система подсолнечника в отличие от других культур проходит на торфяных почвах за пределы пахотного горизонта и достигает глубины 63 см. От корневой шейки отходят густые придаточные корни, сконцентрированные в основном в верхних слоях почвы, до глубины 20 см, и эта система корней играет исключительно важную структурообразующую роль.

У растений, корни которых более чувствительны к аэрации субстрата, проникают в торфяных почвах менее глубоко (пшеница, рожь, клевер, кормовая и сахарная свекла), а у растений менее чувствительных (лен, кок-сагыз) — глубже, чем на дерново-подзолистой почве.

Отрицательные свойства солонцов обуславливаются большим содержанием в почвенном поглощающем комплексе обменных ионов натрия, которые вызывают высокую дисперсность почвы и гидрофильность почвенных коллоидов (Гедройц, 1923). В тончайших порах солонцового горизонта вода полностью связана, и растения страдают от недостатка влаги даже тогда, когда влажность почвы достаточно велика (Антипов-Каратаев, 1942; Генкель, Шахов, 1945). Большое содержание обменного натрия оказывает и токсическое воздействие на растение (Гедройц, 1930; Антипов-Каратаев, 1955). Е. И. Ратнер (1933, 1938, 1950) для наиболее распространенных на территории СССР несодовых солонцов с низким значением рН причину отрицательного влияния насыщенности почвы натрием на растения видел не в ухудшении ее водно-физических свойств и токсического действия иона натрия, а в подавляющей роли обменного натрия на доступность растениям других обменных катионов почвы и, в особенности, кальция. Однако в опытах Б. И. Лактионов (1960), в лабораторных и полевых условиях, внекорневая подкормка кукурузы на солонцах солями кальция не повышала урожая початков и общей массы, хотя вызывала некоторое повышение содержания кальция в листьях кукурузы. Не дало эффекта и внесение гипса в гнезда по 4 ц/га. Поэтому автор приходит к убеждению, что причиной угнетения растений является не кальциевое голодание, а прежде всего острый недостаток влаги из-за ее неподвижности в солонцовом горизонте.

Почвы, насыщенные обменными ионами магния, тоже обладают

отрицательными водно-физическими свойствами (Гедройц, 1922, 1935) и неблагоприятно воздействует на развитие растений (Антипов-Каратаев, 1930; Гедройц, 1935; Орловский, 1937). Поэтому успех возделывания культурных растений на солонцах в значительной степени зависит от способности их корневой системы проникать во все генетические горизонты почвы, а также характера распределения их по глубине (Акимцева, 1963). Многие исследователи (Тарановская, Горянский, 1938; Швыряева, 1939; Шихова, 1940; Генкель, 1954; Байтулин, 1965; Ахметов и др., 1968; Байтулин, Мухитдинов, 1969) обратили внимание на то, что растения, произрастающие на солонцах, испытывают воздействие не только весьма неблагоприятных водно-физических качеств солонцового горизонта, но и солончаковатости горизонтов обильного скопления воднорастворимых солей.

По мнению многих исследователей, уплотненность солонцового горизонта сильно тормозит развитие корней, но не очень препятствует их проникновению (Казакевич, 1925; Орловский, Афанасьева, 1929; Чижов, 1931; Шалыт, Калмыкова, 1935; Генкель, Глумов, 1935; Попович, 1937; Шихова, 1940), не оказывает она и столь губительного воздействия (Акимцева, 1958, 1962а, 1963). Авторы утверждают, что в этом горизонте корни развиваются несколько не хуже, чем на соответствующей глубине зональных почв (Малянов, 1937), а лучше, чем в гумусовом горизонте (Гордеева, 1957). Большим злом на почвах солонцового ряда является не столько уплотненный солонцовый горизонт, сколько зона обильного скопления воднорастворимых солей в подсолонцовом горизонте, ограничивающая проникновение корней растений в более глубокие горизонты с наличием постоянной влаги и ухудшающая водообеспечение растений. Поэтому мелиоративные работы при освоении солонцов должны быть направлены не столько на разрушение солонцового горизонта, а главным образом на быстрейшую промывку скоплений водорастворимых солей в подсолонцовом горизонте (Байтулин, 1965).

Влажность почвы — один из наиболее сильно действующих на развитие корневой системы растений факторов. Н. Леваковский (1868) полагал, что при достаточном увлажнении почвы корневая система бывает укороченной, надземные части достигают наибольшего роста, а при минимальном увлажнении почвы происходит обратное явление. Kiesselbach (1910) рассматривал возрастание корневой массы с понижением влажности почвы как приспособительную реакцию растений к недостатку влаги путем увеличения всасывающей поверхности. Немало сторонников имеет этот взгляд и в настоящее время.

Н. А. Максимов (1941) утверждал, что неподвижность влаги в сухой почве является основной причиной колоссального роста в длину корневых систем многих растений, поскольку и в более сухой почве не столько вода притекает по почвенным капиллярам к

корневым окончанием, сколько корневые окончания «гонятся» за водой и ради нее энергично «роют» почву, не оставляя неиспользованным ни одного кубического миллиметра. Исходя из этого, П. А. Максимов ошибочно полагал, что по динамике влажности почвы можно судить о проникновении корней в отдельные почвенные горизонты.

Представление об усилении развития и углубления корневой системы при недостатке воды как приспособительной реакции растений настолько сильно укоренилось в науке, что некоторые исследователи проявляли большую осторожность в интерпретации собственных экспериментальных данных, противоречащих этому взгляду. Так, в опытах И. В. Красовской (1935), корневая система хлопчатника, кунжута и арахиса при благоприятном режиме орошения на сероземных почвах Ташкентской области развивалась мощнее и, захватывая большую площадь питания, ветвилась интенсивнее по всей корнеобитаемой толще почвы. Однако автор, не акцентируя внимание на этом, отмечает ослабление развития корней этих культур в пахотном горизонте почвы и более глубокое проникновение их в почву при ухудшении водоснабжения. У *Secale cereale* L. Kutschera (1960) отмечала случаи сильного развития корневых волосков и долгое их сохранение в сухих местах.

Исследования В. Г. Ротмистрова (1913), F. S. Harris (1914), А. П. Модестова (1915), В. И. Сазанова (1915), в особенности J. E. Weaver (1919, 1920) и А. С. Кружилина (1934, 1935) и многих других ботаников убедительно доказали, что наилучший рост корневой системы происходит при оптимальных условиях влажности почвы, когда одновременно растения обеспечиваются в достаточном количестве и водой, и кислородом. Как избыточное увлажнение, когда корни испытывают недостаток в кислороде, так и низкая влажность замедляет рост корней (Harris, 1914; Сазанов, 1915; Красовская, 1935).

При снижении влажности почвы ниже коэффициента завядания происходит прекращение роста корня (Рассел, 1955), затем отмирание его нежных частей, корневых волосков (Caldwell, 1913). Однако корни некоторых растений не только сохраняются живыми, но могут расти в сухих прослойках почвы, если часть их находится во влажной среде (Marschall, 1944; цит. Рассел, 1955). Это связано с перекачиванием воды корнями из влажных участков в сухие. В этих условиях корни могут даже усваивать некоторое количество азота, возможно, и калия из сухих прослоек почвы, увлажняемой ими, но поглощение фосфора менее вероятно (Рассел, 1955).

Чрезмерное увлажнение тоже способствует развитию слабой и поверхностной корневой системы. На дерново-подзолистых почвах Приморского края, по данным П. Т. Слугина (1936), 98,2% корневой системы сои размещается в слое 0—20 см, из которых 92,7% сосредоточено в слое 0—10 см. Почти такое же явление наблюдается в Приморском (Беликов, Ткаченко, 1952) и Красноярском (Ен-

кен, 1959) краях. И. Ф. Беликов и И. Г. Ткаченко (1952) объясняют это тем, что пахотный горизонт дерново-подзолистых почв Приморья слабо оструктуренный, маломощный (12—18 см) и тяжело-суглинистый, а подпахотные слои представлены тяжелой глиной, непроницаемой для воды и воздуха. Поэтому сюда корни сои практически не проникают. В дождливый период корневые волоски в большом изобилии покрывают поверхность почвы, а мелкие сгнивают в нижних слоях. После дождей почва быстро высыхает и растения, таким образом, попеременно страдают то от избытка, то от недостатка влаги в почве. В. Б. Енкен (1959) связывает это с большой потребностью корней сои в воздухе.

По данным многолетних наблюдений Т. Г. Вороновой (1973), все плодовые и ягодные культуры в условиях Сахалина формируют поверхностные корневые системы. Основная масса горизонтальных корней размещается у молодых яблонь, груш, слив и вишен до глубины 25—40 см (70—100% корней), у полновозрастных — до 30—60 см (60—90% корней), у черной смородины, крыжовника и черноплодной рябины — до 20—30 см (65—95% корней от всей корневой системы). Такое поверхностное размещение корневых систем обусловлено природными условиями Сахалина: здесь нет засух; в верхних горизонтах почвы лучше аэрация, питательный и тепловой режимы; почва верхних слоев зимой или не промерзает, или промерзает незначительно; верховодка поднимается высоко; с глубиной характерно появление закисных соединений (оглеение и др.).

Ослабление роста корня при повышенной влажности почвы W. Bergman (1954) считает не следствием недостатка кислорода, а результатом накопления CO_2 . В его опытах внесение активированного угля в такую почву дало больший эффект, чем внесение ее в почву с недостаточным увлажнением.

Оптимальная влажность почвы способствует увеличению общей массы корней (Орловский, 1929; Чижов, 1931; Кружилин, 1936; Станков, 1964), а также укореняющихся узлов (Говорухин, 1965а); быстрому формированию и развитию большого числа вторичных корней у злаковых (Орловский, 1929; Кружилин, 1934; Красовская, 1935, 1947); интенсивному ветвлению корней (Weaver, 1919; Кружилин, 1934); усилению роста в длину боковых корней всех порядков (Модестов, 1915; Кружилин, 1934; Красовская, 1935а); повышению общей адсорбирующей и активно поглощающей поверхности корней (Волков, 1951); глубине их проникновения в почву (Сапон, 1915; Weaver, 1920; Weaver e. a., 1922; Казакевич, 1925; Качинский, 1925); удлинению периода активного функционирования корней, что обуславливает высокую продуктивность фотосинтеза (Петин, Коршунова, 1957); повышению коэффициента продуктивности корневой системы (Бакалдин, 1973). Отмечено положительное влияние оптимальной влажности почвы на регенерацию корней картофеля после повреждения их орудиями междурядной обработ-

ки (Мосин, Шафронов, 1971а) и корней саженцев при пересадке деревьев (Луркс, 1976).

Мощность развития корневой системы растений в значительной степени зависит и от других факторов, оказывающих прямое или косвенное влияние на уровень влажности почвы. Так, по сравнению с почвами с тяжелым механическим составом на почвах с легким механическим составом отмечено более сильное развитие корневой системы яровой пшеницы (Кочергина, 1961), бахчевых культур (Рытова, 1928; Певнев, 1938; Кружилли, 1954; Эситашвили, 1956), кукурузы (Fehrenbacher, Rust, 1956), хлопчатника (Brown *с. а.*, 1932), плодовых деревьев (Boynpton, 1938) и соответственно надземной части и повышение урожайности (Кварацхелиа, 1947).

Плотность почвы является одним из сильно действующих на развитие корневой системы растений факторов. Н. Леваковский (1868) указывал, что по мере уплотнения почвы уменьшаются длина, толщина и ветвление корней. Проникающую способность корней в плотную почву он связывал с консистенцией корня, считая: чем короче корни и рыхлее их строение, тем меньше их проникающая способность в вязкие и тяжелые почвы, словом, чем толще корни, тем лучше.

Высокая плотность — механическое препятствие для корней (Леваковский, 1868; Bergman, 1954; Рассел, 1955; Эситашвили, 1956; Станков, 1964). По мнению А. К. Атаманюка (1964) и других, на некоторых почвенных разностях граница проницаемой для корней плотности снижается до уровня 1,6—1,8 г/куб. см, а в отдельных случаях — до 1,46 г/куб. см. Корни растений способны преодолевать механическое сопротивление грунта, пробивать даже каменистые горизонты, взламывать дорожные покрытия (Bergman, 1954). У некоторых видов растений корневая система способна проникать в верхние слои галечников (Зайдельман, 1958) и даже всверливаться в нетронутые трещинами участки скал (Пирогов, 1968).

Высокая плотность почвы способствует большому застою воды, заливанию, что пагубно отражается на корнеобразовании и росте корня (Weaver, 1926; Nitzsch, 1936; Bergman, 1954).

По W. Bergman (1954), уплотнение ограничивает скорость диффузии CO_2 , накапливаемого при распаде органических веществ, что и становится главной причиной ограничения роста корня.

В верхних слоях почвы плотным для корней слоем является плужная подошва (Устинович, 1937; Bergman, 1954). Корни растут в сторону наименьшего сопротивления (Кварацхелиа, 1947). Поэтому в плотных слоях часто используют ходы дождевых червей, корней отмерших растений, трещины (Качинский, 1925, 1930; Чижов, 1931). Уплотнение почвы (иллювиальный горизонт и плужная подошва) вызывает искривление и ослабление развития корней (Safat, Balan, 1971).

Плотность разных слоев почвы определяет и другой важный фактор среды — аэрацию и связанный с ней доступ к корням кислорода. Однако имеется и другое мнение. Плохая проницаемость для корней уплотненных почв связана с чрезмерно мелким сечением пор, а не с недостаточной аэрацией, это подтверждается беспрепятственным проникновением корней в почву, большая часть воздуха из которой вытеснилась нагреванием (Veihmeyer, Hendrickson, 1948).

Основная деятельность корневой системы — поглощение воды и минеральных веществ из почвы, доставка их растущим органам, первичный синтез ряда жизненно важных органических соединений и др. — тесно связана с кислородным дыханием. Однако корневая система в отличие от надземных органов расположена в бедной кислородом почвенной среде и проявляет большую выносливость к недостатку кислорода.

По В. О. Казарян (1969), длительная эволюция корневой системы в подобных условиях привела к преимущественному проявлению анаэробного типа дыхания, и при недостатке кислорода корни проявляют повышенную жизнедеятельность. Так, в опытах Н. В. Войтенко (1948) при помещении корней в бескислородную среду происходило более интенсивное выделение пасоки. Но тем не менее корни растений очень чутко реагируют на степень аэрации почвы. Отмечаемое некоторыми исследователями сравнительно сильное развитие корневой системы хлебных злаков (Кочергина, 1961) и бахчевых культур (Рытов, 1928; Певнев, 1938; Кружилин, 1954; Эситашвили, 1956) в почвах с легким механическим составом, чем на глинистых, может быть объяснено сравнительно хорошими условиями влажности и аэрации.

Подвижность почвенной влаги обусловлена не только уровнем увлажнения почвы (Колясев, 1957, 1960), но ее плотностью и тепловым состоянием. При плотности, близкой к 2 г/куб. см, почва может не содержать доступной для растений влаги, даже когда влажность ее равна полевой влагоспособности (Мичурин, 1957). Для каждого вида растения в конкретной почвенной разности существует свой оптимум плотности, когда подвижность воды в почве находится в противоречии с обеспечением корней кислородом почвенного воздуха. Такое благоприятное соотношение воды и воздуха в почве создается при плотности почвы 1,3—1,4 г/куб. см (Колясев, 1960). При повышении плотности почвы от 1,4 до 1,5 г/куб. см рост корней многих культурных растений резко замедляется или даже приостанавливается (Сытник и др., 1972).

Рост и развитие растений могут ослабляться не только при сильной плотности, но и чрезмерной рыхлости субстрата. Поэтому определение оптимума плотности почвы для различных культур и почвенных условий является важным для повышения урожайности сельскохозяйственных культур (Колясев, 1960). Например, рост и развитие корней сои протекают нормально при плотности пахотного

слоя, равного 1,1 г/куб. см (Мигунов, 1969), люпина — при 1,1—1,2, вики — при 1,1—1,4 г/куб. см (Филимонова, 1973).

Влияние аэрации почвы на развитие корней — весьма сложный процесс, сопряженный с изменением ряда факторов. Например, переувлажнение, уплотнение почвы кроме прямого действия на развитие корневой системы растений оказывают и косвенное воздействие — вызывают кислородное голодание. Н. Леваковский (1868) отмечал, что рыхлая почва, обладая лучшей аэрацией, должна способствовать более сильному развитию корневой системы. Условия влажности и аэрации постоянно сопряжены (Красовская, 1925; Gindrich, Russel, 1956): при увеличении влажности ухудшаются условия аэрации, и наоборот.

Корневая система различных видов растений по-разному реагирует на недостаток кислорода. К. Кгоетер (1918) отмечал большую чувствительность корней винограда (*Vitis*) к дефициту кислорода. Этим он объяснял неглубокое размещение корней и появление хлороза при высоком уровне грунтовых вод; при низком же уровне они сильно углублялись.

Как отмечали Т. Я. Чукаселл, А. Г. Беридзе (1966), исследования Л. И. Джапаридзе показали, что в условиях Мухрани (Грузинская ССР), если у виноградной лозы развивается двухъярусная или поверхностная корневая система, то растения не повреждаются хлорозом. При недостатке влаги и высыхании летом верхних слоев почвы корни в погоне за водой достигают нижних слоев почвы, где действуют хлорозогенные факторы, повреждающие корневую систему. Опыты Т. Я. Чукаселл, А. Г. Беридзе (1966) с посадкой виноградной лозы на различных глубинах показали, что хлороз появляется при глубине 100—120 см. Чем глубже посажена виноградная лоза, тем интенсивнее повреждается хлорозом и уменьшается прирост ее надземной массы. На второй-третий год вегетации корневая система глубоко посаженных лоз (100—120 см) поднимается в верхние слои почвы. Движение корней к верхним горизонтам — отрицательный геотропизм — вызывает ослабление и даже исчезновение хлороза. Поэтому рекомендуется посредством специальной поливки или других агротехнических мероприятий регулировать развитие корневой системы так, чтобы она развивалась в верхних горизонтах почвы, где корни найдут более благоприятные условия для своей жизнедеятельности.

Для нормального развития корневая система нуждается в определенном количестве кислорода и не выдерживает высокую концентрацию углекислого газа (Тимофеева, 1964; Чирикова, (1968)). В почвенном воздухе содержится от 10,35 до 20,03% кислорода и 0,74—9,74% углекислого газа (Федоров, 1968). Потребность корней в кислороде обычно удовлетворяется за счет почвенного воздуха при естественной аэрации, поэтому она имеет огромное значение в жизни растений: хорошая аэрация субстрата резко увеличивает мощность их корневой системы.

Э. Рассел (1955) разграничил влияние аэрации почвы на развитие корневой системы растений; он указал, что оно осуществляется посредством трех факторов: содержания кислорода в почвенном воздухе, углекислоты и побочных продуктов анаэробного разложения (метана и водорода).

По И. В. Красовской (1925), чрезмерное повышение концентрации CO_2 независимо от содержания кислорода может пагубно отразиться на развитии растений. Н. З. Станков, Т. П. Ладонина (1960) эффект от аэрации почвы связывают не столько с поступлением в почву кислорода, сколько с удалением из почвы CO_2 . Как показали исследования Е. Е. Free (1971), корни гречихи быстро отмирают, если заменить воздух углекислотой, и нормально развиваются при замене кислорода азотом. Следовательно, в этих опытах корни гречихи не столько страдают от недостатка кислорода, сколько от вредного воздействия углекислоты.

Н. А. Noyes (1914) был одним из первых, кто экспериментально доказал вредное влияние CO_2 на развитие корней растений и установил неодинаковую чувствительность различных растений к избытку углекислоты. В частности, в его опытах кукуруза оказалась менее чувствительной к CO_2 , чем томаты. Затем в опытах W. A. Cannon (1919) при концентрации CO_2 до 25% наблюдалось прекращение роста корней у *Covillea* через 1,5 ч, *Krameria canescens* — через 2,5 ч, *Mesembryanthemum* — более чем через 4 ч.

В опытах J. A. J. Stalwijk, K. V. Thimann (1957) рост корней *Pisum sativum*, *Taba bona*, *Phaseolus vulgaris*, *Helianthus annuus* полностью затормаживался при аэрировании корневой среды 65% CO_2 с воздухом. На *Avena sativa* и *Hordeum vulgare* такая обработка отрицательно не сказалась. Содержание 0,5% CO_2 в корневой атмосфере растений гороха стимулировало рост корней, а 1,5% CO_2 — затормаживало.

В отличие от атмосферного почвенный воздух характеризуется значительно большим (в 10—100 раз) содержанием CO_2 , выделяющегося при дыхании корней растений и микроорганизмов (Станков, Тимофеева, 1961). Повышенная концентрация CO_2 угнетает жизнедеятельность микроорганизмов, что ведет к уменьшению доступных для растений питательных веществ и ослабляет рост корней (Станков, Ладонина, 1960).

G. Geisler (1969) специально изучал влияние концентрации в почвенном воздухе углекислоты ($\text{CO}_2 + \text{HCO}_3$ в интервале 0—8%) при пониженном содержании кислорода на рост корней и надземной части ячменя, кукурузы и конского боба. В его опытах увеличение в почвенном воздухе уровня углекислоты сопровождалось снижением интенсивности накопления сухого вещества в корнях и надземной части растений. Однако рост корня и надземной части ячменя и кукурузы не прекращался даже при содержании углекислоты до 6%, а у конского боба он при этом почти полностью приостановился. Ингибирующее действие углекислоты усиливалось при сниже-

нии содержания кислорода. Анализируя свои опытные данные, G. Geisler (1969) приходит к убеждению, что интенсивность накопления сухого вещества и линейный рост корня, надземной части, скорее, зависят от содержания в почвенном воздухе кислорода, чем от углекислоты.

Для оптимального роста корней большинства растений концентрация CO_2 в почвенном воздухе не должна превышать 1%, а при содержании ее выше 9—10% корни большинства мезофитов погибают (Stoklasa, 1925).

В опытах И. А. Муромцева (1955) укорененные побеги черной смородины (*Ribes nigrum*) выращивались в разных условиях снабжения кислородом в течение 6—8 дней. К концу опыта в варианте с обычной аэрацией корневая система оказалась сформированной, были хорошо развиты корни первого, второго и третьего порядков, суммарная протяженность их составила около 60 м. При анаэробии корни развивались гораздо хуже: в 65 раз меньше корней второго порядка и в 120 раз меньше корней третьего порядка, корневые волоски не образовались, а суммарная протяженность всех корней составила лишь 5 м.

В опытах Н. В. Обручевой (1965) при высоком содержании кислорода корни люпина росли быстрее, наблюдалось интенсивное деление и растяжение клеток меристемы. При низкой концентрации кислорода интенсивность деления этих клеток стала слабее, в растяжении участвовало гораздо меньше клеток, да и сама скорость растяжения была ниже. Все это привело к замедлению роста корня.

Словом, среда является одним из сильно действующих на развитие корневой системы почвенных факторов. И. В. Красовская (1925), отмечая слабую изученность этого вопроса, предостерегала от возможных неправильных суждений, построенных из данных опытов с водными культурами, когда реакция может вызвать изменения в химическом составе раствора, омывающего корни, и при этом бывает трудно разграничить непосредственное и косвенное воздействие рН среды на развитие корневой системы растений.

Кислая среда тормозит развитие корневой системы многих культурных растений. Таске (1920) показал, что на болотных почвах их корни достигают глубины, куда проникают основания, нейтрализующие кислород.

Как отмечают М. Морцигу, Т. Кавасаки (1981), при культуре растений на аммиачной среде способом гидропоники наблюдается образование утолщенных, коротких и ветвистых корней, а также очень плохое развитие корня. В опытах с ячменем, кукурузой, фасолью, огурцами, томатами и салатом-латуком они ставили цель — выяснить, что же является причиной такого слабого развития и деформации корней растений при выращивании их в аммиачной среде способом гидропоники — влияние иона аммония или низкое значение рН.

Все эксперименты показали, что при выращивании растений методом культуры с автоматическим поддержанием уровня рН или

методом с ограниченным поступлением азота развитие корня было практически одинаковым независимо от того, служил ли источником поступления азота ион аммония или ион азотной кислоты. При выращивании растений на нитратной питательной среде, но с низким значением рН, наблюдалось образование утолщенных корней и плохое развитие корневой системы. Следовательно, наблюдаемые при культуре растений на аммиачной среде такие признаки, как утолщение, укорачивание и плохое развитие, обусловлены только низким значением рН питательной среды; выраженная же ветвистость корней зависит от повторного понижения этого показателя. Словом, реакция среды оказывает существенное косвенное воздействие, стимулируя или ингибируя дыхание растений.

Как известно, среди органических компонентов в протоплазме клетки большая доля принадлежит белкам, которые составляют около 10—20% от всей ее массы, являются основными структурообразователями клетки и играют ведущую роль в выполнении ее физиологических функций в обмене, транспорте веществ и энергетических превращениях. Обладая амфотерными свойствами благодаря наличию свободных основных (аминные) и кислотных (карбоксильные) групп, белки играют существенную роль в определении физико-химического состояния протоплазмы. Электрический заряд белков изменяется как в зависимости от их структуры, так и от реакции среды и других факторов изменения. От этого в значительной степени зависит характер деятельности корней. Реакция среды изменяет ряд физико-химических свойств белков — их вязкость, растворимость, электропроводность, степень гидратации, осмотическое давление, что влечет изменения в обмене веществ.

«Поскольку различные виды растений обладают индивидуальным набором белков, они имеют и различный оптимум среды и допустимую амплитуду ее колебаний» (Сытник и др., 1972). При снижении рН ниже 3 рост корней многих видов растений приостанавливается и происходит значительный отток ионов из корней.

ВЛИЯНИЕ КЛИМАТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА РАЗВИТИЕ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ

Корневая система растений в отличие от надземных органов отрицательно гелиотропична. Однако работами Н. А. Максимова и др. (1925) было показано, что на полном свете увеличивается не только абсолютная масса корней, но и относительно к надземным органам вес корней. Причину этого авторы видели в том, что на свету повышается интенсивность транспирации, увеличивается размер проводящих пучков стебля, и эта повышенная потребность в воде стимулирует увеличение поглощающей и проводящей системы.

В опытах П. В. Лебедева (1963) понижение освещенности угнетало формирование побегов и корневищ луговых злаков, уменьши-

ло общую продуктивность растения — в результате сильно затормозило рост корневой системы. При понижении освещения на 30% вес массы побегов у тимopheевки луговой (*Phleum pratense*) снизился в 3 раза, а вес корней — в 6 раз, при понижении интенсивности освещения на 60 — соответственно в 7 и 14 раз.

J. G. Torgey (1952) изучал рост стержневого корня и образование боковых корней у проростков и изолированных корней гороха, росших на питательной среде при различных условиях освещения. Удаление надземной части у проростков гороха не оказывало никакого действия на развитие боковых корней на протяжении 2-недельного опыта, а удаление семядолей приостанавливало формирование боковых корней при всех условиях освещения. Наиболее интенсивный рост и ветвление корней наблюдались в темноте, освещение полностью подавляло образование боковых корней даже в присутствии семядолей. Следовательно, вещества, необходимые для заложения боковых корней, образуются в семядолях и передвигаются в главный корень на ранних стадиях развития проростка. Воздействие света непосредственно на семядоли не подавляет развития придаточных и боковых корней. Свет инактивирует вещества, уже поступившие из семядолей в главный корень и необходимые для стимуляции ветвления. Нанесение ланолиновой пасты, смешанной с НУК, на место среза семядолей не вызывало образования боковых корней. Следовательно, кроме ауксина семядоли вырабатывают вещества, стимулирующие заложение боковых корней.

Для выяснения роли надземной части в формировании боковых корней семядоли удаляли на ранних этапах онтогенеза, чтобы они не маскировали действие надземных частей на более поздних этапах онтогенеза. При этом на свету у растений гороха с удаленными семядолями и выращиваемых затем на агаровой питательной среде формирование боковых корней происходило гораздо позже и медленнее, чем у растений с семядолями. В темноте независимо от наличия или отсутствия семядолей в течение 3 недель образовывалось до 10—15 боковых корней. Следовательно, на более поздних этапах онтогенеза растения способны формировать боковые корни без семядолей, синтезируя вещества, которые стимулируют образование боковых корней, или извлекая их из питательной среды.

Температура корнеобитаемого слоя оказывает большое влияние на развитие и функциональные проявления корневой системы и всего растения в целом. Способность корней различных видов растений не прекращать роста при температуре около 0° и даже несколько ниже, исследователи наблюдали давно. Так, С. Г. Топорков (1899) показал, что температура относится к факторам, регулирующим рост корней и изменяющим соотношение в развитии корней и надземных органов. По его наблюдениям, при 6° резко ослабляется рост надземных органов озимой пшеницы, но корни продолжают расти. Низкая температура почвы замедляет процесс опробкования, способствует увеличению продолжительности жизни

корневых волосков, препятствуя тем самым уменьшению поглощающей поверхности. Высокая температура почвы, хотя и способствует более сильному росту и ветвлению корней, резко снижает продолжительность жизни волосков и тем самым снижает поглотельную активность корней. При температуре почвы 40° рост корней полностью прекращается. По мнению П. С. Коссович (1903), в условиях пониженной температуры почвы резко задерживается линейный рост надземных органов, но усвоение CO₂ замедляется гораздо меньше, в результате накапливается большой запас органических соединений, который благоприятно влияет на дальнейшее развитие корневой системы.

Е. П. Гусев (1926), П. В. Морозов (1951), В. Г. Григорьева (1953), А. И. Коровин (1954), С. И. Радченко (1966) подтвердили положительное влияние низкой температуры почвы на образование корней у яровых хлебных злаков при достаточном увлажнении почвы. По наблюдениям В. Г. Григорьевой (1953), при охлаждении корней ячменя и овса в вегетационных опытах, так же как в полевых условиях на Севере, корни несколько укорачиваются, утолщаются, становятся более мясистыми, ярко-белесыми, почти перестают ветвиться, но суммарный вес их не уменьшается, а даже увеличивается. Утолщение происходит за счет увеличения размеров всех клеток, без преумножения их числа. Разные виды растений специфично реагируют на действие температуры. Поэтому температура обуславливает разнообразный характер расположения корней разных видов в одном и том же местообитании. Например, при температуре питательного раствора 34° корни у льна бывают короткими, не ветвятся, у гречихи они удлинены, но ветвление тоже резко ослабляется, а у хлопчатника достигает наилучшего развития (Радченко, 1966). По данным Н. Н. Ника (1969), при пониженной температуре почвы корни баклажанов испытывают недостаток в сахарах из-за замедления процессов распада крахмала и задержки оттока ассимилятов из надземных органов.

В. Станев, Ц. Цонев (1980) выращивали растения подсолнечника (сорт Передовой) и кукурузы (сорт 2-Л-611 с длинным и сорт КВС-701 с коротким периодами вегетации) в пластмассовых сосудах в оранжерее и помещали сосуды в водяную ванну с температурой 15, 25 и 35°. Изменения температурного режима в зоне корней не повлияли на содержание хлорофилла в листьях подсолнечника, а у кукурузы оно увеличилось по мере повышения температуры в зоне корневой системы. Поверхность листьев растений позднеспелого сорта кукурузы 2-Л-611 увеличилась на 58% при 25° и на 73% при 35°, в то время как у скороспелого сорта увеличение составило соответственно 19,9 и 24,5%. Динамика сухого вещества на одно растение была аналогична изменениям поверхности листьев. При сочетании высокой температуры в зоне корней (25—35°) с высокой температурой листьев (35°) растения кукурузы фотосинтезировали гораздо интенсивнее, чем подсолнечник, и наоборот, при низкой

температуре в зоне корневой системы (15°) и низкой температурой листьев (17°) интенсивнее фотосинтезировал подсолнечник.

Как отмечает Т. Г. Воронова (1973), корни плодово-ягодных растений растут и при крайне умеренных температурах. Причем в периоды покоя надземных частей растений корни при температуре почвы, близкой к нулю, могут расти более интенсивно, чем во время вегетации. Рост корней плодово-ягодных растений в холодное время года продолжается, и это явление Т. Г. Воронова считает положительным, поскольку оно способствует повышению зимостойкости, устойчивости против болезней и повышению урожайности всех плодовых и ягодных растений.

Оптимальная температура для развития корневых систем основных яровых полевых культур находится в пределах $15\text{--}25^{\circ}$ (Данильчук и др., 1970), а для корней озимой пшеницы — в пределах $12\text{--}14^{\circ}$ (Задонцев, 1970).

Различные типы корней одного и того же растения в отношении теплового режима тоже проявляют специфичность. Нормальное развитие зародышевых корней яровой пшеницы происходит при температуре $8\text{--}10^{\circ}$, coleoptильных — при $12\text{--}16^{\circ}$, узловых — при $20\text{--}25^{\circ}$, с повышением температуры выше $20\text{--}25^{\circ}$ надземные органы растут быстрее, но оснащенность их корнями падает, при понижении температуры узлы кущения углубляются, что очень важно в условиях Юго-Востока, так как это означает формирование вторичных корней лишь в более влажных слоях (Волюнкин, 1954).

В большинстве случаев низкая температура почвы вызывает увеличение объема и веса корней, уменьшает их ветвистость. Это происходит из-за недостатка в корне таких физиологически активных веществ, как нуклеопротейды, синтез которых в корнях подавляется при низкой температуре; это ведет к разрастанию клеток паренхимной ткани и прекращению митотической деятельности. Характерным проявлением обеспеченности растительного организма нуклеопротейдами является ветвление (Дадыкин, 1954).

В опытах О. П. Радченко и Б. П. Тарлинской (1967) замоченные семена кукурузы сорта Буковинский 3 проращивались в термостате на фильтровальной бумаге при температуре 24° в течение 2,5 суток, затем часть проростков выдерживалась в течение 48 ч при температуре $10\text{--}12^{\circ}$ в темноте. Низкая температура резко тормозила рост корня. Подсчет митоза по фазам через 6 ч после экспозиции в условиях низкой температуры показал, что профазы составляет 78% от всех митозов, наблюдаемых в поле зрения микроскопа. Это свидетельствовало о задержке роста делением, очень чувствительного к изменению температуры. Деление тормозилось в профазе. На препаратах наблюдалось множество аномалий, многоядерные клетки.

При низкой температуре в клеточном цикле тормозятся фазы, предшествующие митозу, а в митозе — профазы, в 10 раз сокращается скорость роста растяжением, задерживается переход к диф-

ференцировке клеток. Поскольку на холоде рост растяжением хотя и медленно, но продолжается, рост делением практически прекращается, а переход к дифференцировке клеток сильно замедляется, происходит довольно быстрое сокращение запаса меристематических клеток и более чем в два раза увеличивается размер зоны роста растяжением (Радченко, Тарлинская, 1967).

Слишком высокая температура в зоне корней (30—35°) приводит к уменьшению соотношения корней к надземной массе (Сабинин, 1949).

П. А. Генкель и др. (1968), изучая механизм повреждающего воздействия высоких температур в зоне корней кукурузы, установили, что при температуре 45° происходят резкие изменения структуры митохондрии: они набухают, приобретают неправильную форму. Набухают и кристы митохондрии: они укорачиваются и приобретают вид пузырьков, увеличиваются интеркристные пространства, происходит расширение просвета между наружной и внутренней митохондриальными мембранами. При 50° исчезает мелкогранулярная структура митохондрии, часть гранул остается редко разбросанной в матриксе, и наряду с этим появляются электронно-плотные скопления гранул, ослабевает окислительная и фосфорилирующая активность митохондрии и разобщение этих процессов. У закаленных же растений эти сдвиги при воздействии высокой температуры бывают выражены меньше.

С. И. Радченко (1934, 1940, 1950) ввел понятие температурного градиента, под которым понимается различие в температуре среды подземных и надземных органов. В естественных условиях произрастания высших растений температура воздуха выше температуры почвы. Высшие растения приспособлены к таким условиям, поэтому их корневая система лучше растет при более низкой температуре среды, чем надземные органы.

Как показали исследования Н. С. Петинова (1959), корневая система яровой пшеницы и растение в целом развиваются лучше, если температура почвы на 6—8°, а иногда и на 10—12° ниже воздушной. По-иному ведут себя теплолюбивые культуры — рис, кукуруза. Они развиваются при меньшей величине температурного градиента.

Н. З. Станков (1964) придает важное значение изучению влияния температурного градиента на развитие растений и считает, что это понятие очень хорошо характеризует отношение каждой культуры к температуре почвы и воздуха.

ВЛИЯНИЕ АГРОТЕХНИКИ НА РАЗВИТИЕ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ

На развитие и характер распространения в почве корневой системы растений эффективно воздействуют агротехнические приемы.

Механизированная система обработки почвы, включающая сис-

тему основной, предпосевной и междурядной обработок, а также поверхностные обработки почвы, являются в настоящее время наиболее действенным и доступным средством воздействия на водно-физические свойства (плотность, аэрация, влажность) почвы. Способы обработки не только существенно изменяют строение пахотного горизонта, размещение в нем плодородных участков почвы, но оказывают глубокое влияние и на подпахотные горизонты, что сильно сказывается на развитии корневой системы культурных растений. С. М. Усов еще в 1962 г. указывал на необходимость увеличения толщины пахотного слоя почвы для более глубокого размещения корней в засушливых условиях и получения гарантированного урожая зерновых культур (Мосолов, 1954).

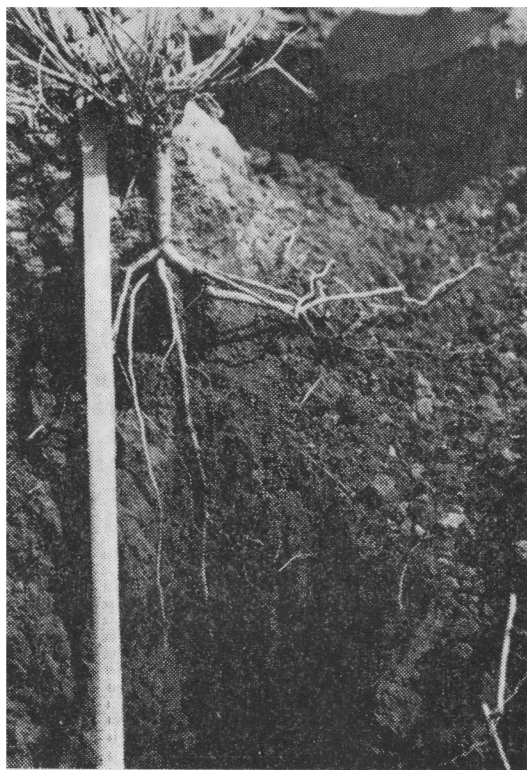


Рис. 27. Корневая система люцерны (*Medicago falcata*), сорт Тибетский, с житняком (*Agropyron cristatum*) в травосмеси при плантажной вспашке солонцов

Глубокая вспашка, или почвоуглубление, обеспечивает хорошую аэрацию и накопление значительных запасов влаги в почве и тем самым вызывает закономерное увеличение общей массы корней,

более глубокое проникновение в почву. Глубокое безотвальное рыхление особенно эффективно на почвах с неблагоприятными водно-физическими свойствами — подзолистых (Соколов, 1926; Мосолова, 1956; Станков, 1964), солонцах (Чижов, 1931; Генкель, Глумов, 1935; Тарановская, Горянский, 1938; Антипов-Каратаев, 1940, 1942; Антипов-Каратаев, Пак, 1953) и вообще в засушливом климате (Мосолов, 1954) (рис. 27, 28).



Рис. 28. Утолщение и образование нароста в базальной части главного корня донника белого (*Melilotus albus*)

На Малоузенском и Аршань-Зельменском (Антипов-Каратаев, Пак, 1953) стационарах Почвенного института им. В. В. Докучаева был разработан агробиологический метод мелиорации солонцов, в основе которого лежит система глубокой обработки. При глубокой мелиоративной вспашке коренным образом изменяется профиль пахотного слоя (Антипов-Каратаев, Пак, 1953), обеспечивается лучшая промывка из корнеобитаемого слоя легкорастворимых солей и создаются условия для накопления влаги в глубоком слое почвы (Гутина, 1958). Запасы влаги, созданные при такой обработке почвы, более доступны растениям в результате лучшей промывки почвы и более глубокого распространения корневых систем растений, чем при обычной обработке (Балябо, 1958) (рис. 29).

Опыты А. Ф. Большакова, С. Д. Эрперт (1954) подтвердили эффективность глубокой плантажной вспашки для лесоразведения на почвах солонцового комплекса в северо-западной части Прикаспийской низменности.

У древесных пород корни вертикальной ориентации при посадках углубляются меньше, чем при посевах (Калинин, 1979). Это связано с тем, что при выкопке саженцев из питомника происходит обрыв кончика главного корня, гибнет и значительная часть тонких всасывающих корней. Принято считать, что подрезка корней сеян-

цев перед посадкой на лесокультурную площадь способствует увеличению мочковатости корневой системы ряда древесных пород, повышает их приживаемость и рост. Однако этот прием не во всех случаях дает положительный эффект. Как показали опыты А. А. Вакулина (1961), подрезка корней сеянцев сосны вызывает ослабление корневой системы, снижение приживаемости и развития саженцев.

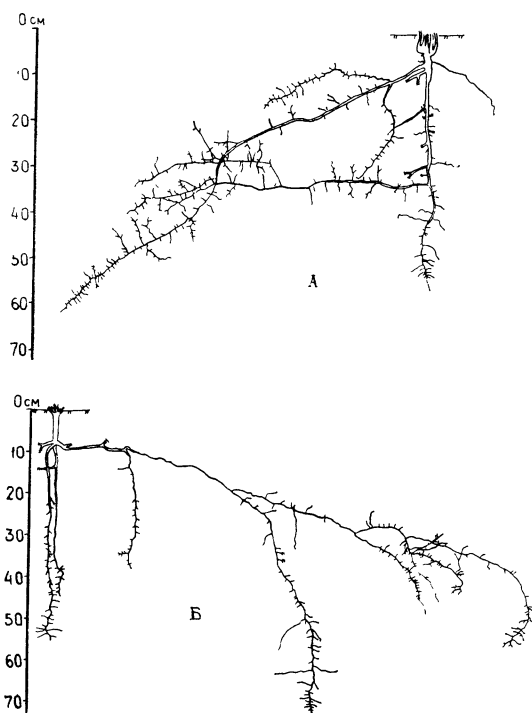


Рис. 29. Корневая система бобовых трав при плантажной вспашке солонцов: А — донника белого (сорт местный Актюбинский); Б — люцерны синей (сорт Тибетский)

А. П. Тольский (1921) считал, что качество посадочного материала надо оценивать не по длине корней, а по их разветвленности. Следовательно, саженцы не с длинными, а с сильно разветвленными, короткими, мелковатыми корнями обладают высокой приживаемостью. Глубокая вспашка в питомниках усиливает мощность развития корневой системы, ее мочковатость и при выкопке сеянцев у них сохраняется большая часть мелких корней, что повышает приживаемость при пересадке (Дударев, Трухманов, 1976).

При выкопке и пересадке на лесокультурную площадь взрослых сеянцев древесных пород происходит обрыв значительной части, в

особенности вертикальных, тонких и физиологически активных корней. Поэтому при пересадке маловозрастных сеянцев, имеющих поверхностную корневую систему, последняя мало повреждается и выживаемость бывает высокой. И. И. Ханбеков, Г. Н. Кулаков (1979) рекомендуют при выращивании крупномерных саженцев в школьном отделении формировать у них компактную, хорошо развитую корневую систему путем вертикальной подрезки корней саженцев в школьном отделении за год до их пересадки. Их опыты показали, что лучшим сроком подрезки для сосны крымской является конец июля — начало августа.

Деформация корней саженцев древесных пород при пересадках оказывает существенное влияние на их выживаемость. Сильная деформация вертикального главного корня очень снижает выживаемость сосны. Поэтому Г. К. Незабудкин (1940) рекомендует проводить посадку с заделкой корней — с засыпкой или полужасыпкой (а не защемлением и полужащемлением, при которых происходит большая деформация корневой системы и снижается ее выживаемость).

Междурядная обработка способствует значительному улучшению физических свойств почвы. При глубоком рыхлении междурядий основная масса корней **смещается на значительную глубину**; более интенсивно развиваются мелкие корешки, они дольше сохраняются живыми и деятельными, чем на участках с мелким рыхлением или где рыхление не проводилось вообще (Цветков, 1937). В плодовом лесу, где производится междурядная обработка, обрастающие корни уходят глубже, чем в залуженном саду, где располагаются близ поверхности почвы (Кварацхелиа, 1947). Однако применение этого агротехнического приема без учета состояния развития корневых систем в данный момент может принести непоправимый вред, повреждая значительную часть корневой системы растений. Установив в результате непосредственных наблюдений сосредоточение около 50% мелких деятельных корней большинства древесных и кустарниковых пород в самом верхнем (0—10 см) слое почвы, И. Н. Рахтеенко (1952) высказался против многократного рыхления острыми орудиями в посадках молодых культур, приводящих к повреждению значительной части мелких корней. В. Г. Ротмистров (1939) отмечал, что в отличие от двудольных пропашных культур у злаков при ампутации корни почти не отрастают. По данным полевых опытов W. C. Jacob, R. H. White-Stevens (1940), глубокая культивация, проводимая для удаления сорняков, ограничивает горизонтальное распространение корневых возделываемых культур в поверхностном слое почвы, снижает тем самым рабочую площадь корневой системы и не способствует повышению урожая, а в некоторых случаях снижает его. Опыты В. И. Бондаренко (1962), В. М. Гринева (1962) показали, что кукуруза особенно сильно страдает от повреждений зародышевых корней при культивировании посевов на первых этапах развития. Поврежде-

ние же узловых корней в это время значительного ущерба растениям не наносит, а в период второй-третьей культиваций оно ослабляет развитие растений. В опытах П. И. Заплатина (1963) удаление корней даже пасынков кукурузы вызвало ухудшение развития не только пасынков, но и главного корня.

Необходимость производить междурядную обработку посевов кукурузы с учетом динамики развития корневой системы отмечалось многими исследователями (Божидаревич, 1961; Бондаренко, 1962; Говорухин, 1963; Заплатин, 1963).

В. П. Говорухин (1963) рекомендует междурядную обработку посевов кукурузы проводить от более глубокого первого рыхления (10—12 см) к более мелкому второму (до 8 см) с увеличением ширины защитной зоны возле рядка, чтобы не повредить поверхностные узловые корни. Для обработки защитных зон рекомендуется применять вращающиеся спаренные игольчатые диски ротационных мотыг.

У исследователей нет единого мнения в отношении глубины и последовательности проведения междурядных обработок. Одни авторы во избежание подрезки корней рекомендуют почву в междурядьях рыхлить на небольшую глубину (Даскалов, Колев, 1958) или постепенно уменьшать ее (Говорухин, 1963), другие — постепенно увеличивать глубину рыхления (Моисеев, 1953; Брежнев, 1964).

В. Л. Чешко (1957) на черноземной почве Крымской области в междурядьях на посевах томатов рекомендует один раз за вегетацию нарезать щели глубиной 50—60 см, шириной 0,9—2,0 см, которые улучшают водный режим и способствуют более ускоренному проникновению корней в глубокие подпахотные слои. Согласно исследованиям А. И. Визельмана (1967), постепенное увеличение глубины рыхления междурядий в условиях Львовской области приводило к сильной подрезке корневой системы и снижению урожая томатов. Двукратное окучивание способствовало некоторому повышению урожая плодов.

В последние годы все чаще стали высказываться мнения о необходимости перехода на беспашотное земледелие, о бесполезности для растений частых рыхлений почвы, в том числе и во время ухода за ними. В исследованиях Б. П. Гончарова и П. И. Смородина (1965) на дерново-подзолистых почвах Ленинградской области при уничтожении сорняков симазинном и полном исключении междурядных обработок урожаи зеленой массы кукурузы не снижались.

Поскольку оптимальная влажность почвы является существенным фактором усиления развития корневой системы и повышения продуктивности растений, создание таких условий путем искусственного орошения является важнейшей мерой направленного воздействия на развитие растений.

Полевые опыты с люцерной (Кашкарова, 1938), капустой, луком, томатом (Витте-Пантелеева, 1952), сахарной свеклой (Миро-

нов, 1968), злаковыми культурами (Weaver, 1926; Гафаров, 1940; Петин и др., 1956; Задонцев, Бондаренко, 1965) показали, что редкие поливы с повышенной нормой способствуют более глубокому распространению корней в почве, при частых поливах малыми нормами развивается поверхностная корневая система. Ф. С. Жеан, J. E. Weaver (1924) подчеркивали, что различные виды растений неодинаково реагируют на изменения условий влажности почвы: люцерна и кукуруза реагируют на орошение уменьшением проникновения вглубь и сильным развитием корней в поверхностных горизонтах почвы, а пшеница, картофель и сахарная свекла — значительным углублением корней в более поздние фазы развития.

При поливе дождеванием, как отмечают Г. З. Бияшев и др. (1969), масса корней сахарной свеклы в верхних слоях почвы резко увеличивается, чем при поливе по бороздкам. Однако, по сравнению с дождеванием при бороздковом поливе ветвление корней и углубление боковых корней огурцов в почву бывает сильнее, что дает возможность полнее использовать влагу всего профиля почвы (Буяновская, 1970).

Обстоятельные исследования М. А. Гоголишвили (1978) показали высокую эффективность мульчирования как агроприема в целях повышения урожайности субтропических культур даже в условиях влажных субтропиков. Как утверждает автор, «мульчирование порой оказывает большее влияние на интенсивность роста растений, чем полив» (с. 62). Под мульчирующим слоем образуется густая масса мочковатых корней древесных растений. В. Г. Ротмистров (1939) придавал важное значение окучиванию, способствующему образованию новых придаточных корней. Опыты В. М. Сретенского (1963) показали, что при окучивании и достаточном увлажнении лучше развиваются корни надземных узлов кукурузы и образование на них хорошо развитых корневых волосков.

Окучивание нижних стеблей растений томатов рекомендуется для стимулирования развития дополнительных адвентивных корней в зоне окучивания, что повышает урожай плодов. Проводить его следует одновременно с рыхлением междурядий непременно при влажной почве (Брежнев, 1964; Каплина, 1968 и др.).

Способы размещения растений в посевах и насаждениях играют существенную роль в распространении их корневой системы. Давно замечено, что краевые растения в делянках выделяются более мощным ростом и нетипичным характером развития корневой системы (Bose, Joglekar, 1935; Лихварь, 1938; Савельев, 1960). У краевых растений конопля, по наблюдениям Д. О. Лихварь (1938), и люцерна, по наблюдениям Н. М. Савельева (1960), корневая система имеет асимметричное строение; боковые корни, направленные в сторону от делянки, разрастаются сильнее, чем остальные.

Исследования В. И. Сазанова (1915), J. E. Weaver (1925), Т. К. Pavlychenko (1937), В. Г. Ротмистрова (1939) и других авторов показали существенное влияние густоты посева на характер

развития корневой системы растений. По данным J. E. Weaver (1925), чем гуще посев, тем короче корневая система озимой пшеницы. При посеве подсолнечника с расстоянием между растениями 5, 20 и 80 см главные корни проникли на глубину соответственно на 150, 195 и 240 см, а длина боковых корней составила 30, 93 и 120 см. Автор объяснил это тем, что при широком расстоянии растения лучше освещаются и в корни поступает больше строительного материала от ассимилирующих листьев. При большей площади питания усиливается кущение, образование и развитие вторичных корней многолетних злаковых трав (Байтулин, 1957) и хлебных злаков (Ротмистров, 1939; Красовская, 1947), увеличивается масса листьев и корней сахарной свеклы (Сазанов, 1915), углубление главного корня и разрастание боковых ответвлений у люцерны посевной (Байтулин, 1960). В опытах Д. Д. Боева (1940) корни конопля проникали до глубины 135 см при междурядьях в 45 см против 110 см при междурядьях в 7,5 см и распространялись вширь в радиусе 60 см на глубине 50—60 см при широких междурядьях против 44 см при узких. Повысилась и общая масса корней.

С увеличением плотности посадки плодовых деревьев происходит депрессия развития корней, но возрастает корненасыщенность почвы. В связи с этим в уплотненных посадках рекомендуется повысить дозу и частоту внесения органо-минеральных удобрений (Татаринов, 1976).

А. П. Модестов (1915), изучая влияние глубины заделки семян на развитие корневой системы растений, установил, что чем глубже заделка семян, тем ее рост у овса слабее в начальные этапы развития. Наилучшие условия создает заделка семян овса и льна на глубину 2 см. При глубокой заделке семян проростки имеют ослабленные зародышевые корни и дают меньше питательных веществ и воды, в результате растения растут медленно, долго не затегают почву и быстро заглушаются сорняками (Апрелова, 1970а).

Если семена кукурузы посеять на глубину 12—15 см, то образуется дополнительный ярус подземных узловых корней, и это увеличивает корнеобеспеченность растений. При мелкой заделке семян гречихи адвентивные корни не могут развиваться в сухом слое почвы, они отмирают, что приводит к ослаблению цветения и плодоношения растений. При более глубоком посеве, несмотря на сильное развитие адвентивных корней, всходы получают сильно изреженными (Гриненко, 1947). Если семена на глубине 6—8 см, то наблюдается более мощное развитие корневой системы гречихи, а это обуславливает в свою очередь высокую озерненность (Гриненко, 1947; Елагина, 1967).

Как известно, летние посевы многолетних кормовых трав способствуют повышению их продуктивности. Это экспериментально доказали многие исследователи в самых разнообразных почвенно-климатических условиях нашей страны. Преимущество летних

посевов этих трав И. Д. Колесник (1951), В. М. Рабинович (1951), Кальянов (1952) объяснили тем, что травы за осень успевают хорошо укорениться; это повышает их устойчивость к неблагоприятным условиям зимы, а весной помогает быстро отрастать, глубоко внедряясь корнями в почву до наступления жаркой сухой погоды. Все это благоприятствует мощному развитию корневой системы и в последующие годы жизни многолетних трав. Однако не все авторы связывали повышение продуктивности многолетних кормовых трав при летнем посеве с мощностью развития их корневых систем. Основную причину видели в том, что при летне-осеннем посеве злаковые компоненты травосмеси с осени хорошо кустятся, проходят стадию яровизации и в первый год после перезимовки достигают полного развития (Филатов, 1951).

Условия почвенного питания растений (естественное плодородие почвы, внесение удобрений) существенно влияют на развитие корневой системы. Поэтому применение органо-минеральных удобрений является одним из эффективных средств воздействия на мощность развития корневой системы и продуктивность растений в целом.

Н. А. Качинский (1925), А. Н. Посатовский (1933), И. Н. Бейдеман (19386), В. Е. Казаков (1951), Н. З. Станков (1960), Т. П. Ладонина (1966) и другие авторы утверждают, что на плодородных почвах корневая система растений развивается слабее, чем на менее плодородных.

Н. Леваковский (1868) в опытах с фасолью обыкновенной, кормовыми бобами и другими видами растений в условиях горшечных культур пришел к выводу, что чем плодороднее почва, тем короче основной корень и тем сильнее он разветвлен, при менее плодородной — длиннее основной корень, но менее разветвлен. Усиление ветвления корней растений в зоне внесения удобрений наблюдалось затем в опытах многих исследователей.

В отношении влияния удобрений на развитие корневой системы растений в литературе высказываются до сих пор весьма противоречивые мнения. Широкое распространение получило воззрение, что при недостатке питательных веществ в почве рост надземных органов ослабляется, а корневой системы усиливается (Пстапов, 1934; Бейдеман, 19386; Авдонин, 1940; Демиденко, 1960; Станков, 1960; Шкварук, 1960).

Однако высокое плодородие почвы и внесение удобрений оказывают положительное влияние как на развитие надземных, так и подземных органов растений (Егоров, 1910; Кружилин, 1936; Шкварук, 1960; Смелов, 1966; Столетов, 1969; Демин, 1970 и др.). Но при этом изменяется соотношение надземной и подземной массы, увеличивается отношение надземных органов к корневой массе (Смелов, 1966; Столетов, 1969; Демин, 1970), что свидетельствует об увеличении эффективности работы корневой системы.

Отмечаемое в литературе явление более сильного развития кор-

невой системы возделываемых растений в песчаной почве и слабое развитие в глинистой почве (Рассел, 1955; Станков, 1960), на наш взгляд, сомнительное. Н. З. Станков (1960) связывал это с низким плодородием песчаных почв, когда растения в поисках пищи должны развить корневую систему, а Э. Рассел (1955) связывал с лучшей аэрацией песчаного субстрата.

Еще в опытах М. А. Егорова (1910) с овсом и сахарной свеклой было установлено, что виды удобрений повышают продуктивность как надземной, так и подземной массы, но благодаря еще более интенсивному возрастанию надземной части происходит уменьшение отношения массы корней к надземной. Л. Г. Добрунов (1935) подтвердил это, установив, что на почве, бедной доступными питательными веществами, процент массы корней у конопли, овса, льна выше по отношению к надземной массе, чем на более плодородных и удобренных почвах. По данным А. С. Кружилина (1936), под влиянием удобрений масса корней яровой пшеницы увеличилась в 2 раза, а отношение корней к надземной массе с 24% на неудобренном фоне снизилось до 18% на удобренном.

Постепенно стало выясняться неодинаковое влияние различных видов и форм удобрений на развитие корневых систем растений, несходная реакция различных культур на виды и формы удобрений, ее сортовая специфичность на удобрения, зависимость характера реакции растений на удобрения от условий окружающей среды и в первую очередь от влажности почвы.

Г. П. Добряк (1940) совершенно правильно отмечал, что неучасти в выращивании свеклы связаны с недоучетом характера развития корневой системы. Так, по данным Киргизского опытно-селекционного пункта ВНИС, подкормка наиболее эффективна в первый период роста свеклы, до закрытия междурядий, а в дальнейшем она менее полезна. Изучение динамики развития и характера распространения корневой системы свекловичного растения по фазам показало, что в первые месяцы роста, когда основная активная масса корней размещена в пахотном горизонте, удобрения, внесенные весной под культиватор в рядки при посеве и в подкормку, хорошо используются растениями. С возрастом, а также в связи с подсыханием (хотя бы и периодическим) наиболее активная часть корневой системы смещается в нижние слои подпахотного горизонта, и удобрения, вносимые в поверхностные слои, не могут быть достаточно использованы растениями. Поэтому, когда происходит снижение активности корней, расположенных в верхнем пахотном горизонте почвы, возрастает роль корней, которые находятся в глубоких слоях и более эффективно будут использовать удобрения, внесенные перед основной вспашкой.

Как показали опыты А. Ф. Шемякиной (1957), глубинные запасы азота в засушливые годы улучшают питание пшеницы, поскольку при этом происходит отмирание корней в верхних слоях почвы и растения снабжаются водой и питательными веществами только

из глубоких слоев. В опытах В. И. Сазанова (1913, 1915, 1917) суперфосфат усилил ветвление корней сахарной свеклы в зоне внесения удобрения и не оказал такого специфического воздействия на корневую систему яровой и озимой пшеницы, ржи. В опытах Ф. В. Чирикова, Е. П. Гусева (1927) полное минеральное удобрение усилило образование вторичных корней у проса в большей степени, чем у овса; азотное же удобрение благотворно повлияло на развитие вторичных корней у овса и не вызвало такого эффекта у проса. По данным Н. С. Авдониной (1949), корневая система проса не реагировала на внесение простого суперфосфата, а гранулированный суперфосфат усилил развитие корней. Возможно, это связано и с тем, что корни разных видов растений обладают неодинаковой усвояющей и растворяющей способностью по отношению к различным источникам фосфора (Домонтович, Шестаков, 1927; Красовская, 1928, 1955).

Много утверждений об ослаблении развития корневой системы на фоне внесения азотных удобрений, особенно при их избытке. В вегетационных опытах Н. С. Даниловой (1964а, б; 1965) с кукурузой, томатом, горчицей, конскими бобами, люпином и тыквой азотное удобрение тормозило, а отсутствие азота усиливало рост корней этих растений. Ослабление роста объясняют недостатком ассимилятов на связывание всего поступающего азота, вследствие чего в клетках накапливается аммиак, вызывающий отравление (Прянишников, 1945; Колосов, 1950; Данилова, 1965). Аммиак тормозит функционирование ферментов и при высокой концентрации его происходит ненормальное накопление ауксинов в тканях корня — это и вызывает подавление его роста (Varga, Isoldos, 1963). Возможно также, что избыток азота связывает в больших количествах углеводы и приводит к нехватке последних (Bergmann, 1954; Красовская, 1955) или оказывает осмотическое действие (Passioural, Wet-selaar, 1972).

Однако многочисленные исследования показывают, что азотные удобрения усиливают развитие корневой системы, увеличивают количество мелких ответвлений корня, ее абсолютный вес, вызывают большую мочковатость корневой системы. И. И. Колосов (1950) установил, что азот мало влияет на заложение боковых корней, зато резко усиливает рост в длину нежных боковых сосущих корней. В одном из его опытов применение азота увеличило вес корней проростков ячменя на 50%, число боковых корней — на 80, суммарную длину их — на 653 и поверхность — на 200%. Локальное внесение азота улучшает развитие той части корневой системы, которая находится в зоне внесения удобрения. Имеются даже утверждения о том, что корненасыщенность отдельных слоев почвы находится в прямой зависимости от содержания в ней подвижных форм азота (Зряжевский, 1976).

А. Г. Шевченко, А. А. Казаков (1969) подчеркнули эффективность азотных удобрений при достаточной влажности в верхних

слоях почвы. Но поскольку с увеличением дозы применения азота надземные части растений увеличиваются в значительно большей степени, чем корни, происходит снижение такого показателя, как отношение веса корней к весу надземных частей (Колосов, 1950; Станков, 1964; Лебедев, 1966; Смелов, 1966; Демин, 1970). Таким образом, применение азота способствует более продуктивной работе корневой системы на единицу её массы (Станков, 1964).

В опытах В. М. Davis (1924) с люцерной удобрение суперфосфатом в условиях обильных осадков подавляло развитие корневой системы. И. И. Колосков (1947б, 1950) отмечает такое же действие фосфора на проростках ячменя.

Корни разных растений обладают неодинаковой усвояющей и растворяющей способностью по отношению к различным источникам фосфора (Домонтович, Шестаков, 1927; Красовская, 1928, 1955). Так, корневая система проса не реагирует на простой суперфосфат, а внесение гранулированного фосфата усиливает ее развитие (Авдонин, 1949). На почвах, бедных фосфором, корни растений проявляют сильную реакцию на внесение этого вещества (Golde-waagen, 1933), а на почвах, достаточно обеспеченных фосфором, они на него почти не реагируют (Crist, Weaver, 1924).

В большинстве случаев отмечается усиливающее влияние фосфора на общую мощность корневой системы (Слезкин, 1893; Егоров, 1910; Сазанов, 1913; Сабинин, 1940; Куликова, 1946; Ахромейко, 1949; Станков, 1964), проникновение корневой системы вглубь (Lees, 1924; Gericke, 1939), разрастание вширь (Красовская, 1925а, 1955; Соколов, 1936) и усиление ветвления (Слезкин, 1908; Golde-waagen, 1933; Саксаганский, Агамян, 1935; Bergmann, 1954).

Фосфорные удобрения увеличивают число узловых корней, их массу, углубление в почву и поглощающую поверхность, повышают урожай зерна хлебных злаков (Минина, 1935; Колосов, 1954; Байда, 1966б; Нефедов, Зыкин, 1966; Задонцев и др., 1970). Но высокие дозы суперфосфата вызывают сильный некроз кончиков листьев, уменьшают вес надземной массы и корней растений (Bhatti, Lone-gagan, 1970).

Вызывает интерес эффективность совместного применения азота и фосфора. W. G. Duncan, A. S. Ohlrogge (1958) изучали характер воздействия азотных и фосфорных удобрений на развитие одного, отдельно размещенного в градуированных цилиндрах, узлового корня кукурузы. Цилиндр наполняли почвой, добавляли азот и фосфор по отдельности и в смеси. При внесении азота (сульфат или нитрат аммония) вместе с фосфатом развивалась масса тонких шелковистых корней. Корни развивались намного хуже, если вносили только фосфат. Присутствие полосы азота выше или ниже полосы фосфата, когда их разделял достаточный слой почвы, чтобы избежать смешения с помощью диффузии, оказывало незначительное влияние на развитие корней в обеих полосах. Корни почти не развивались при добавлении сульфата или нитрата аммония.

В опытах Ф. П. Губенко (1973) азотно-фосфорное удобрение способствовало более глубокому проникновению корней табака в почву, сильному разрастанию корней в стороны от растения. Но рост надземных органов при этом протекал значительно интенсивнее, чем корней.

Вероятно, эффективность совместного применения азотно-фосфорных удобрений связана с тем, что мобилизация фосфора зависит от степени обеспеченности растений азотом (Туева, 1960). При недостатке азота в растении происходит снижение содержания общего фосфора, главным образом за счет органических его форм, замедляется передвижение фосфора из корней в надземные органы (Зуев, Голубев, 1962).

Калий действует специфично на развитие корневой системы растений, что проявляется в усилении ветвления корней (Колосов, Теумин, 1941; Куликова, 1941—1946; Колосов, 1950, 1962; Красовская, 1955; Hackett, 1968). Калий в противоположность азоту увеличивает в большой степени массу корней, чем массу надземных частей (Куликова, 1941—1946; Колосов, 1947б, 1950, 1962; Красовская, 1955; Задонцев и др., 1970).

В процессе формирования корневой системы, как отмечает И. В. Красовская (1955), действие калия и азота взаимодополняется: калий способствует росту основных тяжей в длину и заложению боковых корней, а азот усиливает рост заложившихся боковых корней. Совместное действие обоих элементов способствует увеличению активности поглощающей поверхности корневой системы. Н. З. Станков (1964) считает, что калий оказывает депрессивное действие как на надземную массу, так и на корневую систему. Возможно, это связано и с тем, что поверхностное внесение удобрений, особенно калийных, повышает концентрацию солей в верхнем слое почвы, что само по себе неблагоприятно отражается на развитии корневой системы. Поэтому рекомендуется запахивать калийное удобрение. В составе большинства калийных удобрений содержится много сопутствующего хлор-иона, который отрицательно влияет на растение (Удовенко, 1966).

Наибольший эффект дает внесение полного минерального удобрения (Егоров, 1910; Авдонин, 1939; Красовская, Вуколова, 1939; Боев, 1940; Сакало, 1941; Приймак, 1952), которое оказывает сильное локальное воздействие на рост корней в зоне их внесения (Лихварь, 1938; Красовская, Вуколова, 1939; Боев, 1940). Положительный эффект в этом случае, очевидно, связан с тем, что при этом часто восполняется недостаток какого-либо из основных элементов в почве. Полное минеральное удобрение увеличивает количество вторичных корней у хлебных злаков (Шевченко, Казаков, 1969; Балык, 1970, 1971; Городний и др., 1971), а также мощность как зародышевых (Иванов, Шевченко, 1966; Балык, 1971), так и вторичных корней (Иванов, Шевченко, 1966), усиливает ветвление корней сельскохозяйственных растений и расширяет их радиус захвата

(Боев, 1940), способствует увеличению поглощающей поверхности корней и коэффициента их продуктивности (Станков, 1964; Мосин, 1971б), усиливает рост корней и глубину их проникновения в почву (Боев, 1940; Бакалдин, 1966; Балык, 1970), увеличивает массу корней (Станков, 1964) и их объем (Турапов и др., 1973), повышает запасы углеводов в корнях у многолетних растений (Бронзова, 1940), усиливает развитие микроорганизмов в ризосфере (Гилис, 1961).

Микроэлементы тоже играют очень большую роль в развитии и функциональной деятельности корневой системы растений.

У *Lycopersicon esculentum*, выращенного в питательном растворе в теплице, в опытах Е. Т. Eltinge, Н. S. Reed (1940) типичные симптомы цинковой недостаточности проявились в виде наростов на корнях и неравномерном распределении волосков. Корни имели четковидную форму. Наросты были покрыты пучками в основном сильно искривленных корневых волосков. Отмечена тенденция к образованию боковых корней на этих утолщениях. Кончик главного корня зачастую отмирает, и вблизи отмершего кончика пробивается пучок боковых корней с признаками цинковой недостаточности. Они состоят главным образом из увеличенных клеток и имеют некротические пятна. При проведении соответствующих тестов в вакуоли обнаружено несколько аномальных продуктов метаболизма. Таннин, оксалат кальция и жиры присутствовали в ненормально больших количествах, тогда как крахмала не было, это указывает на очень серьезные нарушения обмена веществ клетки.

Недостаток в почве Са тормозит рост корня (Lundegårdh, 1932; Lee e. a., 1976), вызывает потемнение и разрушение оболочек клетки, ослизнение корней (Домонтович, 1923; Cormack, 1935; Колосов, 1962). Кальций входит в соединение с пектиновыми веществами, пропитывающими оболочки молодых клеток корня и придающие им прочность (Cormack, 1935).

Благотворное влияние извести на рост растения в целом и развитие корневой системы связано не только с ее выщелачивающим свойством, поглощением и нейтрализацией свободного CO_2 , но и с тем, что известь является источником кальциевого питания (Вергтапп, 1954). Соли кальция играют важную роль в процессе корнеобразования и наряду со стимуляторами возбуждают клеточное деление. Н. Sorokin, A. L. Sommer (1940) при остром дефиците кальция наблюдали в корнях гороха нарушение митоза, появление полиплоидных ядер, двухъядерных клеток, снижение устойчивости к заражению микроорганизмами.

Литературные данные свидетельствуют, что выращивание сахарной свеклы снижает в почве содержание Zn в такой степени, что чувствительные к нему культуры (такие, как кукуруза, бобы) испытывают цинковое голодание. Полевые опыты в штате Вашингтон показали, что после 3-летнего возделывания сахарной свеклы без внесения Zn у кукурузы проявляется отставание в росте и хло-

роз, а у сорго этого не наблюдается. Внесение Zn снижало цинковое голодание у кукурузы; если на поле оставляли ботву сахарнойной свеклы, оно проявлялось слабо.

По данным Д. А. Сабинина (1940), бор, так же как и кальций, не передвигается вниз по флоэме, и поэтому недостаток этого элемента быстро сказывается на развитии корней. При отсутствии в питательной среде бора уже через 2 дня наблюдается нарушение меристемы точек роста и камбия, прекращается рост боковых корешков, а впоследствии поражается флоэма и ксилема, нарушаются ростовые процессы и передвижения веществ (Warington, 1926; Sommer, Sorokin, 1928; Школьник, 1950).

По стимулированию корнеобразования на гипокотильях, как отмечает Е. S. Humphries (1961), бор напоминает индолилуксусную кислоту, но индолилуксусная кислота и бор действуют по-разному: первая необходима для стимулирования активности меристемы, в то время как второй влияет не на образование, а на рост корней. Гипокотили, выращенные в средах с недостаточным количеством бора, развивают корневые зачатки, которые затем не превращаются в корни.

Кукуруза более чувствительна к недостатку бора, чем ячмень, рожь и пшеница. Это тормозит деление клеток в меристеме, ослабляет дифференциацию клеток, корни становятся уродливыми (Kogonowski, 1961). Бор улучшает рост, повышает активность дыхания корня и солеустойчивость растений (Бойко, Розорителева, 1961).

Г. А. Танашева (1940) наблюдала стимулирующее воздействие на развитие корневой системы кукурузы, марганца, меди, стронция в условиях водной культуры. В опытах В. Cartwright, E. G. Hallsworth (1970) недостаток меди резко ослаблял развитие верхушки клубеньков клевера подземного (*Trifolium subterraneum*), снижал интенсивность дыхания клубеньков и содержание в них бактериоидов, увеличивал количество крахмала и понижение активности дыхательных ферментов, что не могло не отразиться на кислородном потенциале вблизи бактериоидов и фиксации атмосферного азота.

Е. Н. Ратнер, И. И. Колосов (1954) отмечают особенно эффективное воздействие молибдена на развитие корневой системы. Кроме того, он способствовал лучшему развитию азотобактера в ризосфере и стимулировал образование клубеньков на корнях бобовых.

Еще в прошлом столетии на основе своих опытов с чередованием слоев разных бесплодных субстратов с плодородной почвой или с веществами, богатыми перегноем, И. Ф. Леваковский (1868) установил общее и сильное локальное воздействие органических веществ на увеличение мощности корневой системы, в особенности интенсивности ветвления. В дальнейшем эти положения были подтверждены и углублены результатами многочисленных опытов.

Эффективность воздействия органических удобрений в сочетании с минеральными очень высока. Интересны в этой связи убедитель-

тельные результаты по развитию корней плодовых культур, полученные А. К. Приймак (1951).

Органо-минеральные удобрения способствуют мощному росту корневой системы растений не только в удобренном, но и в нижних горизонтах почвы; этим достигается охват значительно большего объема почвы, лучшее обеспечение влагой и питательными веществами, что в конечном итоге обеспечивает высокий урожай (Наливкин, 1941; Золотов, 1954; Листопадов, 1956; Добрынин, 1958; Тарановская, Каганова, 1963).

Общеизвестно весьма благоприятное влияние на продуктивность растений компостов. Исследования П. А. Власюк (1961) показали, что эффективность применения компостов обусловлена не только содержанием в них питательных минеральных веществ, но и наличием витаминов группы В₁, ауксинов и антибиотических органических веществ. Однако в литературе существуют и противоположные мнения в отношении влияния органических удобрений на корневую систему растений. Так, С. В. Sayre, A. W. Clark (1935) считали, что многие органические удобрения вредны и для семян, и для корней растений; они сильно стимулируют развитие паразитических организмов, повреждающих корни, и содержащиеся в них аминокислоты и растворимые пептиды сами по себе угнетают развитие корней.

Несогласованность мнений в отношении характера влияния удобрений на развитие корневой системы объясняется многими причинами: специфичностью действия не только разных видов удобрений, но и различных форм одного и того же вида удобрений; видовой и сортовой специфичностью реакции корневой системы растений на удобрения; зависимостью эффективности удобрения от влажности почвы и степени плодородия; сроков и дозы их внесения; различным подходом к оценке мощности развития корневой системы и многими другими методическими погрешностями.

Каждая культура в силу своих биологических свойств и специфики применяемой агротехники производит определенные изменения физико-химических свойств почвы. Эти изменения оказывают существенное влияние на развитие последующих культур, в том числе на особенности роста, развития и распространения в почве их корневой системы. Широко известен факт повышения плодородия почвы после бобово-злаковой травосмеси и благоприятное влияние на урожайность последующих культур и оборота пласта многолетних трав.

Давно замечено снижение плодородия почвы после возделывания сорго. В. D. Wilson, J. K. Wilson (1928) считают, что вредное последствие сорго может быть связано с относительной быстрой окисления корней в почве. Этот процесс обычно сопровождается увеличением количества почвенных микроорганизмов, усилением поглощения нитратного азота и, возможно, приводит к обеднению почвы доступным азотом.

С деятельностью и химическим составом корней растений связано не только взаимовлияние компонентов в смешанных посевах, но и последствие культур. Нами выше отмечались факты снижения урожайности кукурузы при возделывании ее после сахарной свеклы в результате цинкового голодания. В условиях орошаемого земледелия юго-востока Казахстана посев кукурузы после сахарной свеклы, выращиваемой в течение 2—3 лет, тоже приводит к резкому уменьшению урожая зерна, несмотря на богатый предшествующий агрофон. Это вызвано резким недоразвитием корневой системы, узким отношением величины N:P (1:2) в пасоке и снижением функциональной деятельности корней кукурузы, посеянной после сахарной свеклы (Бобрышева, Амантаев, 1966), ингибированием развития поглощающей поверхности, поступления и синтеза азотистых соединений. При посеве по пласту люцерны освоение пахотного горизонта корнями кукурузы бывает более полным, чем после сахарной свеклы; отношение N:P пасоки составляет 4:1, что приводит к повышению урожая зерна. Если по сахарной свекле у одного растения кукурузы (двойной междлинейный гибрид ВІР-156) насчитывается до 42 узловых корней, то после люцерны — до 66 (Бобрышева, 1966).

Подрезка побегов плодовых деревьев и декоративных кустарников для формирования кроны, скашивание, выпас скота и пасынкование, так же как и подрезка корней при рыхлении междурядий, выкопка и пересадка растений, нарушая установившиеся соотношения между побегом и корневой системой, безусловно, существенно влияет на развитие растений, в том числе и его корневой системы.

Давно известно, что сильная обрезка ветвей яблони значительно задерживает рост ее корней (Natton e. a., 1923).

В опытах J. T. Spencer (1941) растения кукурузы, у которых было задержано плодоношение, имели густую корневую систему благодаря обильному росту боковых корней. Корни у этих растений были более и свежее по сравнению с контрольными. При подрезке корней рост боковых усиливался на 28%, при задержке плодоношения — на 82%, а при комбинации этих воздействий — на 130%.

При частом и низком скашивании, сильном стравливании многолетних трав, скашивании до цветения происходит сильная дегенерация корней. Как показали эксперименты N. T. Nelson (1925), проведенные в Канзасе и Висконсине (США), частое скашивание люцерны в начале цветения или бутонизации может быть очень пагубным для травостоя и урожая, ослабляет рост корней. Корни растений, которые скашивали в фазе полного цветения, были на 94,2% больше по сравнению с корнями люцерны, которую убирали в начале цветения или бутонизации. Часто скашивание люцерны на ранних стадиях развития растений уменьшает содержание запасных веществ в корнях, что влечет замедленное отрастание после

скашивания и ослабление роста корней, а в конечном итоге приводит к снижению урожая сена, засорению травостоя сорняками.

Как утверждает П. И. Бондаренко (1961), И. Комов первый обратил внимание (еще в конце XVIII столетия) на лучший рост корней после поранения. Затем А. Соссюр обнаружил, что растения с подрезанными корнями поглощают из раствора питательных веществ в 2–3 раза больше, чем такие же растения без подрезки корней. Поэтому предпринимали попытки таким путем увеличить корнеобеспеченность растений.

Изучение влияния подрезки корней на рост и развитие растений сахарной свеклы, проведенные на Украине, показали, что подрезка стержневого корня очень сильно влияет на разрастание боковых корней. Установлено, что в условиях достаточной влажности и наличия питательных веществ в верхних горизонтах почвы подрезка стержневого корня может оказаться эффективным агротехническим приемом (Сірик, 1938, 1939). Сочетание этого приема с подкормкой в полевых опытах Т. Т. Демиденко (1959, 1960) повысило урожай сахарной свеклы и подсолнечника.

При вегетативной подрезке корней пшеницы и других культур активизируется развитие растений, к местам разрыва притекает большое количество пластических веществ. У пшеницы при подрезке корней в фазе 3 листьев вторичные корни начинают появляться на второй же день и к моменту появления узловых корней у контрольных растений (через 5 дней); общее количество корней подопытных растений в 2 раза больше, чем у контрольных. Подрезка корней приводит к увеличению числа плодоносящих органов и повышению урожая (Бондаренко, 1961). При подрезке кустов в полевых опытах путем подкорневого рыхления посевов рыхлителем-подкормщиком разные сорта пшеницы развивались интенсивнее, повысилась продуктивная кустистость, длина колоса, абсолютный вес зерен, и в конечном итоге прибавка урожая составила около 4,5 ц/га (Бондаренко, 1962).

Подрезка корней, как отмечают многие исследователи, будет более эффективной, если проводить ее вовремя и правильно. Поврежденные корни плодовых и ягодных растений обладают способностью хорошо регенерировать на обрезках уже в первый год после их повреждения. Одним из основных факторов, влияющих на степень регенерации, являются сроки повреждения корней, связанные с различным состоянием растений в целом (Воронова, 1973). В. А. Колесников (1952) установил, что у плодовых деревьев наибольшая интенсивность отрастания корней наблюдается после обрезки их перед наступлением периода «большого роста». То же самое наблюдала З. П. Желобова (1958) при подрезке корней леспецины сибирской и березы бородавчатой.

При механическом повреждении корней картофеля в раннем возрасте регенерация их протекает быстрее, чем при повреждении в поздние этапы развития. В этом случае стимулируется развитие

растений, активизируются физиологические процессы, увеличивается потребление веществ (Мосин, 1971в; Мосин, Шафранов, 1971а, б).

В опытах Е. А. Бабакишевой (1966) ячмень отрицательно реагировал на подрезку корней и глубину их проникновения. У кукурузы, подсолнечника, кормовых бобов, люпина и фасоли подрезка способствовала увеличению веса, общей протяженности корней и глубины их проникновения в почву. У подсолнечника, бобов и люпина значительно изменился габитус корней при подрезке, сильно ветвились боковые корни, и они проникли в почву глубже, чем стержневой. Подрезка корней способствовала увеличению подачи пасоки, собранной за час с контрольных растений подсолнечника, люпина и кормовых бобов, соответственно было 0,7—0,8, 0,4—0,6 и 0,6—0,7 мл, а у растений с подрезанной корневой системой — 1,2—0,9, 0,7—0,8 и 0,8—0,9 мл. В 1 мл пасоки контрольных растений количество общего азота составляло у подсолнечника 0,319, люпина — 0,4003 и кормовых бобов — 0,312 мг, у опытных же растений — 0,358, 0,4262 и 0,375 мг соответственно. В естественных условиях под влиянием многих отрицательных факторов происходит обычное отмирание значительного участка корня. Явление восстановления путем образования вблизи отмершего участка новых боковых корней, замещающих отмершие, М. С. Шалыт (1960) неудачно назвал «вторичным ростом корней». Отмирание части корней под действием неблагоприятных условий и последующее отрастание замещающих их ответвлений следующего порядка — широко распространенное в природе явление — свидетельствует, по мнению М. С. Шалыт (1960), о значительной пластичности корневой системы.

В связи с тем, что степень снабжения растений водой, элементами минерального питания и рядом продуктов первичного синтеза, а также устойчивостью растений во многом зависят от мощности развития корневой системы. Уже давно изыскиваются возможности стимулирования роста ее более легким, чем механическое повреждение, методом.

Как известно, важную роль в процессе роста играют гормональные и ингибиторные соединения, которые не только регулируют рост, но и проявляют формообразовательное действие. Поэтому большое внимание обращалось на изучение действия как природных, так и синтетических ростовых веществ на корневую систему растений.

Ж. Вонпег (1938, 1940) изучал потребность в органических ростовых веществах отдельных корней *in vitro* в искусственной среде ряда видов растений и установил, что изолированные корни люцерны клевера и хлопка нуждаются в добавке тиамина (витамина В₁) и никотиновой кислоты для лучшего роста. Добавление витамина В₆ не оказывало стимулирующего действия на рост. Для изолированных корней дурмана обыкновенного (*Datura stramonium*)

и подсолнечника необходимы добавки витаминов В₁ и В₆ и никотиновой кислоты. Изолированные корни моркови испытывают потребность в витамине В₁, В₆, а добавление никотиновой кислоты не оказывало стимулирующего действия на рост. Определенные корни томатов (пять сортов) успешно росли в средах, содержащих витамины В₁ и В₆ и добавление никотиновой кислоты оказывало стимулирующее действие на рост их корней.

Установлено, что корни не способны синтезировать витамин В₁ и не растут без снабжения этим витамином (Уайт, 1949). Е. Goldberg (1938) изучал реакцию капусты на применение индолилуксусной кислоты. Пастой, содержащей 30 мг ИУК на 1 г ланолина, обрабатывали проростки капусты, у которых были удалены первые междоузлия. На применение пасты капуста сразу ответила увеличением клеток под срезом, затем следовало быстрое деление клеток в лучах, флоэме, паренхиме и эндодерме. Корневые зачатки появлялись в пролиферируемых клетках лучей и флоэмы, и их апикальные гистогены были видны через 144 ч.

Известно, что усиление вакуолизации связано с ростом клетки. В опытах Е. С. Cocking (1962) кинетин не увеличивал скорость образования вакуолей, а хелаты и некоторые антибиотики, подобно индолил-3-уксусной кислоте, ускоряли образование вакуолей и усиливали протоплазматическую активность изолированного протопласта корней сеянцев томата. Автор полагает, что кинетин оказывает очень незначительное влияние на расширение клеток, а в основном усиливает их деление.

В опытах С. А. Айвазян и др. (1966) продолжительная обработка (до 24 ч) семян пшеницы стрептомицином в концентрации 50 ед/мл несколько увеличивала высоту растения, длину и количество корешков. С повышением концентрации стрептомицина эти показатели снижались.

Отмечено стимулирующее действие на рост корней бензалпенициллина в низких концентрациях (Cocking, 1962), кинетина (Torgey, 1962), тиомочевины (Lee, Hackett, 1976) и других ростовых веществ.

При обработке гиббереллином растений в первую очередь резко усиливается рост надземных органов, а у корней он начинает отставать, и лишь в более поздние фазы развития, когда увеличивается общая площадь листьев, усиливается и рост корня. Стимулирующее действие гиббереллинов на увеличение веса корней сказывается в меньшей мере, чем на накопление надземной массы, но усиливает способность корней к поглощению питательных веществ (Чайлахян, 1963).

L-нафтилуксусная кислота стимулирует корнеобразование на черенках древесных растений (Комиссаров, 1938, 1946; Чайлахян, Турецкая, 1942), стимулирует увеличение числа зародышевых корней у пшеницы (Красовская, Шустова, 1949).

В опытах О. Kandler (1953) натриевая соль 2,4-Д в concentra-

ции 10^{-5} М задерживала рост корней кукурузы в длину, увеличение сухого вещества, вызывала деформацию корней, активизировала деятельность перикцикла, в результате чего происходило образование многочисленных зачатков боковых корней, которые обычно не развивались. Токсическое действие 2,4-Д на корни растений отмечают многие исследователи (Stevens e. a., 1962). Парабензохинон (ПБХ) даже в малой концентрации вызывает прекращение роста корня лука.

М. Я. Березовский, Р. П. Раджиева (1965) отмечают угнетающее действие симозина на вегетативные органы овса, уменьшение размера его корней, особенно сильно молодых.

ПОГЛОТИТЕЛЬНАЯ ФУНКЦИЯ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ

Поглотительный процесс — один из важнейших в жизни высших автотрофных растений: с ним тесно связаны водообеспечение и поступления питательных веществ в тело растения. Поэтому не будет преувеличением сказать, что производительность растений во многом зависит от поглотительной функции корней.

Растения способны поглощать все химические элементы, встречающиеся в земной коре. Но соотношение поступающих в корни веществ зависит от ряда факторов — содержания их в почве, от водно-физических свойств почвы и природы самого растения. Например, в одних и тех же условиях корни гороха поглощают калия в 3 раза больше, чем натрия, а корни пшеницы — в 20 раз.

Некоторые растения способны накапливать много кремния, золота, лития и других элементов. Содержание титана в *Fucus spiralis* превышает его количество в морской воде в 10 000 раз, а в *Laminaria digitata* — в 120 раз. Последняя может накапливать йод до 0,3% при концентрации его в морской воде менее 0,0001%. Алюминий во многих растениях встречается в сравнительно малом количестве, хотя почва им очень богата; довольно хорошо накапливают его плауны.

Растения обладают высокой избирательной способностью по отношению к ионам, даже близким по своим физико-химическим свойствам. Например, у морской водоросли валонии (*Valonia*) содержание натрия в 5—6 раз меньше, а калия в 44 раза больше, чем в окружающей морской воде. У пресноводной водоросли нителлы (*Nitella*) количество натрия больше, чем в окружающей воде, в 66 раз, а калия — в 1160, PO_4 — в 1800 раз.

Все эти факты свидетельствуют о способности растений избирательно поглощать из окружающей среды необходимые для своего роста и размножения питательные вещества.

Первые сведения о механизме поглощения веществ растениями привел М. Dutrochet (1837). Он считал, что вода и растворенные

в ней минеральные вещества проникают в клетки через поры протоплазматических перепонок путем диффузии до тех пор, пока концентрация этих веществ внутри не сравняется с концентрацией в окружающем растворе.

Однако диффузионная теория поступления и передвижения ионов в растениях встретила обоснованное возражение. Ведь диффузия направлена от больших концентраций веществ к меньшим. В растениях же концентрация растворимых веществ гораздо выше, чем в почве и поступление ионов в клетки корня протекает часто против градиента концентрации (Epstein, Hagen, 1952; Jackson *et al.*, 1962).

Развитие физической химии в XIX в. послужило толчком к появлению новых гипотез. W. Pfeffer (1886) и De Vries (1885) полагали, что наружный, пограничный с воздухом, и внутренний, пограничный с клеточным соком, слои протоплазмы имеют иное строение и свойство проницаемости, чем срединная толща. Эти пограничные слои (известные как «плазмолемма» и «тонопласт») хорошо пропускают воду и совершенно непроницаемы для растворимых в воде органических веществ типа сахаров и аминокислот. Изучая проникание воды и растворенных в ней веществ через перепонки, W. Pfeffer развил представление о клетке как осмотической системе и способствовал развитию диффузионно-осмотической теории проникания веществ, которая долгое время была господствующей. Эта теория рассматривала поглощение веществ клетками не как биологическое, а как чисто физическое явление.

E. Overton (1897) на основе наблюдаемой в его опытах зависимости скорости проникания основных анилиновых красок в клетки растений от их растворимости в липоидных веществах, подобных лецитину и холестерину, пришел к выводу, что этот процесс происходит путем растворения веществ в липоидных компонентах протоплазматической мембраны.

Согласно липоидной теории, имеющей довольно много сторонников, липоидные вещества благодаря своим свойствам понижать поверхностное натяжение концентрируются на поверхностных слоях плазмы клеток.

W. Osterhaut (1933, 1940) на основе своих модельных опытов с гваеколом и растительными клетками также пришел к заключению, что протоплазма клеток окружена слоем липоидных веществ толщиной в несколько молекул.

Весьма примечательно, что E. Overton (1897) объяснял проникновение в клетку нерастворимых в жирах веществ активной деятельностью протоплазмы. По этому поводу Р. К. Саляев (1969) считает: именно E. Overtonу принадлежит мысль об активном переносе веществ, который зависит от деятельности живой протоплазмы. Поэтому неправильно связывать имя E. Overтона только с созданием липоидной теории и игнорировать его интересную гипотезу, не оцененную современниками, но, по существу, заложившую

основу современных представлений об активном поглощении веществ.

Эта гипотеза в отличие от диффузионно-осмотической рассматривала раздельно поглощение воды и растворенных в ней веществ и в проникновении веществ через поверхностные слои протоплазмы придавала важное значение быстро протекающим химическим процессам.

Липоидная теория по сравнению с диффузионно-осмотической явилась значительным шагом вперед. Но последователи этой теории, предав забвению ряд оригинальных мыслей ее основателя, которые вошли в основу современного представления об активном поглощении веществ, развили эту теорию односторонне: они объясняли сложный процесс поглощения веществ живыми клетками только химическим взаимодействием их с липоидными веществами поверхностного слоя плазмы. При этом не учитывалась роль адсорбции, не объяснялось, как совершается передвижение веществ из одной клетки в другую внутри организма и не анализировалось, почему некоторые хорошо растворимые в липоидах основные краски проникают слабо или почти не проникают в клетку.

На основе данных о проницаемости искусственных и животных мембран W. Ruhland, G. Hoffman (1925) развили ультрафильтрационную теорию: строение протоплазматической оболочки подобно тонкому сити, через которое вещества проникают в клетку, если размер их позволяет пройти через мельчайшие поры поверхности протоплазмы. По сравнению с липоидной теорией, ультрафильтрационная была сугубо механической, отвергала активное участие протоплазмы в процессах поступления, а основным условием поглощения считался размер молекул и возможность их продвижения сквозь мельчайшие поры поверхности протоплазмы.

Работы Д. А. Сабина (1940, 1955) и А. И. Опарина (1951) показали, что молекулы в пограничных слоях плазмы располагаются особо, с определенной ориентировкой их к поверхности и тесным взаимодействием между собой; наличие же между ними пор, через которые вещества могли проникать в клетку, совершенно исключается.

Кроме того, как известно, ионы и молекулы неорганических солей, ряда органических и красящих веществ, с примерно равными размерами, проникают в живые клетки с разной скоростью. Иногда размер молекул веществ бывает больше диаметра той мембраны, через которую они проникают. Например, установлено поглощение растениями в стерильных культурах таких органических веществ, как аминокислоты, фитин и др. (Шулов, 1913; Петров, 1916), с очень большими размерами молекул. Все эти факты нельзя объяснить с позиции ультрафильтрационной теории, они убедительно свидетельствуют о том, что проницаемость веществ определяется их физико-химическим взаимодействием с компонентами поверхностного слоя.

Если липоидная теория Е. Овертона о проникании веществ в клетки придает важное значение химическому растворению веществ в липоидных компонентах поверхностных слоев плазмы и ее жизнедеятельности, то ультрафильтрационная теория В. Рулонда совершенно отрицает роль жизнедеятельности для проникания веществ в живые клетки и по существу основывается на диффузионно-осмотической теории.

Исходя из наблюдаемого параллелизма в скорости проникания веществ в клетки с их растворимостью в оливковом масле с водой, на основе принципов липоидной и ультрафильтрационной теории R. Collander (1937, 1939) развил представление о протоплазматической поверхностной оболочке как о липоидно-мозаичном фильтре. Согласно этому представлению, межмицеллярные и интермицеллярные поры липоидной фазы заполняются водной фазой, в результате чего плазмменные мембраны представляются как избирательные растворители и как молекулярные сита.

Открытие явления адсорбции способствовало развитию представлений об адсорбционном характере поглощения веществ растениями. Основатель этой теории I. Traube (1928, 1933), однако, весь сложный процесс поглощения веществ растениями свел к электростатическому адсорбированию их наружными пограничными слоями плазмы. А. Ostwald и G. Dewoscheck (1910) установили, что катионы минеральных солей связываются с тканями растений адсорбционным путем в виде ионов. По Д. Шушак (1915), вещества из растворов растений попадают благодаря электростатическому притяжению и адсорбированию ионов на поверхности корней. Поглощение минеральных солей происходит в виде отдельных ионов, а не целых молекул. При этом между солью и составными частями клетки образуются непрочные химические соединения (Stiles, Kidd, 1919; Lemanczyk, 1926; Lundegardh, 1932; Jenny, 1936). Притом Н. Devaux (1932) установил обменный характер адсорбционного процесса поглощения катионов тканями растений.

Благодаря работам Д. И. Сабина и И. И. Колосова (1935) и в особенности обширным экспериментальным исследованиям И. И. Колосова (1936, 1939а, в, 1940, 1945) убедительно доказано, что первоначальный этап поглощения корнями ионов из внешней среды имеет обменный адсорбционный характер, при котором вначале происходит адсорбция ионов поверхностью корня, а затем обмен адсорбированного иона на какой-либо другой ион поверхностного пограничного слоя протоплазмы. Адсорбционно связанные ионы вступают в химическое взаимодействие с веществами поглощающей поверхности корней и образуют различные химические соединения.

Как отмечают R. L. Smith и A. Wallace (1956), природа свойств катионного обмена корней физическая; она характерна для корней как живых, так и неживых, как для метаболически активных, так и неактивных.

По мере накопления фактического материала активная роль клетки в поглощении веществ становилась все более очевидной. Активное поглощение веществ клетками корня стало привлекать к себе внимание благодаря исследованиям G. Briggs (1930), который пытался связать поглотительную функцию корней с активностью их дыхания. Как отмечает Н. Г. Потапов (1967), «впервые на наличие взаимосвязи дыхания и поглощения минеральных элементов обратил внимание Варбург» (с. 48). Затем G. Briggs (1930), основываясь на решающей роли обменной адсорбции в поступлении питательных веществ в живую клетку, развил представление, что непрерывно образующиеся в организме конечные продукты дыхания (ионы H^+ , HCO_3^-) являются обменным фондом.

В процессе жизнедеятельности клеток растений (в процессе дыхания) во всех клетках непрерывно образуются ионы H^+ и HCO_3^- , которые передвигаются в поверхностные слои протоплазмы корневых волосков и служат обменным фондом при поглощении ионов минеральных солей из почвы. Адсорбция катионов (K^+ , Ca^+ , Mg^{++} и др.) происходит в обмен на ион H^+ , а анионов (NO_3^- , H_2PO_4^- , SPO_4^- , PO_4^{---} и др.) — на ион HCO_3^- .

В многочисленных экспериментальных работах установлена связь между активным поглощением ионов минеральных солей с дыханием тканей растений; условия, активизирующие дыхание (лучшая аэрация, внесение глюкозы в питательный раствор и повышение t°), вызывают увеличение поглощения веществ; в то время как условия, ухудшающие дыхание, вызывают уменьшение поглощения веществ. Например, 2,4-динитрофенол, ингибируя дыхание корнями ячменя (Beever, 1953; Newcomb, 1950), ухудшает поглощение H_2PO_4^- и HPO_4^{--} (Hopkins, 1956).

Следовательно, в поглощении веществ корнями растений из почвы важная роль принадлежит протоплазме. Поглощенные извне вещества вступают в связь с веществами протоплазмы и претерпевают соответствующие превращения, входя в состав вновь синтезированных веществ (Jacobson, Overstreet, 1947; Osterhout, 1950; Robertson, 1951; Epstein, Hagen, 1952).

Многие исследователи (Steward, 1937; Steward, Preston, 1941; Steward e. a., 1943b) выявили наличие связи поглощения веществ с синтезом белка и установили, что условия, благоприятствующие синтетической деятельности ткани, способствуют и поглощению вещества.

Как показали классические исследования Д. А. Прянишникова (1945) по азотистому обмену в растениях, усвоение разных форм азота растениями зависит от содержания в них углеводов. Растения, богатые углеводами, больше поглощают NH_4 , а бедные углеводами — NO_3 .

Д. А. Сабинин (1940) высказал идею, что двигателем эндосмоса питательных веществ в корне является связанная в листе энер-

гия солнечного луча и что поглощение и передвижение веществ корнем служит звеном круговорота элементов в растении. Такая трактовка процесса передвижения веществ, базирующаяся на взаимодействии адсорбированных веществ с компонентами протоплазмы, как отмечает Н. Г. Потапов (1962), была новой, оригинальной. Затем усилиями ряда исследователей (Jacobson, Overstreet, 1947; Epstein, Hagen, 1952; Epstein, 1953) была разработана теория лабильных акцепторов, которая связала в единую цепь процессы первоначальной адсорбции ионов на поглощающей поверхности клеток корня и дальнейшего передвижения внутрь этих клеток и от клетки к клетке.

Как отмечают Е. Epstein, С. Е. Hagen (1952), процесс поглощения веществ корнями растений влечет за собой образование и разрушение промежуточного неустойчивого комплекса (MR)—иона металла (M)—с метаболически образуемым связующим соединением или носителем (R). По А. S. Crafts, Т. С. Broyer (1938), существует общая полярность в пути от поглощающей поверхности корней до проводящей системы. Большое значение здесь имеет движение протопласта и сообщение соседних протопластов при помощи плазмодесм, благодаря чему становится возможным переход свободных ионов, возникающих в процессе метаболизма клетки (диссимиляции), из одной клетки в другую. Если соседние клетки, расположенные ближе к центру, благодаря малой обеспеченности кислородом будут обладать меньшей метаболической активностью, меньшей емкостью поглощения, меньшей способностью удерживать вещества, то свободные ионы из соседней периферийной клетки должны поступать путем диффузии.

Активное поглощение — это передвижение ионов через мембрану с затратой энергии, выделяющейся в процессе обмена веществ. Большинство гипотез активного поглощения «включает обратимое связывание ионов компонентами мембраны, действующих как «переносчики» (Сатклифф, 1964, с. 59). В основном предложены пять гипотетических механизмов переноса ионов через цитоплазматическую мембрану. Дж. Ф. Сатклифф (1964) характеризует их следующим образом:

1. Диффундирующие переносчики — ион (Y) реагирует со своим переносчиком (X) на поверхности мембраны (M_1) путем адсорбции, обменной адсорбции или химического взаимодействия. Лабильный комплекс UX переходит на другую сторону мембраны и распадается, высвобождая ион (Y) и образуя предшественник переносчика X^1 . Последний переносится обратно через мембрану на внешнюю ее сторону и вновь превращается в X на поверхности M_1 (рис. 30, А).

2. Вращающиеся переносчики способны вращаться в мембране и переносить подхваченный ион с одной стороны мембраны на другую. Исходя из глобулярной модели мембраны, Р. К. Саляев (1969) поясняет, что молекулы глобул липидного слоя, обращенные поляр-

ными группами фосфолипидов наружу, присоединяют ионы внешней среды и, очевидно, могут поворачиваться под ударами молекул, находящихся в тепловом движении, переносить ионы во внутреннюю сторону мембраны, где те становятся доступными метаболическим акцепторам цитоплазмы (рис. 30, Б).

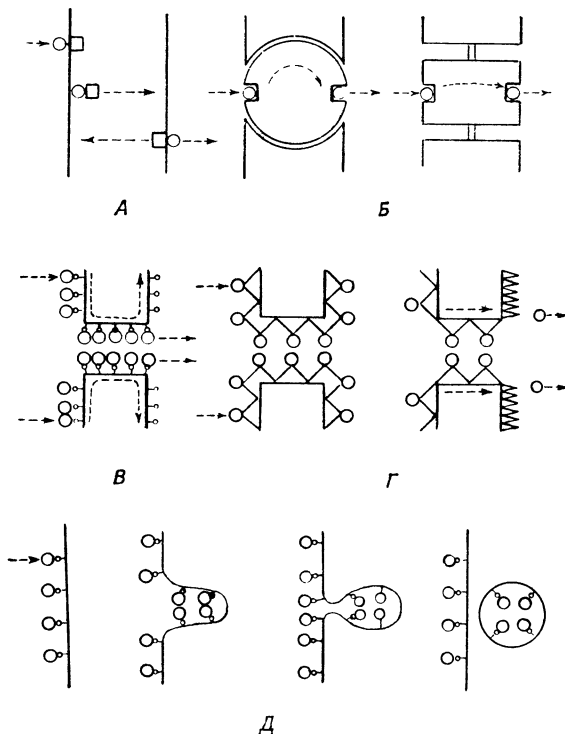


Рис. 30. Гипотетические механизмы переноса ионов (изображены кружками) через мембраны: А — диффундирующие; Б — вращающиеся; В — скользящие; Г — передвигающие переносчики; Д — мембранные пузырьки (по Сатклиф, 1964)

3. Скользящие переносчики могут быть поверхностно-активным веществом (например, фосфатиды мембран), способным мигрировать вместе с присоединенным по стенкам мембранных пор, заполненных водой (рис. 30, В).

4. Передвигающие переносчики; если переносчик представляет собой часть сокращающейся молекулы белка, расположенной в поре мембраны, перенос может осуществляться путем ритмических сокращений и растяжений полипептидной цепи (рис. 30, Г).

5. Мембранные пузырьки — транспорт веществ через мембраны путем пиноцитоза (рис. 30, Д). Р. К. Салаяев (1969) считает, что предположения о мембранном переносе веществ путем конформационных перестроек структурных компонентов мембран (белков),

несмотря на свою механистичность, вполне реальны и подтверждаются результатами многих исследований.

Развитием идеи Д. А. Сабинина (1949) об активном поглощении веществ явилась гипотеза о метаболических акцепторах А. Л. Курсанова (1962), согласно которой после адсорбции вещества поверхностью цитоплазмы наступает процесс метаболизации в цитоплазме.

Согласно гипотезе лабильных акцепторов, механизм активного передвижения ионов в толще клетки до сосудов ксилемы представляется следующим образом: поступающие из почвы ионы минеральных солей связываются акцепторами, в роли которых выступают многие органические вещества, образующиеся в растительной клетке, — аминокислоты, белки, нуклеиновые кислоты, высокоэнергетические фосфорные соединения; акцепторы, присоединившие ионы, переносят их вместе с током протоплазмы и десорбируют в определенных местах внутри клетки.

В клетке имеется специализированная система, совершающая работу по переносу вещества с затратой химической энергии. Молекулярный механизм, осуществляющий транспорт веществ, использующий при этом энергию гидролиза АТФ, называют биологическим насосом. Основные критерии бионасоса: перенос веществ против направления диффузии (градиента концентраций); перенос (транспорт веществ) сопряжен с гидролизом АТФ; обязательна асимметрия в свойствах транспортного молекулярного механизма (имеются внешняя и внутренняя стороны механизма); выделенный насос в условиях «*in vitro*» гидролизует АТФ только в присутствии транспортируемых веществ. Существует 2 типа ионных насосов — электронейтральные и электрогенные. Особенность первых в том, что транспортируемый в клетку ион должен обмениваться на другой ион, так что транспорт иона одного элемента сопровождается выбросом из клетки иона другого элемента (Кларксон, 1978).

Na/K-насос стимулируется с внутренней стороны мембраны ионами натрия и молекулами АТФ, а с наружной — ионами калия. Асимметричность этого насоса доказывается также тем, что специальный ингибитор этого механизма — оубаин — воздействует на насос только с наружной стороны мембраны. Было показано, что при функционировании этого насоса 2 иона калия обмениваются на 3 иона натрия с затратой 1 молекулы АТФ. Na/K-насос нельзя отнести к чисто электронейтральным ионным насосам, так как в результате каждого цикла ионы калия обмениваются на 3 иона натрия, причем один из них выносится как избыточный положительный заряд, вследствие чего на клеточной мембране появляется разность потенциалов. В то же время чисто электрогенный насос отличается от электронейтрального тем, что он осуществляет односторонние процессы. С помощью такого насоса происходит прямое разделение зарядов; при холостом ходе насоса ионы не переносятся, и в результате работы насоса в клетке накапливаются отри-

цательный и положительный заряды (Кларксон, 1978). Примером такого насоса может служить весьма широко распространенный протонный насос. В бактериях широко распространен протонно-калиевый насос. Об эффективности его говорит тот факт, что он позволяет накапливать ионы калия в концентрации в миллион раз большей, чем в наружной среде (Мартиросов, 1981). При работе этого насоса в результате одностороннего переноса протонов появляется разность потенциалов (со знаком минус внутри клетки). Благодаря этому потенциалу ионы калия по градиенту электрического поля пассивно затягиваются внутрь клетки. При добавлении к клетке мощного ингибитора протонных АТФ-аз — дициклогексилкарбодиимида — уничтожается мембранный потенциал и не наблюдается поглощение ионов калия (Мартиросов, 1981) (рис. 31).

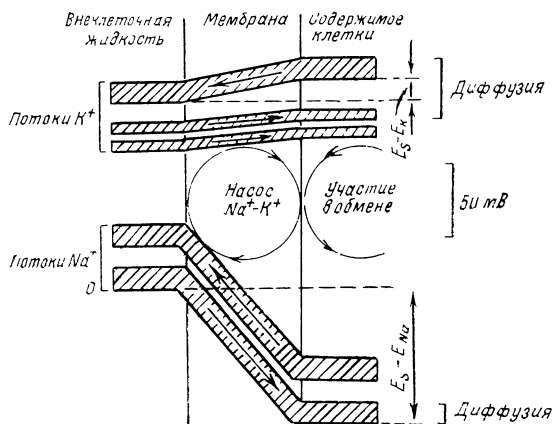


Рис. 31. Схематическое изображение активных и пассивных потоков ионов калия и натрия. $E_s - E_K$, $E_s - E_{Na}$ — электрохимический потенциал ионов калия и натрия (по Сытнику и др., 1972)

В растениях обнаружены как Na/K-ATP-азы (Выскребенцева, Красавина, 1971), так и электрогенные насосы (Кларксон, 1978). Но параллельно с этим существует и пассивное поступление веществ в клетки корней растений. Еще в 70-х годах прошлого столетия J. Sachs (1865), а позднее G. Scott и J. Priestley (1928) высказали предположение о возможности участия клеточных оболочек в поглощении и передвижении веществ.

G. E. Briggs и R. N. Robertson (1948) экспериментально установили, что электронейтральные мелкие молекулы (O_2 и CO_2) и ионы свободно проникают в ткани растений путем диффузии и вновь выделяются, если перенести эти ткани в воду. При этом предполагалось, что определенный объем растительной ткани доступен для такой диффузии. Затем A. B. Норе и P. G. Stevens (1952) подтвердили, что значительная часть объема корней, включающая

не только межклеточные пространства и клеточные оболочки, но также и протоплазму, открыта для свободной диффузии ионов и что именно свободная диффузия — первоначальный этап поглощения веществ растениями. Этот объем, открытый для свободной диффузии ионов, был назван ими «свободным пространством». Сейчас уже накопилось много фактического материала, подтверждающего роль свободного пространства в диффузионном поступлении ионов и некоторых молекул в клетки корней растений (Hylmö, 1953, 1955; Epstein, 1955; Overstreet, 1957; Briggs, Robertson, 1957; Саляев, 1963; Сатклифф, 1964; Вахмистров, 1966 и др.) (рис. 32).

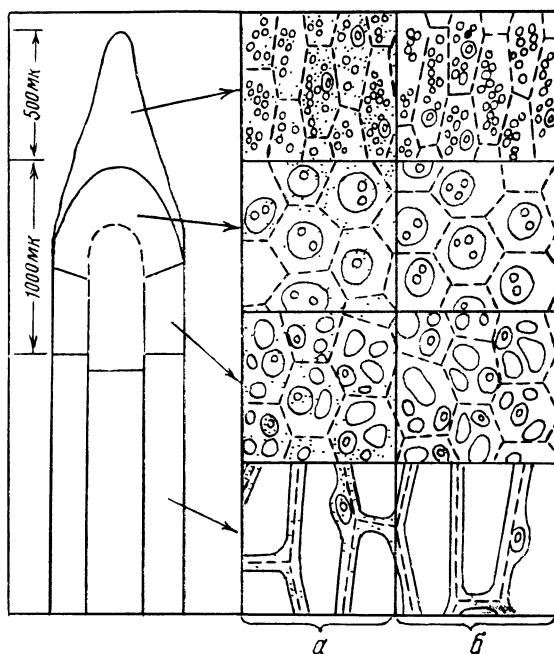


Рис. 32. Схема свободного пространства в различных зонах корня (по Саляеву, 1963): а — AFS, клеточные стенки и цитоплазма; б — AFS, клеточные стенки

Р. К. Саляев (1963, 1969) относит к свободному пространству только межклетники и клеточные оболочки. В последних содержание воды достигает 90% и более, они обладают большей доступностью для свободной диффузии. Значительная часть молекул воды в оболочке располагается в капиллярах между мицеллами, микрофибриллами, они связываются с гидрофильными пектиновыми веществами и гемицеллюлозами. Лишь очень малая часть молекул воды связывается с молекулами целлюлозы (Stockling, 1956). Лигнификация снижает гигроскопичность клеточной оболочки (Обручева, 1965).

Если в этом легко доступном для ионов пространстве имеются неподвижные электрические заряды или точки адсорбции, то между двумя растворами возникает электрическая разность потенциалов или доннановский мембранный потенциал, где действует ионный обмен. При установлении равновесия в такой доннановской системе концентрация ионов внутри свободного пространства и концентрация наружного раствора будут разными. Это связано с тем, что часть ионов, проникающих в свободное пространство, удерживается сорбционными силами и в результате их концентрации в ткани становится больше, чем в наружном растворе, что приводит к искажению величины истинного свободного пространства. Поэтому вместо истинного свободного пространства и малой вероятности чистой диффузии пространство, определяемое по вытеснению ионов, стали именовать как «кажущееся свободным пространство» (Apparent free space — AFS). Последнее состоит из 2 компонентов — свободного водного пространства (Water free space — WFS) и доннановского свободного пространства (Donnan free space — DFS). Под первым (WFS) понимается та часть объема ткани (или кажущегося свободным пространство), в которой ионы и молекулы поступают пассивно и достигают концентраций, равных концентрации наружного раствора. DFS представляет собой часть объема ткани (или кажущегося свободным пространство — AFS), в котором ионы и молекулы удерживаются сорбционными силами (Салаяев, 1969).

При помощи введения в ткань гидрозолей благородных металлов (серебра и платины), содержащих частицы разных размеров (от 20 до 100 Å), путем погружения корней 2-месячных проростков сосны в раствор гидрозоля на 2 ч и с последующим электронно-микроскопическим наблюдением Р. К. Салаяев (1964) обнаруживал коллоидные частицы как в молодых тонких клеточных оболочках в предполагаемой зоне меристемы, так и в более толстых оболочках клеток зоны растяжения и зоны дифференциации. Хорошо был заметен продольный ток воды вместе с коллоидными частицами. Это дало возможность предположить, что пассивный ток воды происходит не только по чрезвычайно тонким промежуткам, но и по более крупным ультрамикроскопическим каналам, пронизывающим пекто-целлюлозную мембрану в продольном направлении и сообщающимся с межклетником.

Свободное пространство обнаружено и в стенках клеток корневой ксилемы, уже подвергшихся вторичным изменениям (Салаяев, 1966). Это свидетельствовало уже о том, что даже в оболочках, значительно уплотненных в лигнифицированных, имеются промежутки, которые могут служить путями передвижения тонких частиц металла. Таким образом, в толще клеточных оболочек имеются незанятые матриксом и цитоплазмой промежутки, доступные для диффузии даже сравнительно крупных частиц. Эти промежутки сообщаются с межклетниками и все вместе составляют единую гид-

ростатическую систему растения, которая в виде свободного пространства, открытого для диффузии, пронизывает все тело растения и участвует в пассивном поглощении и передвижении веществ и в первую очередь воды (Саляев, 1969) (рис. 33).

Таким образом, в растении существует единая система пассивного поглощения и транспорта, состоящая из непрерывной гидростатической системы свободного пространства (апоплазматический путь), и единая система активного поглощения, которая состоит из протопластов клетки, связанных между собой плазмодесмами (симплазматический путь). В первую систему входят процессы, подчиняющиеся законам диффузии, адсорбции и гидролитического потока жидкости. Во второй системе поглощение и транспорт веществ тесно связаны с метаболизмом и осуществляются преимущественно за счет энергии макроэргических связей АТФ (рис. 34).

Вещества почвенного раствора могут концентрироваться внутри свободного пространства и поглощаться **оттуда** путем активного переноса протоплазмы клеток, вовлекаясь таким образом во вторую систему — систему активного поглощения и транспорта, между которыми существует тесная связь (рис. 35.)

В опытах J. Sachs (1865) корни растений поглощали фосфорную кислоту в 900 раз быстрее, чем воду. Отсутствие линейной связи между поглощением корневой системой растений ионов минеральных солей и воды затем было экспериментально подтверждено во многих исследованиях и нашло широкое освещение в научной литературе. Так, в опытах И. И. Колосова (1945) продолжительностью в 5—10 мин проростки овса, находящиеся во влажной атмосфере под стеклянным колпаком, продолжали

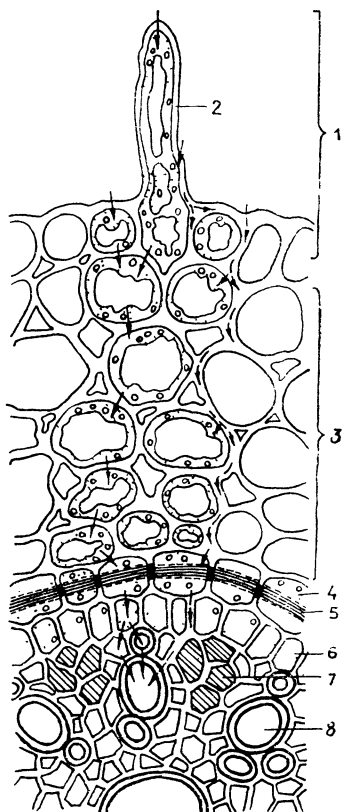


Рис. 33. Строение корня в зоне корневых волосков: 1 — ризодерма; 2 — корневые волоски; 3 — корковая паренхима; 4 — эндодерма; 5 — поясок Каспари; 6 — перидикл; 7 — флоэма; 8 — ксилема. Стрелки — путь передвижения веществ, поглощаемых из наружного раствора (сплошные — путь растворов по симпласту; прерывистые — по апопласту) (по Даниловой, 1974)

поглощать анионы PO_4^{+} почти при полном прекращении поглощения воды.

Ошибочные утверждения о прямой зависимости поглощения элементов минерального питания корнями растений от транспирации были логическим следствием господствовавших в свое время взглядов на протоплазму как пассивный фильтр для воды и растворенных в ней минеральных веществ.

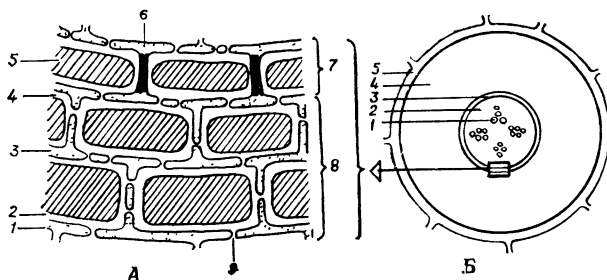


Рис. 34. Фрагмент схематического поперечного разреза корня (А) для демонстрации непрерывных симпласта и апопласта: 1 — плазмолемма; 2 — тонопласт; 3 — апопласт; 4 — симпласт; 5 — вакуоль; 6 — пояски Каспари; 7 — эндодерма; 8 — кора; 9 — плазмодесма; Б — расположение эндодермы: 1 — сосуды и трахеиды; 2 — центральный цилиндр; 3 — эндодерма; 4 — кора; 5 — эпидермис с обозначенными корневыми волосками (по Либберту, 1976)

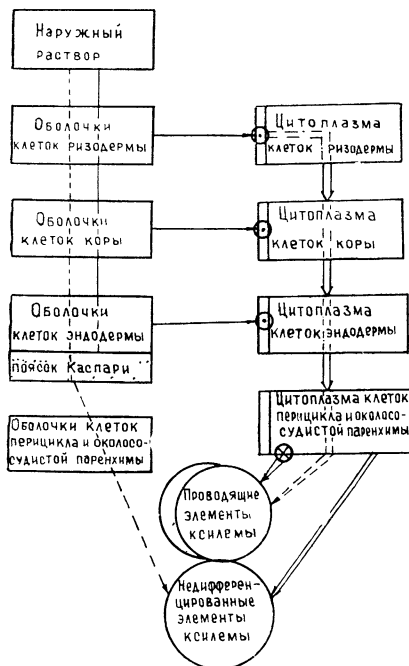


Рис. 35. Возможные пути и механизмы передвижения веществ в корне: пунктир — предполагаемое некоторыми авторами непрерывное свободное пространство до сосудов ксилемы; стрелка — диффузное передвижение веществ по апопласту; двойная стрелка — передвижение веществ по симпласту; прерывистая линия с точками — места метаболизации веществ в клетках; двойной пунктир — пассивное вытекание раствора в сосуды ксилемы; кружок с точкой — положение насоса, обеспечивающего активную секрецию веществ в проводящие элементы ксилемы; кружок с крестиком — мембранный транспорт (по Даниловой, 1974)

Выделение из корней злаков кальция в водной культуре при рН меньше 6,0 (Туева, 1926), сульфат- и фосфат-ионов при определенной рН (Осипова, Юферева, 1926) и значительном транспирационном токе, а также возможность удаления значительной части калия и кальция из растений при достаточной скорости транспирационного тока (Ратнер, 1944а, б) и, наконец, открытие и теоретическое обоснование возможности контактного обмена ионами между корнями и коллоидными частицами почвы (Ратнер, 1938; Jenny, Overstreet, 1939) убедительно свидетельствуют об отсутствии прямой зависимости между поглощением воды и ионов солей корнями растений из почвы. Но определенная связь между транспирационным поступлением воды и поглощением ионов все же есть, но она не имеет линейного характера (Петин, Павлов, 1961; Oliver, Barber, 1966 и др.). Поскольку активный транспорт ионов в клетку происходит с затратой энергии, а митохондрии являются органоидами, где происходит освобождение и трансформация энергии, очевидна зависимость поглотительной деятельности клетки от количества и активности митохондрий. В последнее время развивается представление (Hagen et al., 1957) о непосредственном участии митохондрий в поглощении веществ, участии цитохромоксидазы (Алешин и др., 1961), локализованной в митохондриях.

Изучая поглощение корнями проростков ячменя калия, кальция и фосфора, Е. И. Ратнер (1950) наблюдал более резкое изменение содержания этих элементов в корнях, чем в надземных органах при изменении уровня питания. Это свидетельствует о том, что передвижение поглощенных веществ через корни и стебли идет неравномерно. В корневой системе происходило накопление веществ при высоком уровне минерального питания. При низком из корней вещества мобилизуются в надземные органы. Следовательно, корневая система регулирует поступления элементов минерального питания в надземные органы в зависимости от их содержания в почве.

Корни, таким образом, выполняют регулирующую роль, сортируют поступающие зольные элементы и не пропускают их полностью в надземные органы (Станков, 1964).

В качестве показателя распределительной деятельности корневой системы Д. Б. Вахмистров (1966) предложил использовать отношение содержания отдельных элементов минерального питания в надземных органах (в процентах на сухое вещество) к его содержанию в корнях. Это отношение, которое он определил как коэффициент распределения (K_p), является очень чувствительным показателем потребности растений в тех или иных элементах минерального питания. При повышении потребности коэффициент распределения имеет большую величину, при снижении — малую. Эта зависимость весьма устойчива. Распределительная функция корневой системы проявляется, с одной стороны, в аккумуляции в

корнях балластных ионов при избыточном питании; с другой, — в мобилизации и передаче в надземные органы при низком уровне питания ранее поглощенных элементов минерального питания.

Поглощение воды корнями растений осуществляется как в результате активности самого корня (когда на этот процесс затрачивается метаболическая энергия за счет окислительного фосфорилирования), так и пассивно (за счет присасывающего действия в результате транспирации). Как известно, поглощение воды не прекращается даже после декапитации испаряющей поверхности, и из пенька выделяется длительное время пасока, что свидетельствует о наличии движущих сил, определяющих активное поглощение воды корнями растений, не зависящее от испаряющей деятельности надземных органов.

По определению Л. С. Литвинова (1937), сила корневого сосания травянистых растений (томатов, тыквы, подсолнуха, дыни, солероса, вейника, осота и др.) вполне достаточна для преодоления водоудерживающей силы почвы, суммы внутренних сопротивлений и поднятия воды до испаряющих органов.

Выделение пасоки может длиться несколько дней и количество ее у многих растений, например у тыквенных, достигает более 1 л в сутки (Литвинов, 1927).

В опытах Г. М. Гриневой (1958) растения кукурузы, помещенные в раствор 2,4-динитрофенола на 16 ч, снизили поглощение воды до 64,1%, уменьшилась и интенсивность дыхания корневой системы, а дыхание листьев оставалось без изменений. При помещении растений в раствор 2,4-динитрофенола в течение 28 ч поглощение воды снизилось до 35,6%, сильно уменьшилось дыхание корней, а у листьев оно, наоборот, усилилось. При суточной обработке 2,4-динитрофенолом листья кукурузы слегка завядали, и содержание воды в них снизилось, но несмотря на это адсорбция воды не увеличилась. После перенесения обработанных растений в воду поглощение воды усилилось. Опыты свидетельствуют о наличии метаболического пути поглощения воды корнями растений. 2,4-динитрофенол ингибирует процесс окислительного фосфорилирования, снижает общий уровень метаболической активности корней и отрицательно влияет на водо-адсорбционную функцию корня. S. Quminekí и др. (1959) отмечают, что поглощение воды корнями связано с окислительным фосфорилированием.

Выделение пасоки из пенька срезанного растения происходит только у растений с живой корневой системой и в условиях аэробного дыхания корней. Ухудшение условий аэрации корнеобитаемой среды приводит к резкому снижению скорости выделения пасоки. Длительное выдерживание растений в темноте приводит к потере способности выделять пасоку. Следовательно, необходимым условием активного поглощения воды корневыми системами является приток органических веществ из надземных органов к корневой системе (Сабинин, 1955).

Д. А. Сабинин показал, что в водоснабжении растений исключительно важное значение имеет не общая протяженность или поглощающая поверхность корневой системы, а скорость новообразования поглощающих органов корня. При потреблении воды корнем вокруг поглощающей поверхности корней создаются микрозоны иссушения. В силу медленного передвижения воды в почве, восстановление исходного содержания воды в микрозоне иссушения вокруг корней протекает медленно. Поэтому, если корневая система не будет динамичной, растение станет испытывать недостаток влаги, даже если в почве еще достаточный запас доступной влаги. Поэтому Д. А. Сабинин (1955) считает, что растущие корни, входя во влажные зоны, обеспечивают водопотребление растений на должном уровне.

Ныне общепризнано, что активная подача воды корнями растений связана с энергичной секрецией живыми клетками в сосуды ксилемы осмотически деятельных веществ. В результате увеличивается осмотический потенциал пасоки (Трубецкова, 1964, 1965). Если он будет больше осмотического потенциала окружающего корня раствора, то вода будет передвигаться из наружной среды через живые клетки корня в сосуды ксилемы и будет проявляться положительный плач.

Сила корневого сосания зависит от наличия в пасоке минеральных и органических веществ. Содержание минеральных веществ подвержено сильным колебаниям в зависимости от их содержания в наружном растворе, а органических веществ — более постоянно вследствие автогенности его происхождения. Увеличение силы корневого сосания повышает устойчивость растений к засухе. Этими причинами в значительной степени объясняется то, что корни растений пустыни обладают высокой поглотительной активностью (Dittmer, 1959).

Наряду с активным поглощением воды, большое количество воды поступает и под действием присасывающей деятельности транспирирующих органов. Поэтому общее поглощение воды примерно в 10 раз больше количества воды, добываемой растением в результате активного поглощения корневой системой (Сабинин, 1955).

В опытах Р. К. Саляева (1963) ингибирование цитохромоксидазной активности NaN_3 в концентрации 10^{-3} М и разобшение окисления от фосфорилирования 10^{-3} М и 2,4-динитрифенолом не вызывали существенных изменений в поглощении воды у месячных сеянцев сосны обыкновенной. Даже после гибели корней текущим паром поглощение воды составляло более 80% от контроля. Эти факты говорят о том, что активный механизм поглощения воды корнями растений у молодых сеянцев сосны не является ведущим. Когда было приостановлено присасывающее действие кроны, т. е. транспирация путем помещения сеянцев во влажную камеру или обрезкой надземной части, поглощение воды резко снизилось. Следовательно, у сеянцев сосны преобладал пассивный механизм по-

глощения воды. Поток пассивно поступающей воды движется через живые клетки корня, преимущественно по клеточным стенкам, через свободное пространство клеточных оболочек. Эту мысль подтвердил затем Р. К. Саляев (1964) в электронно-микроскопических исследованиях с использованием тонкодисперсных гидрозолей серебра и платины как веществ инертных, не контрастирующих пути движения пассивного тока воды. При введении гидрозолей в толще клеточной стенки были хорошо заметны частички серебра, заполнившие субмикроскопические промежутки. Движение основного потока пассивно поступающей в корни воды не через протопласты живых клеток, а через свободное пространство клеточных оболочек Р. К. Саляев (1964) считает энергетически более оправданным. При этом не затрачивается метаболическая энергия для переноса молекул воды через цитоплазматические мембраны, отпадает необходимость преодолевать сопротивление коллоидов цитоплазмы и перестройку воды в цитоплазме. Движение воды через свободное пространство клеточных оболочек будет осуществляться за счет тепловой энергии, затрачиваемой на испарение молекулы воды в мезофилле листа.

Механизм пассивного поглощения воды Р. К. Саляев (1964) представляет следующим образом: пассивное поглощение воды индуцируется дефицитом давления, развивающимся в ксилеме под действием испарения воды транспирирующими органами. Дефицит давления передается по ксилеме в корни; далее, в зоне живых клеток, через систему ультрамикроскопических каналов межфибриллярных промежутков, составляющих свободное пространство, он достигает пленочной воды, обволакивающей поверхность корня и почвенных частиц. Под действием этих сил вода начинает поступать в корень.

Р. К. Саляев (1969) экспериментально установил, что опробковевшие стенки клеток в растворах хлористого калия обладают электропроводностью и, следовательно, проницаемы для ионов. При этом была установлена неодинаковая степень проницаемости для различных веществ. Вода через пробку просачивается свободнее, чем другие ионы, а среди ионов более интенсивно диффундирует ион хлора; ион кальция проникает слабее, еще труднее проникают моносахара. Объясняется это очень мелкими размерами промежутков, составляющих свободное пространство суберинизированных клеточных оболочек, придающих им свойство полупроницаемости. Полагая, что растения имеют единую систему свободного пространства (гидростатическую), Р. К. Саляев считает, что клетки эндоспермы могут явиться осмотически деятельным барьером, препятствующим выходу ионов и органических молекул из центрального цилиндра и свободно пропускающим воду за счет осмотических сил в проводящей системе.

Как известно, при повышении интенсивности транспирации увеличивается и всасывающая сила транспирирующей части растения,

и она значительно превышает осмотическое давление (Kramer, 1937). В таком случае, как отмечает Р. К. Саляев (1969), вода начинает поступать массовым потоком через свободное пространство паренхимы коры и эндодермы. Причем несмотря на высокую скорость обмена воды между цитоплазмой и окружающим раствором, пассивный поток воды, по мнению Р. К. Саляева (1969), движется в основном не через цитоплазму, а через свободное пространство. Это связано со значительно меньшими величинами радиуса пор в цитоплазматических мембранах (4 \AA), чем промежутков свободного пространства (100 \AA). При прочих равных условиях только этот фактор увеличивает сопротивление цитоплазмы массовому потоку воды почти в 400 000 раз по сравнению с сопротивлением свободного пространства клеточных стенок.

По Р. К. Саляеву (1969), свободное пространство, являясь связующей все части растения воедино гидростатической системой, в значительной мере обуславливает и осмотические свойства ксилемы, создавая за счет мельчайших промежутков свободного пространства в стенках эндодермы полупроницаемый барьер вокруг центрального цилиндра корня.

Живые клетки между эпидермисом и ксилемой заметно препятствуют прохождению воды. Возросшая сопротивляемость движению воды, по-видимому, является главной причиной неспособности растений поглощать достаточное количество воды при низких температурах (Kramer, 1938).

Д. Р. Ньютона (1925) установил, что скорость дыхания корней увеличивается, когда концентрация питательного раствора, в который погружены корни, повышается. Он указал на то, что это вызвано большим расходом энергии, необходимой для поглощения данного объема воды из более концентрированного раствора.

Л. Хендерсон (1934) сообщил, что существует непосредственная связь между дыханием и поглощением воды в корнях транспирирующих сеянцев кукурузы, и сделал вывод, что адсорбция воды происходит за счет расхода энергии, освобожденной при дыхании. Но в то же время С. С. Уилсон, Р. Дж. Крамер (1949) не обнаружили связи между дыханием корней и скоростью транспирации у томатов. Поэтому верхнему концевому двигателю воды (транспирация) приписывается главная роль в поглощении воды растением из почвы, а нижнему двигательному аппарату (корневое давление) отводится вспомогательная. По Ф. Р. Уайта (1938), корневое давление является весьма реальным явлением и значительным фактором подъема сока у растений. Она адекватна подаче воды к верхушкам даже у самых высоких деревьев. Восстановление тургора в ночное время у растений, испытавших глубокий дневной водный дефицит, объясняется действием корневого давления. На это указывает и тот факт, что завядшие растения скорее оправляются на корню после полива, чем срезанные части, поставленные в воду.

Л. А. Иванов (1926) считает, что роль корневого давления со-

стоит в наполнении сосудов и трахейд водой, взятой из почвы, а поднятие осуществляется силой транспирации.

По Э. Либберт (1976), «силой, приводящей в движение транспирационный ток, является высокий потенциал атмосферного воздуха... вследствие чего растения выделяют в атмосферу водяной пар таким же образом, как, например, водоем... Водный потенциал растения занимает промежуточное положение между высоким водным потенциалом атмосферы и низким — почвы. ... так что через растение просасывается постоянный ток воды» (с. 285).

Имеется много данных о том, что в корни растений поступают самые разные вещества, в том числе и углекислота. Долгое время вопрос о возможности усвоения растением в процессе фотосинтеза углекислого газа, поступающего в листья вместе с током почвенной влаги, оставался неясным.

В 1940 г. В. Ф. Купревич опубликовал результаты своих исследований по этому вопросу. Его опыты ставились следующим образом. В одном варианте в колбочки с раствором углекислоты в дистиллированной воде, а в другом — в водяную вытяжку из парниковой почвы и в контрольном — в дождевую и дистиллированную прокипяченную воду помещали обескрахмаленные световые листья картофеля. Поверх воды наливали слой парафинового масла. Колбочки с листьями помещали в эксикатор на 6 ч под прямой солнечный свет, а затем обрабатывали йодом. Листья в растворе с углекислотой дали слабую фиолетово-синюю окраску, в колбочке с почвенной вытяжкой — она была еще слабее, в контрольных же колбочках с дождевой и дистиллированной прокипяченной водой листья не дали реакции на крахмал. Отсюда вывод: в процессе фотосинтеза растения усваивают углекислоту, поступающую в ткани с током воды.

Однако, как отмечает академик А. Л. Курсанов (1955), эти работы, указывающие на возможность второго пути поступления CO_2 в растения, почти не привлекли к себе должного внимания. Разработка теоретических основ усвоения растениями CO_2 через корневую систему, постановка широких экспериментальных исследований для выяснения механизма этого процесса с применением радиоактивных изотопов углерода (C^{14}), объяснение биологического значения этого явления принадлежит академику А. Л. Курсанову.

А. Л. Курсанов и др. (1951) помещали 30-дневные растения фасоли в течение 18 ч в пробирки с питательным раствором Кнопа, содержащим 0,2% бикарбонат натрия с C^{14} . Последующая радиоавтография показала поступление радиоактивного углерода во все органы растения, особенно в стебель. Определение количества показало, что ассимилированного углерода в стебле почти в 2 раза больше, чем в корнях. Обработка соляной кислотой не снизила его количества, что указывало, по мнению авторов, на превращение карбонатов в нелетучие органические вещества. Если же растение находилось в период опыта в темноте, то всасываемые карбо-

наты не фиксировались в стебле. Таким образом, было установлено, что карбонаты почвенных растворов могут ассимилироваться растением аналогично углекислоте воздуха. Затем А. М. Кузин и др. (1952) экспериментально доказали, что корни растения обладают способностью ассимилировать CO_2 из почвенных газов.

Первым фиксатором поглощенной корнями углекислоты из почвы является яблочная кислота, образующаяся в результате ступенчатого гликолитического распада сахаров, поступивших из листьев в корни. Уже через несколько минут после соприкосновения корней с C^{14}O_2 меченый углерод обнаруживается в составе яблочной кислоты, а позднее — в лимонной и кетоглutarовой кислотах (Курсанов и др., 1953). Органические кислоты, несущие почвенную углекислоту, поднимаются вверх по растению со скоростью 3—7 см в минуту, достигает ассимилирующих тканей. Здесь углекислота освобождается от акцепторов оксикислот с помощью декарбоксилирующих ферментов и, восстанавливаясь в процессе фотосинтеза, включается в синтез углеводов, белков и других соединений. Причем значительная часть углекислоты, поглощенной из почвы корнями, используется для фотосинтеза в хлорофиллоносных клетках, образующих обкладку вокруг проводящих путей стеблей и листовых черешков. В результате в плотных тканях, куда доступ наружного воздуха затруднен, возникает значительное количество кислорода, необходимого для поддержания интенсивного дыхания, свойственного проводящим системам. Часть углекислоты, поглощенной из почвы, поступает в зеленые плоды, имеющие обычно плотные покровы, затрудняющие доступ наружного воздуха во внутренние мясистые ткани. Таким образом, роль хлорофиллоносной ткани вокруг плотных мало доступных для наружного воздуха сосудисто-волокнистых пучков стеблей и листовых черешков, а также плодов заключается в кислородном питании их путем восстановления углекислоты, проникающей через корни (Курсанов, Туркина, 1952; Курсанов, 1953, 1955).

А. Л. Курсанов (1953) показал, что поглощение углекислоты из почвы имеет непосредственное отношение к азотному и фосфорному питанию растений. Почвенная углекислота участвует в карбоксилировании продуктов полураспада сахаров при обращении в цикле ди- и трикарбоновых кислот с образованием кетокислот, — щавелево-уксусной и кетоглutarовой, — которые являются главными акцепторами азота аммонийных удобрений. Эта система может функционировать в корнях лишь при хорошей обеспеченности фосфорной кислотой, поскольку фосфор принимает непосредственное участие в образовании органических кислот из сахаров. Поэтому при недостатке фосфора приостанавливается образование кетокислот в корнях; следовательно, прекращается поглощение корнями из почвы CO_2 , что приводит к слабому использованию азотистых удобрений (Курсанов, 1953, 1954). Тот факт, что фосфорное голодание существенно нарушает азотный обмен растений, эксперимен-

тально подтвердила О. Ф. Туева (1960). При недостатке фосфора в пасоке почти не содержится аминокислот и обнаруживается большее количество сахаров. Это связано с тем, что поступившие из листьев в корни сахара при фосфорном голодании не претерпевают превращений и возвращаются обратно в листья. Если же подкормить такие растения фосфором, то в пасоке исчезают сахара, вместо них в растущие надземные органы с пасокой поступают аминокислоты и другие органические кислоты, несущие в своих карбоксилах углерод почвенной углекислоты (Курсанов, 1953, 1854). Выделение органических кислот из корней тыквы, подкормленных HC^{14}O_3 , показало, что около 70% радиоактивности корней сосредоточено во фракции органических кислот, что указывает на ведущую роль кислотного обмена в корневой фиксации CO_2 (Курсанов, Кулаева, 1957).

В сериях работ, проведенных А. Л. Курсановым сотрудниками (1951, 1952, 1957), значение корней в поглощении CO_2 может составить до 25% от интенсивности фотосинтеза. Как утверждает Г. К. Самохвалов (1952), растения поглощают углекислоту корнями из почвы так же свободно и легко, как и листья.

Представление о способности растений к поглощению разнообразных органических соединений (азота, фосфора, серы) впервые развил И. С. Шулов (1913) в своей классической работе «Исследования в области физиологии питания высших растений» (цит. по Е. И. Ратнеру, 1958).

Ныне известно, что растения используют для своего питания некоторые органические соединения почвы, например различные фосфорсодержащие органические соединения. Как отмечал Е. И. Ратнер, И. И. Колосов (1954), это в значительной мере основано на разложении указанных соединений под действием ферментов, содержащихся на поверхности корней, а также выделяемых ими во внешнюю среду. Поскольку ферментная активность корней сосредоточена главным образом на ее поверхности, в зонах их контакта с окружающими почвенными частичками, придается исключительное значение мощности развития корневой системы растений для усвоения ими почвенного плодородия.

В одном из опытов К. Starzynski и В. Olszanska (1960) установлено, что глицерофосфат кальция служит хорошо усвояемым источником фосфора для растений в стерильных культурах. Изучение ферментативной активности корней опытных растений (кукурузы) показало, что в основе этого явления лежит не только способность растений к непосредственному использованию молекулы глицерофосфата, но и способность их к ферментативному расщеплению ее при помощи фермента фосфатазы, находящегося на поверхности корней и частично выделяемого наружу.

В своих работах Е. И. Ратнер и С. А. Самойлова (1955а, б) развили это представление и на основе более усовершенствованных в методическом отношении экспериментальных исследований

показали, что в стерильных условиях усвоение корнями растений органических соединений фосфора находится в тесной зависимости от степени атакуемости этих соединений внеклеточной фосфатазой корней. Глицерофосфат и глюкозофосфат, отличающиеся наибольшей атакуемостью внеклеточной фосфатазой корней кукурузы более доступны для растений в качестве источника фосфора. Недоступный воздействию этой фосфатазы фитин совершенно не усваивается растением.

Внеклеточная фосфатазная активность корней резко возрастает у растений, испытывавших только фосфорное голодание (Ратнер, Самойлова, 1955а). Поэтому повышение ее у растения при фосфорном голодании рассматривается как приспособительное звено в метаболической активности корней, направленное на мобилизацию органических соединений фосфора при недостатке в корнеобитаемой зоне почвы минеральных форм этого элемента (Ратнер, Самойлова, 1958). Слаба эффективность рибонуклеиновой и дезоксирибонуклеиновой кислот в качестве единственных источников фосфора в связи со слабой атакуемостью их внеклеточной фосфатазой корней кукурузы. Однако в микродозах рибонуклеиновая кислота усиливает синтез белка и фосфорных эфиров в корнях, увеличивает содержание азота и фосфора в пасоке, скорость выделения пасоки и содержание в ней аминокислот, особенно аспарагина, аспарагиновой кислоты и серина (Ратнер, Самойлова, 1958).

Установлено, что корни растений могут усваивать различные аминокислоты и в стерильных условиях. Но аминокислоты усваиваются значительно хуже, чем нитраты.

Эффективность отдельных аминокислот как источников азота для растений определяется в первую очередь легкостью их дезаминирования в корнях; основная часть образуемого при этом аммиака быстро трансформируется в корнях в амидную группу амидов (Ратнер, Ухина, 1961).

В опытах Хуан Хун-Шу (1962) со стерильной культурой изолированных корней люцерны небольшие концентрации валина, фенилаланина, тирозина и аминокислот, не подвергающихся дезаминированию в гомогенатах корней, отмечено сильное подавление роста корней, даже при полном обеспечении их нитратом.

Многие аминокислоты (валин, тирозин, фенилаланин) практически трудно вовлекаются в обмен веществ или не усваиваются растениями; кроме того, они токсичны, оказывают ингибирующее влияние (гликокол) на дыхание корней (Ратнер, Ухина, 1961). Единственными органическими соединениями азота, нормально поглощаемыми корневой системой из почвы, являются дикарбоновые аминокислоты и их амиды (Steward a. e., 1936; Сытник и др., 1972). Сравнительно доступны растениям аминокислоты «орнитинового цикла» (Butcher, Street, 1964).

В опытах Q. P. Harris (1959) азот мочевины изолированные корни красного клевера использовали лучше, чем аминокислоты.

Сейчас уже вполне доказано поступление мочевины в корни растений в виде целых молекул. S. Hirose, J. Goto (1961) считали, что поглощение корнями риса мочевины — простой процесс диффузии. Но Б. Ольшанская и В. Рачинский (1965) в экспериментах с мочевиной, меченой C^{14} , доказали, что поглощение мочевины корнями растений является активным метаболическим процессом.

Имеются данные о поступлении через корни и других органических веществ, в частности фенола (A. G. Winter, F. Schönbeck, 1959), оксибензойной, ванильной, салициловой кислот и резорцина (Winter e. a., 1959).

В последнее время установлена способность растений поглощать своими корнями из внешней среды различные антибиотики, продуцируемые микроорганизмами (Красильников, 1951, 1952). Как отмечают Е. И. Ратнер, И. И. Колосов (1954), при внесении в стерильные культуры кукурузы свойственных прикорневой ее зоне микроорганизмов (живых или убитых) или продуктов их жизнедеятельности в корнях заметно усиливаются некоторые звенья аминокислотного обмена. Эти факты говорят о том, что почвенные микроорганизмы не только участвуют в мобилизации почвенного плодородия (минерализации органических остатков, растворении труднорастворимых соединений, выветривании материнской породы) или в повышении этого плодородия (фиксацией атмосферного азота), но и снабжают растения некоторыми продуктами синтеза, а также воздействуют этими продуктами на ход обмена веществ, протекающего в растении. Н. А. Красильников (1951) предполагает, что антибиотические вещества (пенициллин, стрептомицин, аураомицин), поступающие из корней в ткани надземных органов, повышают иммунитет растений. F. A. Blanchard, V. M. Diller (1951) лимскую фасоль (*Phaseolus lunatus*) выращивали в питательных растворах с добавлением гидрохлорида ауреомицина. Через неделю растения вынимали и готовили вытяжки из корней, стеблей и листьев. Их апробировали на ауреомициновую активность. Результаты показали, что растения поглощают ауреомицин, и он проникает в стебли и листья.

РОЛЬ ОТДЕЛЬНЫХ ЗОН, ЧАСТЕЙ И ТИПОВ КОРНЕЙ В ПОГЛОЩЕНИИ ВЕЩЕСТВ

Еще в 1682 г. N. Grew высказал мнение, что питательные вещества и вода поглощаются не всей поверхностью корней, а только их кончиками. В 1873 г. J. Sachs выделил в кончике корня кроме корневого чехлика 3 резко отличные по своей структуре зоны: деление, растяжение и дифференцировка (или корневые волоски). С тех пор интерес к изучению физиологической роли этих зон, в частности значение их в поглощении и снабжении надземных органов элементами минерального питания, сильно возрос.

Многие исследователи считали, что в связи с опробкованием, одревеснением стенок клеток с возрастом проницаемость клеток снижается, и такие клетки теряют поглотительную способность, поскольку главная роль в поглощении веществ отводилась корневым волоскам.

J. Sachs (1865) считал, что взаимодействие почвы и растения происходит только через корневые волоски. Это воззрение и поныне решительно поддерживают многие исследователи, которые уверены, что корневые волоски служат основным аппаратом поглощения веществ.

Однако о поглотительной способности корневых волосков высказывались часто совершенно противоположные мнения. По мнению G. Scott (1928), корневые волоски не принимают никакого участия в поглощении веществ растениями. Но G. Scott и J. Priestley (1928) отмечали, что поглощающая зона находится между кончиком и зоной с опробковелыми оболочками поверхностных клеток корней. По существу, в этот участок входит и зона корневых волосков.

P. Prevot, F. C. Steward (1936) разрежали корни ячменя на сантиметровые участки и, изучая их поглотительную деятельность, установили наличие определенного градиента поглощения веществ по длине корня; наибольшее потребление брома, рубидия и калия отмечено на участке длиной в 1—2 см от кончика корня. По мере же удаления от этого участка поглощение резко уменьшалось. Однако Н. Г. Потапов (1967) замечает, что применявшаяся этими авторами методика нарушала целостность корня, а полученные данные не давали возможности вычленить значение отдельных корней в процессе поглощения.

На основе обобщения литературных данных и собственных исследований Д. А. Сабинин (1955) высказал мысль о наличии градиента поглотительной активности корня, который обращен от кончика к базальной части корня. Автор считал, что наиболее интенсивное поглощение растворенных веществ происходит в той части корня, которая имеет наибольшую скорость роста, и предполагал, что, возможно, из клеток этой зоны и происходит перемещение минеральных веществ в надземные органы растений.

Многочисленные и оригинальные эксперименты по изучению поглотительной деятельности различных участков корней провел И. И. Колосов (1937, 1939). Погружая поочередно разные зоны кончиков корней 3-недельных проростков кукурузы и конского боба, начиная с чехлика, в раствор метиленовой синьки или эозина и просматривая затем поперечные срезы над местом погружения, он установил участие погружаемой части корня в поглощении веществ. На основе этих опытов отмечено, что кончики корня до 6—7 см (чехлик и меристема) не принимают участия в потреблении веществ. Поглощение же веществ корнями с передвижением их к проводящим сосудам и дальше начинается с зоны растяжения. Сле-

довательно, наличие волосков не является обязательным условием для этого процесса. Но в зоне корневых волосков происходит интенсивное всасывание веществ и подача их в стебель. Усиление интенсивности поглощения краски происходит от увеличения всасывающей поверхности корня за счет волосков. В интенсивности поглощения веществ поверхностью самого корня и волосков не отмечено существенной разницы, а в зоне с отмершими корневыми волосками и опробковелыми оболочками клеток поглощенная поверхностью краска практически не проникает внутрь корня. Все это подтверждало мысль, высказанную Д. А. Сабининым (1955), что зона растяжения как наиболее быстро растущая часть корня поглощает вещества и подает их в надземные части растения более интенсивно. Однако Н. Г. Потапов (1962) отмечает, что И. И. Колосов (1939) не изучал поглощение и передвижение веществ отдельными зонами корня, а делил корень на сантиметровые отрезки, в которых могли оказаться клетки с разных зон. Поэтому эксперименты не могут служить подтверждением идеи Д. А. Сабинина.

Н. Г. Потапов (1967) утверждает, что в живой ткани метиленовая синь легко переходит в бесцветную лейкоформу, а богатые активной протоплазмой меристемные клетки интенсивно переводят окисленную окрашенную форму метиленовой сини в ее бесцветный дериват. Поэтому ценные экспериментальные материалы И. И. Колосова, хотя и являются хорошей иллюстрацией неравноценности отдельных частей корня в поглощении и передвижении минеральных веществ, совершенно ошибочно используются автором для оценки поглотительной деятельности зон роста корня. И. И. Колосов явно недооценил роль меристемы и переоценил значение зоны растяжения в поглощении и передвижении питательных веществ. Концепции И. И. Колосова и Д. А. Сабинина о решающем значении зоны растяжения в снабжении надземных органов питательными веществами основаны лишь на косвенных данных, на том, что этой зоне свойствен самый интенсивный рост. Стало быть, опыты И. И. Колосова из-за нечеткого выделения зон не могут служить подтверждением этой концепции.

Поскольку корень является динамичной системой, зоны роста которой непрерывно переходят из одной в другую, не представляется возможным характеризовать деятельность одной зоны показателями, полученными через промежуток времени, превышающий длительность интерфазы. В силу непрерывного роста корня связывание поглощенных веществ может осуществляться в одной зоне, а передвижение их в надземные органы — в другой. Исходя из этих предпосылок, Н. Г. Потапов (1962, 1964) строит следующую схему поступления и передвижения веществ. В зонах меристемы и растяжения поглощаются и включаются в обмен вещества, необходимые элементы. В клетках меристемы после деления в интерфазе, как известно, удваиваются структурные элементы клетки. В клетках же зоны растяжения происходит новообразование элементов струк-

туры протоплазмы, возрастает количество белка и нуклеиновых кислот. Следовательно, в этих зонах идет усиленный синтез органических соединений и процесс новообразования элементов протоплазмы. Но в этих зонах не закончилась еще внутренняя дифференцировка, отсутствует развитая ксилема, поэтому они не могут служить источником снабжения надземных органов. Когда клетки зоны растяжения переходят в зону корневых волосков, в них происходит распад образованных ранее элементов структуры протоплазмы, уменьшается содержание белка в клетке, возрастает количество растворимых форм органического азота, образуются другие органические соединения, которые с пасокой поступают в надземные органы. В частности, аминокислоты пасоки рассматриваются как продукты распада в зоне корневых волосков синтезированного корнем белка. Таким образом, по Н. Г. Потапову, метаболический путь поглощения и передвижения веществ начинается в зоне меристемы и растяжения и завершается в зоне корневых волосков. Неметаболическое же поглощение и передвижение веществ целиком осуществляются в зоне корневых волосков.

Учтя недостатки предыдущих исследований, Н. Г. Потапов и Гопалачари изучали поглощение P^{32} корнями люпина. Зоны роста корня выделялись на основе микроскопических показателей, поглощаемое вещество подводилось непосредственно к изучаемой зоне при помощи прибора Крамера. Кратковременность опытов исключала переход изучаемой зоны в новое возрастное состояние. Максимум накопления P^{32} во всех зонах корня обнаруживался через 3—4 ч (Потапов, 1967).

Таблица 1. Накопление P^{32} ($M \pm m$)
в зонах роста корня люпина за 4 ч
(по Потапову и Гопалачари, 1966, —
цит. по Потапову, 1967)

Зона роста корня	Имп/мин 1 мм	Имп/мин на клетку, \times $\times 10^{-3}$
Меристема	$2708 \pm 61,0$	$45,9 \pm 1,03$
Зона растяжения	$1206 \pm 24,9$	$150,8 \pm 6,26$
Зона корневых волосков	$1584 \pm 21,7$	$316,7 \pm 3,65$

Из таблицы 1 видно, что при расчете на 1 мм длины корня максимум изотопа фосфора обнаруживается в зоне меристемы; при расчете на клетку меристематическая клетка содержит наименьшее количество P^{32} , а вакуолизированная клетка в зоне растяжения — почти в 3 раза больше, в зоне корневых волосков — более чем в 6 раз. Таким образом, поверхностные клетки всех зон роста корня способны связывать вещества, поступающие из внешней среды.

**Таблица 2. Поглощение и передвижение фосфора
в разных зонах роста корня люпина**
(по Потапову и Гопалачари, 1966, — цит. по Потапову, 1967)

Зона роста корня	Имп/мин на клетку, $\times 10^{-3}$	Передвинулось, имп/мин на клетку, $\times 10^{-3}$		
		вниз	вверх	всего
Меристема	5,7	—	0,65	0,65
Зона растяжения	24,7	1,6	7,90	9,50
Зона корневых волосков	134,6	7,2	22,90	30,10

Данные таблицы 2 показывают, что вертикальное передвижение поглощенных веществ происходит во всех зонах. Однако из меристемы передвигается ничтожное количество их. Следовательно, меристема полностью использует поглощенные вещества на свои внутренние нужды, и эти зоны совершенно не участвуют в снабжении надземных органов минеральным питанием. Заметное передвижение этих веществ отмечено из зоны растяжения, максимальное происходит из зоны корневых волосков. Из клеток этой зоны в надземные органы подается фосфора в 3 раза больше, чем из зоны растяжения. Следовательно, по Н. Г. Потапову (1967), в снабжении надземных органов минеральным питанием решающее значение имеет зона корневых волосков, являющаяся к тому же наиболее активной в поглощении веществ из внешней среды. Корневые волоски резко увеличивают площадь взаимодействия протоплазмы с минеральными элементами среды. Активность же их зависит от возраста.

В зоне деления и растяжения ярко выражена избирательность в поглощении и происходит интенсивный синтез структурных элементов клеток. Поэтому адсорбционное и неметаболическое связывание минеральных веществ в этих зонах весьма незначительно. В результате плотного расположения клеток в меристеме кончика корня доступ кислорода сюда сильно затрудняется. Кроме того, меристема сама по себе отличается незначительной активностью окислительных процессов, и поэтому, как известно, в ней происходит даже образование спирта (Гринева, 1963). В зоне же корневых волосков преобладает распад структурных элементов протоплазмы над их новообразованием и возникает односторонний ток веществ от поверхностных эпидермальных клеток к проводящим сосудам.

По мнению Н. Г. Потапова (1962), высокий уровень дыхания в зоне корневых волосков и задержка синтеза белка указывают на то, что дыхание обуславливает образование непрочных соединений с более высоким энергетическим уровнем при взаимодействии

адсорбированных элементов внешней среды с компонентами клеток, а также создание полярности тканей корня. Но при этом поглощенные элементы не включаются в конструктивный обмен веществ, а образуют непрочные соединения, в которых поглощенные ионы не теряют своих индивидуальных свойств. При прохождении пути от поглощающих клеток до проводящих сосудов приобретенная энергия теряется и вещества выделяются в сосуды в таком же виде, в каком они были адсорбированы из наружного раствора. Таким образом, неметаболическое поглощение и передвижение происходит в зоне корневых волосков и не является простым засасыванием минеральных веществ с транспирационным током. Решающее значение в неметаболическом поглощении приобретают силы электростатического притяжения Ван-дер-Ваальса, а в метаболическом доминирует образование ковалентных связей.

При введении в раствор Кнопса дыхательных наркотиков — радонистого аммония, этилового спирта, хлороформа — от 0,01 до 0,3% в опытах Н. В. Войтенко (1948) происходило снижение скорости выделения пасоки в линейной зависимости от концентрации наркотиков. В бескислородной среде тоже значительно снижалось выделение пасоки, но «плач» не прекращался. Эти явления обусловлены тем, что поглощение идет за счет аэробного дыхания, а при отсутствии кислорода — за счет энергии анаэробного дыхания. Последнее связано с большей затратой органических веществ. Поэтому более старые корни, у которых запас органических веществ большой, слабее снижают поглотительную деятельность в бескислородной среде, чем молодые корни. По Н. В. Войтенко (1948), глубоко проникшие в почву корни находятся в условиях кислородной недостаточности и поглотительная деятельность их осуществляется за счет энергии анаэробного дыхания и питательных веществ, притекающих из надземной части.

Хотя общепризнано, что наиболее активно поглощающей частью корней является зона корневых волосков, немало достоверных экспериментальных данных о способности и более старых базальных участков корней поглощать и снабжать надземные органы водой и элементами минерального питания.

А. Л. Курсанов (1953) рассматривает корневую систему как неравномерно действующий, но и в высшей степени лабильный и оперативный орган, обладающий большим запасом потенциальной поглотительной мощности, деятельность которого на различных участках быстро меняется в зависимости от ситуации и потребностей растения, позволяющий легко использовать местные очаги питательных веществ. По его наблюдениям, при соприкосновении небольшой части корневой системы яровой пшеницы с гранулой фосфора поглощающая активность корней, контактирующих с источником фосфора, возрастает в 20—30 раз.

Пользуясь фотометрическим методом Н. Е. Hayward (1942) и Р. У. Крамер (1946) установили, что у древесных растений в погло-

щении воды участвуют не только молодые части корня, но и опробковевшие оболочки клеток.

В процессе роста и развития корневая система подавляющего большинства растений уходит в глубокие подпахотные слои. А. П. Модестов (1915, 1932) обратил внимание на исключительно большую роль той незначительной части корней, даже единичных проникающих в глубокие толщи почвогрунта, в водоснабжении растений, особенно в засушливых условиях.

Обычно по мере углубления содержание корней в почве и грунте закономерно убывает. Но глубоко проникающая малая часть корневой системы, находясь в сравнительно лучших условиях влажности, выполняет значительную долю работы в снабжении водой надземных органов растения. Глубоко проникающие корни не только снабжают надземные части влагой и поглощают элементы минерального питания, но и способствуют усвоению питательных веществ корнями, расположенными в верхних иссушенных слоях почвы. Опыты J. F. Brezealle (1929) показали возможность усвоения корнями K_2O из сухой почвы, где влажность близка к мертвому запасу, если часть корней размещалась во влажной среде. Это может происходить благодаря выделению воды корнями, которые располагаются в достаточно увлажненных слоях почвы. Б. А. Чижев (1940) часть корней яровой пшеницы размещал в пробирках с сухой почвой, а другую часть в эрленмейеровских колбочках с водной смесью Гельригеля. Определение влажности почвы в пробирках через некоторое время показало, что она повысилась с 4 до 16%.

О. Г. Грамматикати (1955, 1957), работая с озимой пшеницей, кукурузой, подсолнечником, установил, что роль тех немногочисленных корней, проникающих в почву глубоко, в питании растений чрезвычайно велика. Корни верхних горизонтов почвы способны поглощать питательные вещества из сухой почвы при условии, если глубоко идущие корни поглощают воду и выделяют ее в сухую почву пахотного горизонта. Установлено, что глубоко идущие корни работают с огромной скоростью. В полевых опытах в условиях структурных предкавказских черноземов Ростовской области и на темно-каштановых среднесуглинистых почвах в Заволжье снижение расхода воды по слоям почвы по мере углубления не происходило. Так, на глубину 120 см проникло только 35 корней, что почти в 10 раз меньше находящихся на глубине 60 см. Расход же воды из слоя почвы 40—60 см за период вегетации почти равен таковому из слоя 100—120 см. Автор объясняет, что основная масса корней во второй период вегетации растений находится в иссушенной почве, в то время как в глубоких слоях имеется легкодоступная вода, которую немногочисленные корни интенсивно используют в течение более длительного периода (табл. 3).

В опытах Л. Н. Ивониной (19686) с тонковолокнистым хлопчатником концентрация азота в пасоке корней подпахотных слоев

меньше концентрации азота в пасоке всей массы корней, однако она составляет значительную величину — от 30 до 50%. При пересыхании пахотных слоев снабжение растений водой и минеральными солями производится в основном корнями глубоких подпахотных слоев. Следовательно, урожай зависит от состояния не только пахотного слоя, но и подпахотных слоев.

Таблица 3. Расход воды за период вегетации из различных слоев почвы и распространение корневой системы кукурузы (по Грамматикати, 1957)

Слой почвы, см	Расход воды из слоя, куб. м/га	Глубина слоя, см	Число корней на 1 кв. м
0—20	699	20	783
20—40	519	40	408
40—60	242	60	375
60—80	214	80	321
80—100	204	100	162
100—120	202	120	35
120—140	180	140	19
140—160	118	160	10
160—180	66	180	3
180—200	50	200	1

Глубинные корни, как утверждал А. В. Гурский (1939), восполняют зимнюю транспирацию побегов многих древесных пород. Безусловно, роль глубинных корней сильно возрастает в засушливый период. Но при нормальной влажности почвы большая масса корней, сосредоточенная в её верхних слоях, играет более существенную роль в водоснабжении и поглощении питательных веществ из почвы (Ажгалиев, Байтулин, 1971а, б).

Как показали опыты И. И. Колосова (1954, 1962) с конскими бобами и применением радиоактивного P^{32} при изолированном питании главного, крупных и мелких боковых корней, стержневой корень подавал в надземные органы в 15—20 раз больше фосфора, чем боковой. Это связано с более развитой проводящей системой в главном корне, чем в боковых; он обеспечивает большее передвижение воды с растворенными в ней питательными веществами к стеблю и быстрое освобождение поглощающей поверхности клеток корня. Интенсивность поглотительной деятельности корней зависит и от притока к ним ассимилятов, что обеспечивается более сильным развитием ситовидных трубок флоэмы главного корня, чем боковых корней. Столь высокая поглощающая способность главного корня имеет важное значение в ранний период развития растений, когда боковые корни только начинают формироваться и питание совершается в основном через главный интенсивно развивающийся корень.

Вместе с тем большое значение в снабжении растений водой и питательными веществами принадлежит боковым корням, поскольку их общее число на одно растение сравнительно велико, и, имея высокую степень ветвления и большое количество волосков на деятельных участках, они сильно увеличивают поверхность соприкосновения и взаимодействия корневой системы с почвой. Поэтому необходимо добиваться более мощного развития всей корневой системы со всеми ее разветвлениями (Колосов, 1962).

Между первичной и вторичной корневой системой злаков существует не только разница во времени и месте образования, но они различаются по анатомо-морфологическим признакам и характеру функциональной деятельности (Красовская, 1947, 1952; Носатовский, 1950). Различия в строении и физиологии зародышевых и узловых корней в первую очередь объясняются различными условиями, в которых происходит их образование. Зародышевые корни начинают развиваться рано, когда влажность почвы достаточно велика и быстро устремляются вниз, достигая значительной глубины к моменту кущения. Вследствие этого их активная зона всегда находится в достаточно увлажненных почвенных горизонтах. Кроме того, они ветвятся сильнее вторичных корней и образуют более густую сеть, пронизывающую почву во всех направлениях.

Опыты Н. С. Мечетного (1963) с удалением различных корней в разные фазы развития яровой пшеницы показали, что обрыв зародышевых корней резко уменьшает длину колоса, озерненность, вес 1000 зерен. Удаление вторичных корней в неблагоприятные годы почти не отражается на продуктивности, а иногда даже происходит повышение веса 1000 зерен; в благоприятные годы значимость вторичных корней сильно возрастает.

Как следует из опытов П. Н. Богданова (1947), при своевременном развитии вторичных корней и их бесперебойной работе получают высокие урожаи. В связи с этим сорта с ранним образованием вторичных корней являются крайне ценными. Ряд авторов (Кравцов, 1928; Красовская, 1947; Иванов, 1948) по этой причине считают, что ранние посевы яровой пшеницы в засушливых районах дают лучшие результаты, так как во влажных почвах обеспечивается не только более мощное развитие первичной корневой системы, но и происходит нормальное образование и сильное развитие вторичных корней. Мощность вторичной корневой системы хлебных злаков зависит от многих условий.

Ж. Т. Spencer (1941) довольно скептически относился к роли зародышевых корней кукурузы. Он отмечал, что у этой культуры уже на третьей неделе первое междоузлие обнаруживает признаки гниения от повреждения, а на пятой неделе, когда вторичные корни достигают довольно мощного развития, зародышевые корни почти полностью отмерли. Однако опыты И. В. Мосолова и Н. В. Пановой (1958) по методу изолированного питания зародышевых и вторичных корней кукурузы в водных культурах смеси Кнопа показа-

ли, что удаление зародышевых корней из питательной среды приводит к резкому снижению поступления фосфора (P^{32}) в растение, как и при выключении вторичных корней. При благоприятных условиях водоснабжения и питательного режима основная роль в питании растений кукурузы принадлежит вторичным корням, а при относительно трудных условиях водоснабжения зародышевые корни активно функционируют более длительный период. В разные фазы развития растений отдельные типы корней кукурузы функционируют с неодинаковой интенсивностью. До появления и значительного развития вторичных корней снабжение растений питательными веществами осуществляется зародышевыми корнями. С появлением четвертого-пятого листа доля вторичных корней в снабжении растений начинает преобладать, в фазу выметывания роль зародышевых корней намного снижается (Бондаренко, 1966).

ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ ФАКТОРОВ НА ПОГЛОТИТЕЛЬНУЮ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ КОРНЯ

Поглощение веществ корнем растения — очень сложный физиологический процесс, связанный с рядом обстоятельств и прежде всего с физико-химическими водными свойствами почв.

Все факторы, оказывающие в той или иной степени влияние на рост и развитие корневой системы растений, вызывают определенные изменения и характера поглотительной деятельности корней. В условиях благоприятного водного режима улучшается развитие самого корня и в особенности значительно увеличивается активно поглощающая поверхность его, усиливается подача пасоки (Петин, Берко, 1961), повышается оводненность клеток и самого корня. В опытах Р. Ш. Гильдеева (1950) корни кукурузы выдерживались в течение различного времени в больших эксикаторах над концентрированной серной кислотой, и тем создавался различный дефицит влаги в корнях. Содержание воды в корнях от 90% до постановки опытов доходило постепенно до 24, 15% от веса сырых корней. Даже слабое подсушивание корней приводило к снижению количества подаваемой ими пасоки в 2—3 раза, содержание К в 5—7 раз, а Р — в 10 раз по сравнению с неподсушенными корнями. При подсыхании резко уменьшилась поглощающая поверхность корневой системы и значительно снизилась интенсивность ее деятельности.

На поглотительную деятельность корневой системы растений огромное влияние оказывает и газовый состав корнеобитаемой среды. Причем особенно большое значение придается содержанию кислорода. Как отмечал W. A. Cannon (1932), корни растений получают кислород из двух источников — из окружающей среды и побега. Из побега в корень кислород поступает в качестве продукта фотосинтеза. Кислород, полученный в результате фотосинтеза,

G. F. Beardsley, W. A. Cannon (1930) называли «внутренним» кислородом, который играет важную роль в аэрации тканей вечнозеленых растений

Считают, что интенсивность метаболического поглощения кислорода корнем не зависит от концентрации кислорода в субстрате, если она выше критического кислородного уровня. Если концентрация O_2 на поверхности корня становится ниже этого уровня, интенсивность поглощения кислорода регулируется диффузией (Leman, Wiegand, 1962). K. Lawton (1950), Н. Т. Hopkins и др., (1950), D. G. Harris, C. H. M. von Bavel (1957a) подчеркивают огромное влияние недостаточной аэрации на поглощение К. Анализируя последние литературные сведения, они утверждают, что содержание в субстрате O_2 ниже 3% сильно снижает интенсивность поглощения К и Р и в меньшей степени отражается на поглощении Са.

Одним из важных эдафических факторов, оказывающих существенное благоприятное влияние на рост корневой системы, как уже отмечалось, является аэрация. Но разные виды растений не одинаково реагируют на недостаток кислорода в почве. Как показали опыты Т. Я. Чукасли (1966), у всех изученных им сортов виноградной лозы — культуры, чувствительной к аэрации субстрата, в условиях кислородной недостаточности происходило значительное снижение поглотительной деятельности корней, особенно всасывание фосфора. Если при недостатке кислорода источником азотного питания служила нитратная форма азота, то растения легче переносили анаэробные условия, чем при аммиачном источнике питания.

D. G. Harris, C. H. M. von Bavel (1957b) установили, что при отсутствии в субстрате CO_2 деятельность и рост корней протекают, и при значительно меньшем содержании O_2 . Если в субстрате его более 10%, то отрицательное действие на деятельность корневой системы CO_2 проявляется незначительно, если концентрация CO_2 не превышает уровня O_2 .

N. T. Chang, W. E. Loomis (1945) установили, что избыток CO_2 в питательных растворах уменьшает поглощение веществ в убывающем порядке: К, N, Р, Са, Mg, что подтверждают опыты D. G. Harris и C. H. M. von Bavel (1957a).

Кислотность почвы оказывает существенное влияние на процесс поглощения, а следовательно, на использование элементов минерального питания растением (Колосов, 1962). При низкой кислотности почвы растения испытывают фосфорное голодание, недостаток железа, марганца, бора и других микроэлементов, которые находятся в почве в недоступной для растений форме (Рассел, 1955). Кроме того, кислотность среды оказывает глубокое действие на активность ферментных систем путем их ионизации (Потапов, 1967). Корневая система растений способна изменять кислотность среды и создавать в зоне, непосредственно прилегающей к корням, более благоприятные условия рН (Сабинин, 1955).

Реакция среды особенно сильно влияет на поглощение кальция.

Д. Р. Моог и др. (1961) корни 6-дневных проростков ячменя помещали в раствор CaBr_2 при различной рН. При рН 2 происходило выделение Са из корней в окружающий раствор, при рН 3 корни не всасывали Са, при рН 4—9 происходило слабое поглощение, а при рН 10—11 оно резко возросло. Авторы отмечают, что интенсивное потребление Са при рН 11 не связано с обменом веществ и после перенесения корней в воду, в течение 30 мин почти весь поглощенный Са вымывается. Поглощенный Са, по мнению авторов, задерживается на поверхности клеток и существенно влияет на поглощение других ионов корнями. Это связано с тем, что кальций выполняет большую роль в регулировании поступления веществ в клетки корня (Tanada, 1955; Leggett, Epstein, 1956), оказывая положительное действие на транспорт как катионов, так и анионов.

Засоление почвы создает не только физиологическую сухость, но и нарушает нормальный процесс поглощения путем изменения проницаемости клеточных мембран. При этом наблюдается преимущественно пассивное поглощение ионов (Генкель, Колотова, Щербаков, 1944).

В опытах С. D. Foy и др. (1965) растение более чувствительного к Al сорта пшеницы Монон сильнее реагирует на известкование, чем устойчивый сорт Атлас 66. При низкой дозе известки поглощение Р было выше у устойчивого сорта, а при высокой дозе фосфора, напротив, сильнее его поглощал менее устойчивый сорт. Причину интенсивного поглощения Са, К и Р пшеницей устойчивого к Al сорта Атлас 66 авторы видят в усилении ветвления корней и изменении рН вокруг корней растений.

При удобрении физиологической кислой солью аммиачной селитры корень заряжается более положительно и уменьшается его способность впитывать катионы, а адсорбция анионов усиливается (Гребинский, Рубанюк, 1964). В среде, содержащей катионы, погложительная емкость корней выше, чем в среде, в которой присутствуют только анионы (Wiersum, Bakela, 1959).

А. Л. Курсанов, Э. И. Выскребенцева (1960) установили, что минеральный Р, абсорбируемый корнями тыквы, очень быстро включается в реакции обмена веществ при помощи гликолиза и дыхания в АТФ, прежде всего входит в состав нуклеотидов, затем — в фосфорилированные сахара, нуклеиновые кислоты и другие фосфорорганические соединения. Энергия окисления, закрепленная в макроэргических фосфатных связях АТФ, используется и на усвоение элементов минерального питания. А. Л. Курсанов и О. Н. Кулаева (1957) показали, что поглотительная деятельность корневой системы зависит от степени обеспеченности растений Р. В то же время было выявлено, что поглощение и включение в реакции обмена самого Р определяются наличием в растении других питательных элементов и в первую очередь азота (Туева, 1960), а также калия (Выскребенцева, 1963а).

Калий, как отмечает Э. И. Выскребенцева (1963а), участвует

в процессах метаболизма Р. При отсутствии К замедляются процессы этерификации поглощаемого фосфора, что приводит к снижению уровня макроэргических нуклеотидов, ограничивается синтез других фосфорорганических соединений.

Давно замечено, что недостаток К приводит к нарушению углеводного и азотистого обмена растений. Однако, как правильно отмечает Э. И. Вискребенцева (1963б), изучение изменений, происходящих в растениях при калийном голодании, проводилось без учета метаболизма корневой системы. Между тем, от метаболизма корней зависит и поглощающая его активность. Автор установила, что при калийном голодании в корнях подавляется нормальное функционирование цикла Кребса, вследствие чего тормозится окисление возникающей при гликолизе пировиноградной кислоты и падает общий уровень глютаминовой кислоты, происходит избыточное накопление аланина, серина, аспарагиновой кислоты, возникающих на основе пирувата, оксипирувата и щавелеуксусной кислоты. Накопление этих свободных аминокислот при калийном голодании связано с подавлением синтеза белка.

Синтез аминокислот в корнях оказывает существенное влияние на поступление ассимилятов в корни. Синтез же аминокислот в корнях в свою очередь зависит от степени обеспеченности растений азотом и других факторов. Е. А. Коньюкова, А. А. Анисимов (1956) высказывали предположение о том, что активация синтеза аминокислот в корнях, наблюдаемая при внесении в почву дополнительных источников CO_2 , вызывает энергичное расходование углеводов и органических кислот корнями и вследствие этого ускоряется приток новых ассимилятов из листьев. По мнению некоторых исследователей (Авдонин, 1954), азот, способствуя росту и увеличивая продолжительность жизни листьев, уменьшает интенсивность оттока из них ассимилятов. Однако на основе результатов прямых определений интенсивности оттока А. А. Анисимову (1959) удалось доказать, что по крайней мере у молодых проростков азот, наоборот, ускоряет передвижение ассимилятов из листьев в корни. Исключение азота из питательной смеси и еще в большей степени калия приводит к замедлению оттока ассимилятов из листьев в корни у проростков пшеницы.

У растений риса недостаток азота или фосфора вызывает снижение интенсивности дыхания корней; недостаток калия, наоборот, — повышает. Но это повышение связано с нарушением метаболизма в корнях и с потреблением продуктов распада (Mitsui, Kunitazawa, 1961). При недостатке N, P и K происходит значительное уменьшение содержания органических кислот в корнях риса. В органических фракциях обнаруживаются уксусная, гликолевая, фумаровая, янтарная, щавелевая, яблочная, аконитовая, лимонная, изолимонная, винная и молочная кислоты. Уксусная составляет от 40 до 80% от общего содержания органических кислот (Mitsui e. a., 1961).

Существует определенный уровень минерального питания для каждого сорта растений в конкретных условиях местопроизрастания; уменьшение или увеличение этого оптимального уровня вызывает существенные сдвиги в метаболизме.

Урожай риса бывает наиболее высоким при определенном уровне азотного питания. Более высокие дозы азота вызывают подавление синтеза белка, образуют большое количество растворимого и небелкового азота, оказывающего неблагоприятное влияние на формирование зерна (Tanaka, Patnaik, Abichandani, 1958).

Повышение уровня фосфорного питания оказывает токсическое влияние на растение риса и снижает урожай, а высокие дозы калия не оказывают ощутимого отрицательного влияния (Tanaka, Patnaik, Abichandani, 1958).

Однако О. Machold (1965) отмечает, что при избыточном содержании P^{32} в растворе Хюгланда поглощение азота и синтез белка в корнях кукурузы происходят без особых изменений даже в том случае, если рост корней угнетался. По всей вероятности, такая различная реакция на повышение дозы фосфора различных культур еще раз свидетельствует о специфическом характере питания рисового растения в условиях затопления.

В последнее время придается важное значение кальцию как регулятору поглощения ионов корневой системой растений. Е. Epstein (1960) установил, что Са ингибирует поглощение Li и Na и стимулирует всасывание K, Rb и Cs при одновременном нахождении этих ионов в растворе. Присутствие Са снижает интенсивность поглощения Mg корнями ячменя (Moore e. a., 1961). При отсутствии Са резко усиливается поглощение Mg. Кальций входит в состав ферментов и по своему влиянию на них нередко является антагонистом Mg, ингибируя ферменты, которые активизируются магнием — пируватфосфокиназу, аргининсукцинатсинтетазу и др. (Потапов, 1967). Магний ингибирует поглощение лития из раствора, содержащего Li и K (Мазель, 1965).

Опыты Ю. Я. Мазель (1965) показали, что поглощение Са корневой системой кукурузы и подсолнечника зависит не от абсолютной концентрации K в растворе, а от соотношения Са:K. При величине соотношений Са:K, равной 1:100, поглощение Са снизилось на 50%. Но специфичности в действии различных одновалентных катионов на поглощение Са не наблюдалось. Двухвалентные катионы снижают поглощение Са сильнее, чем одновалентные. При одинаковых соотношениях Sr:Са или Ba:Са поглощение Са снизилось на 50%.

Как известно, Е. Epstein, J. Leggett (1954) предполагали, что Са и Sr переносятся одним типом переносчиков. Опираясь на эту гипотезу, Ю. Я. Мазель (1965) считает, что такой характер реакции различных ионов на поглощение корнями растений связан с тем, что Са, Sr и, очевидно, Ba переносятся одним типом пере-

носчиков, а одновалентные — другим. Действие Mg на поглощение Са корнями занимает промежуточное положение между действиями Sr и Ba, с одной стороны, и Na и K — с другой.

Характер взаимоотношений различных ионов на активность их поглощения корнями довольно сложный и еще детально не изучен.

«Еще Леб ясно сформулировал представление об антагонизме ионов и убедительно показал для животных объектов ядовитость чистых солей и обеззараживающее влияние их смесей в определенных соотношениях. Остергаут (Osterhout, 1907) подтвердил правильность выводов Леба и для растительных объектов» (Потапов, 1967, с. 67). Это явление, названное физиологическим антагонизмом, служит теоретической основой для разработки питательных смесей при выращивании живых объектов. «Наряду с этим было сформулировано представление об антагонизме ионов при их поглощении живой клеткой, так называемый физико-химический антагонизм ионов. Из него следовало, что одноименно заряженные ионы мешают друг другу при их поступлении в клетку» (Потапов, 1967, с. 67).

Однако немало фактов о независимости и синергизме проникающих в клетку корня одноименно заряженных ионов минеральных солей. На метаболическом пути поглощения, как отмечает Н. Г. Потапов (1967), не происходит конкурентных соотношений между основными одноименно заряженными метаболитами при их взаимодействии с поглощающей поверхностью корня. Это связано с тем, что при первичном связывании метаболитов протоплазмой решающее значение имеют химические реакции, образование ковалентных связей с характерными для каждого поглощаемого иона акцептора на поверхности протоплазмы.

Широкие исследования В. П. Дадыкина (1952) влияния температурного фактора на растения в условиях Крайнего Севера показали, что низкие температуры сильно подавляют поступление азота в растения. З. О. Журбицкий и Д. В. Штраусберг (1954) дифференцированно изучали влияние температурного фактора на поглощение корнями овса P^{32} , N^{14} и Ca^{45} при раздельном воздействии на надземную массу и корневую систему. При повышении температуры питательного раствора на 10° интенсивность поглощения фосфора на весовую единицу увеличивалась почти вдвое, а при повышении температуры воздуха и снижении температуры раствора она возрастала только на 14—27%. Повышение температуры корнеобитаемой зоны увеличивает поглощение и азота. При снижении температуры до 5° поступление азота снижается более резко, чем фосфора. Корни способны поглощать фосфор и при значительно низких температурах. Корни даже у такого теплолюбивого растения, как огурцы, потребляют значительное количество фосфора при 0° корнеобитаемой среды. Поступление же кальция в меньшей степени зависит от ее температуры. Авторы считают, что по ослаблению усвоения растениями с понижением температуры изучавшиеся ими

элементы минерального питания можно расположить в такой ряд: $\text{Ca} > \text{P} > \text{N}$.

R. M. Davis, J. C. Lingle (1961) отмечали подавление роста побегов томатов при действии низкой температуры на корни. Однако авторы не связывали это с уровнем поступающих в растение минеральных элементов питания и считали, что при изменении температуры корнеобитаемой среды не наблюдается прямой зависимости роста побегов от поступающих минеральных веществ. Все объясняется тем, что в корнях происходит синтез веществ, необходимых для роста побегов, а скорость их синтеза зависит уже от температуры корнеобитаемой среды.

Опыты Р. Л. Винокур (1963) показали, что температура корнеобитаемой среды существенно влияет на синтез белкового азота в листьях и на рост растений тыквы. При относительно высокой температуре, не повреждающей ткани корня (27°), происходит более интенсивное поступление азота в корни и более энергичное его передвижение в надземные органы, где азот активно включается в синтез белка. При пониженных температурах (при 17° и, особенно, при 10°) корнеобитаемой среды превращение поступившего в корни нитратного азота задерживается на аминной и амидной формах. При высокой температуре (27°) в 3 раза увеличилось выделение пасоки, чем при 17° и несмотря на низкую концентрацию нитратного азота в пасоке при высокой температуре (за счет большого выделения пасоки) вынос нитратного азота с пасокой был в 2 раза больше, чем при 17 и 10° .

Медленное поглощение азота при снижении температуры в зоне корней обуславливает замедленное развитие растений, а ослабление интенсивности поступления фосфора — низкий урожай зерна (Коровин и др., 1961).

З. В. Титова, С. С. Андреев (1966) отмечают неодинаковый характер воздействия низкой температуры в зоне корней на рост различных видов растений: по их наблюдениям, пониженная температура ($8-10^\circ$) снижала рост корней кукурузы на 60% по сравнению с контролем ($24-26^\circ$) и не оказала заметного влияния на рост корней овса. Процессы же поглощения фосфора и включения его в метаболизм коррелировали с интенсивностью роста, мало изменялись в опытах у овса и резко подавлялись у кукурузы при понижении температуры в зоне корней.

По данным исследований Т. Я. Чкуасели (1966), повышение температуры в ризосфере корней виноградной лозы с 10 до 20 и 30° вызывает усиление интенсивности поглощения в 2 раза, т. е. температурный коэффициент $Q_{10}=2$. Дальнейшее повышение температуры до 40° вызывает значительное уменьшение температурного коэффициента, что указывает на угнетающее действие высоких температур на функциональную деятельность корней.

Существенное влияние на поглотительную функцию корня оказывает степень освещения и качество света. В опытах Т. Tanada

(1957) облучение ультрафиолетовыми лучами увеличивало потребление Rb корнями маш-фасоли (*Phaseolus aureus*) при отсутствии Са и Mg и уменьшало поглощение Rb в присутствии этих двухвалентных катионов. Са стимулирует всасывание Rb необлученными корнями маш-фасоли. Результаты показывают, что обработка корневой хелатом кальция в значительной степени снижает вредное действие ультрафиолетовых лучей.

В опытах И. М. Толмачева, О. О. Ясниковой (1960) проростки пшеницы и кукурузы выращивались на смеси Кнопа при красном или синем свете. Через 3—10 дней в смесь добавляли $\text{Ca}^{45}\text{Cl}_2$. Проростки, выращиваемые при синем свете, содержали Ca^{45} больше, чем проростки, выросшие при красном свете.

Освещение листа усиливает поглощение корневой системы $\text{P}^{32,35}$, Ca^{48} . В случае, если в атмосфере нет CO_2 , то на свету происходит еще более интенсивное поступление анионов, но не катионов.

Одно из возможных объяснений механизма влияния света на поступление элементов питания при отсутствии в воздухе CO_2 состоит в том, что при освещении в зеленых частях растений происходит фотовосстановление нативных окисленных продуктов дыхания, в частности органических кислот. Чем выше содержание свободных органических кислот, тем меньше анионов (А. и Д. Гродзинские, 1961). Чем выше количество CO_2 в воздухе, тем ниже уровень поглощения нитратов корнем растения (Паршиков, 1961).

СИНТЕТИЧЕСКАЯ ФУНКЦИЯ КОРНЯ

Долгое время корневой системе отводилась весьма ограниченная функциональная роль. Ее рассматривали как орган, поглощающий и проводящий воду и элементы минерального питания в надземные органы без изменений, как орган, служащий для прикрепления растений к субстрату. И редко обращали внимание на корень как орган, где происходит накопление запасных веществ и на его роль в вегетативном размножении растений. Считалось, что поглощенные корнем минеральные вещества в неизменном виде поступают в центральные сосуды корня и с восходящим транспирационным током проникают в листья и другие растущие надземные органы, где и вовлекаются в процессы синтеза. Однако, как отмечает В. О. Казарян (1969), еще в конце XIX в. обращали внимание на участие корней в метаболических процессах, когда В. Frank (1887) впервые обнаружил восстановление нитратов в корневой системе.

Давно известно, что в составе восходящего тока растений кроме минеральных солей находятся и некоторые органические вещества, главным образом сахаристые. Однако содержание сахаров считали временным явлением, и жидкость, перемещающаяся по древесине из корней в испаряющие листья, рассматривалась как сок, мало отличающийся от родниковой воды (Pfeffer, 1897), или как чрез-

вычайно разведенный раствор необходимых для растений солей, которые можно сравнить с обыкновенной питьевой водой (Sachs, 1865).

Изучая физиологию и строение древесины, Е. Ф. Вотчал (1914, 1916) высказал сомнение в отношении общепризнанного взгляда на физиологическую роль восходящего тока растений; автор считает, что последний выполняет более сложную функцию, чем снабжение надземных органов растений водой и минеральным питанием. Кроме того, в пасоке Е. Ф. Вотчал (1916) обнаружил фермент диастазу и высказал предположение о возможности содержания и других ферментов, характерных для внутреннего химизма дыхательных процессов.

Л. С. Литвинов (1927) сообщил факты по обнаружению в пасоке аминокислот и ряда других органических кислот. Причем содержание органических веществ в пасоке было тем больше, чем выше концентрация питательного раствора. Затем И. Е. Быков (1928, 1929) установил, что азотистые соединения перерабатываются и задерживаются в значительных количествах в корнях; Н. Г. Потапов (1936) подтвердил превращение в корнях неорганических форм азота в органические. О. Ф. Туева и С. А. Самойлова (1948) обнаружили в пасоке органический фосфор.

Все это свидетельствовало о том, что поглощенные минеральные вещества превращаются в корневой системе в сложные органические соединения. Часть их затрачивается на рост корня, а остальные поступают в надземные органы растений.

Идею о том, что в корнях происходит синтез органических соединений более четко обосновал Д. А. Сабинин (1940, 1949). Он более определенно указал на многогранную роль корневой системы в общем обмене веществ растений, считая, что она не является простым проводником воды и минеральных веществ, а в ней протекают процессы переработки поглощенных неорганических соединений. Выводы Д. А. Сабинина оказали огромное влияние на расширение и углубление исследований в этом направлении.

Эксперименты И. И. Колосова и С. Ф. Ухиной (1954) в стерильных условиях с применением радиоактивных форм фосфора (P^{31} и P^{32}) показали, что поглощенный фосфор включается в корнях в синтез нуклеопротейдов и липоидов, а азот, поглощаемый в форме NO_3 , — восстанавливается до NH_4 и включается в синтез аминокислот и амидов. У некоторых растений авторы обнаружили в пасоке до 13 аминокислот.

Высокая регенеративная способность корней и хороший рост их на простых синтетических средах в изолированной культуре, как отмечал А. Л. Курсанов (1958), позволяют считать, что среди других гетеротрофных тканей корни обладают наибольшей метаболической самостоятельностью.

О синтетической деятельности корней часто судят по составу органических веществ в пасоке растений. В ней обнаружены орга-

нические соединения азота (Потапов и др., 1936; Колосов, Ухина, 1954; Митюшова, 1955; Кулаева и др., 1957; Кретович и др., 1959), фосфора (Домонтович, 1928; Потапов и др., 1936; Туева, Самойлова, 1948; Колосов, Ухина, 1954; Потапов, 1958), серы (Потапов, Фейер, 1955), органические кислоты (Курсанов, Кулаева, 1957). Состав органических кислот и аминокислот в пасоке и корнях одного и того же растения сходен (Курсанов, 1957; Курсанов, Кулаева, 1957), но специфичен для отдельных видов и групп растений (Mothes, 1956).

Как известно, азот усваивается растениями в окисленной форме в виде нитратного иона NO_3 или в восстановленной форме в виде иона аммония NH_4 . Н. Г. Потапов и др. (1936) показали, что значительная часть поглощенных корнями минеральных соединений азота обнаруживается в пасоке в аммиачной и даже органической форме. В. Л. Кретович и др. (1960) в пасоке тыквы, подкормленной $\text{N}^{15}\text{H}_4\text{NO}_3$, кроме NO_3 и NH_4 обнаружили даже белки и в довольно большом количестве глютамин и аспарагин.

По данным Н. Б. Бекмухамедовой (1961), концентрация аминокислот в пасоке кукурузы была в 1,5—2 раза выше при выращивании на аммиачном источнике азота, чем на нитратном. Следовательно, по аммиачному фону в корнях кукурузы образование аминокислот протекает быстрее, чем по нитратному фону.

Установлено, что аммонийные соединения при поступлении в корни полностью трансформируются там в аминокислоты. При нитратном питании азот не успевает полностью включиться в аминокислоты, восстановление значительной их части и включение в аминокислоты завершаются уже в листьях (Турчин и др., 1956). Поэтому при подкормке мочевиной, где азот находится в восстановленной форме, он в корнях быстро включается без затраты энергии на восстановление в аминокислоты. Первичная фиксация азота в корнях идет через аланин, аспарагиновую и глутаминовую кислоты (Сытник и др., 1972). О том, что азот включается в аминокислоты, а затем и в белок непосредственно в корнях, экспериментально установлено с применением стабильного изотопа N^{15} .

Исследуя особенности состава азотистых соединений в пасоке растений, подвергнутых суховету, И. В. Цветкова и И. Н. Воронина (1960) установили, что при действии суховеты в корне возрастает количество минеральных соединений азота, т. е. азота нитратного и аммиачного, за счет резкого падения азота аминокислот и амидов в результате ослабления синтетических процессов в корнях.

Количество и концентрация аминокислот в пасоке сильно изменяется в связи с возрастом и физиологическим состоянием растений. Как отмечают К. М. Сытник и др. (1972), в биосинтезе и превращении белковых веществ, липидов, углеводов, участвуют нуклеотиды как коферменты определенных ферментных систем. Наиболее богаты свободными нуклеотидами корни проростков и молодых растений. Это связано с активностью синтетических процессов

в молодых корнях. По мере старения корней содержание нуклеотидов резко снижается.

Синтез аминокислот нельзя считать специфической функцией корней. Он осуществляется и в надземной части растений. Распределение этой функции между корневой системой и надземными органами определяется по особенностям самого организма и условиям внешней среды (Потапов, 1958).

В опытах Н. Б. Бекмухамедовой (1964) в условиях водных культур с кукурузой Краснодарский гибрид 1/49 растение в фазу выметывания метелки в течение 10 дней держали на водопроводной воде для освобождения корней от избытка азота, а затем переносили в сосуды с питательной смесью. На питательном растворе с аммиачным или нитратным азотом его выдерживали в течение 30 мин, 3, 6, 12, 24, 48 ч, а затем помещали в водопроводную воду, и проводился сбор пасоки в течение 4 ч. Анализ пасоки показал, что уже через 30 мин после пребывания растения на питательной смеси, содержащей нитратный или аммиачный азот, в ней увеличилось содержание общего азота по сравнению с контролем. По мере увеличения экспозиции повышалось количество аминокислот и амидов. Аммиак, поступающий в корень, почти весь связывался в органические соединения, в основном в амидглютамин.

Как показали исследования А. А. Тимофеевой (1964а), меристема кончика корня кукурузы и зона растяжения не принимают участия в снабжении надземной части свободными аминокислотами. Наибольшее количество органических соединений азота находится на протяжении 1—5 см от кончика корня и совпадает с зоной корневых волосков. Следовательно, зона синтеза органических соединений азота в корневой системе кукурузы находится на протяжении 1—5 см кончика корня. По определению Л. Н. Ивониной (1968б), наибольшее содержание аминокислот в корнях хлопчатника наблюдается в зоне корневых волосков, на последующих участках количество их падает, а в базальной части аминокислоты оно незначительно. Это свидетельствует о локализации синтеза аминокислот в зоне корневых волосков.

Исследования последних лет позволяют характеризовать корневую систему как орган специфического обмена веществ. В периоды интенсивной деятельности корней значительная часть ассимилянтов направляется из листьев прямо в корни. По А. Л. Курсанову (1953, 1957), механизм превращения в корнях поглощенного азота протекает следующим образом. Из листьев в корни направляется до половины всех продуктов фотосинтеза в виде сахарозы, которые там окисляются до органических кислот. Промежуточные продукты дыхания (главным образом органические кислоты), образующиеся в поглощающей зоне корней в процессе окислительного распада углеводов, служат акцепторами и осуществляют первичную фиксацию NH_2 -групп. Азот аммиачных солей включается в аминные группы аминокислот и амидные группы аспарагина и глю-

тамина. У некоторых растений роль первичных продуктов ассимиляции азота выполняют образующиеся в корнях аллантоин и цитруллин. В корнях разных видов растений характер первичных превращений различен, поэтому состав азотсодержащих органических соединений их в пасоке тоже будет неодинаковым.

Установлено, что из 20 аминокислот, составляющих белок у растений, более 15 образуется в корнях. А. Л. Курсанов (1954) в пасоке тыквы обнаружил до 14 аминокислот.

В корнях происходит первичное превращение и фосфора, который включается в нуклеотиды (АТФ), а затем богатые энергией остатки фосфорной кислоты переносятся на сахара, активируют их, а также принимают участие в синтезе белков и нуклеиновых кислот.

По наблюдениям А. Л. Курсанова, Э. И. Выхребенцевой (1960), поступающий в корни тыквы P^{32} в первые 30 с входил в состав нуклеотидов на 30%, а через 3—5 мин — почти на 70%. При введении в среду ингибитора, задерживающего процесс окислительного фосфорилирования, происходит резкое уменьшение в корнях органических соединений фосфора, особенно АТФ, увеличивается неорганический фосфор, прекращается поглощение ионов. Следовательно, условия, способствующие первичному превращению поступающих в корни ионов солей, благоприятствуют дальнейшему поглощению ионов.

Недостаток фосфора вызывает торможение целого ряда реакций в корнях тыквы, вызывает нарушение азотного обмена, приводящее к снижению поглощения корнями аммонийного азота и сокращению выработки целого ряда аминокислот: цистина, пролина, лизина, аминокислоты и особенно резко — аланина (Кулаева и др., 1957).

Как показали исследования Л. Г. Дудченко и К. М. Сытника (1966), при прохождении клеткой корня тыквы различных фаз роста в ней происходит усиленное накопление воды, сухих веществ и различных форм фосфора, но относительное содержание сухих веществ и соединений фосфорных в процессе роста клетки снижается. По мере роста клетки в ней возрастает доля растворимых фосфатов и уменьшается процент нерастворимых форм. В меристематической и растягивающейся клетке преобладает синтез высокомолекулярных фосфорсодержащих веществ, в полностью дифференцированной клетке синтезируются в основном низкомолекулярные фосфорные соединения.

При недостатке фосфора поступающие в корни сахара не могут полностью превратиться в органические кислоты и возвращаются в наземные органы в неизменном состоянии (Курсанов и др., 1954), в связи с чем в корнях и пасоке таких растений, несмотря на благоприятные условия азотного питания, уменьшается количество аминокислот.

Считалось, что многие органические вещества, откладывающиеся

ся в виде запаса в корнях, синтезируются подобно углеводам в листьях, а затем уже оттекают в корни. Однако была экспериментально доказана ошибочность подобной точки зрения в отношении каучука (Прокофьев, 1949; Жданова, 1954).

Способность корней осуществлять синтез разнообразных органических соединений особенно убедительно была показана в опытах с прививками. М. S. Lowman, J. W. Kelly (1946) в плодах томата, привитых на дурман, обнаружили ядовитые алкалоиды, что свидетельствовало об образовании этих алкалоидов в корнях дурмана. Результаты серии работ, проведенных А. А. Шмуком и Г. С. Ильиным, показали, что черенки алкалоидсодержащих растений — табака (*Nicotiana tabacum*), дурмана (*Datura stramonium*), белладонны (*Atropa belladonna*), привитые на корни растений, лишенных этих алкалоидов (томат, паслен), теряют способность синтезировать свойственные им алкалоиды, несмотря на мощное развитие надземных частей. В то же время при обратных прививках побеги томата и паслена на табаке накапливали значительные количества алкалоидов. Это позволило считать, что образование никотина в растении непосредственно связано с деятельностью и свойствами его корневой системы.

Опыты Г. С. Ильина (1955) с подкормкой $\text{NaHC}^{14}\text{O}_3$ табачного растения с удаленной корневой системой показали, что, несмотря на нормальное поступление бикарбоната из питательной среды в надземные органы, содержащийся там никотин не вбирал радиоактивного углерода, а никотин укоренившихся растений оказался меченым C^{14} . Следовательно, включение углерода в биосинтез никотина осуществляется только в корнях. Лишенные корневой системы растения хотя и поглощают меченый углерод, но не способны синтезировать никотин.

В. Ф. Германова (1959) привила настурцию (*Tropaeolum majus*) на корни конского боба, подсолнечника, а также настурции (контроль). Первые два характеризуются высоким содержанием в листьях пигментов: высокой нативностью каталазы и цитохромоксидазы в тканях, превышающих активность этих ферментов в тканях настурции приблизительно в 2—2,5 раза; конский боб — наиболее высоким количеством хлорофилла «а» и «б», низким уровнем ксантофилла, чем в листьях настурции; подсолнечник — наибольшим содержанием каротиноидов, а по количеству хлорофилла близок к конскому бобу. По мере развития настурции на корнях других видов растений происходило постоянное изменение пигментных и ферментных систем в направлении, которое свойственно аппарату подвоя. Под влиянием особенностей корневой системы конского боба и подсолнечника в листьях настурции увеличивалось содержание хлорофилла «а» и «б», каротина. В листьях, привитых на корень конского боба, снизился уровень ксантофилла. Это свидетельствует о том, что синтез хлорофилла и других пигментов зависит от реакций, протекающих в корневой системе. В листьях на-

стурии, привитой на подсолнечник и конский боб, активность каталазы и цитохромоксидазы стала сильнее, чем в контроле.

Проводя прививки альбиносных растений на зеленые, И. Ф. Лященко (1955) наблюдал позеленение первых под влиянием зеленых подвоев. Дальнейшее изучение этого явления дало основание прийти к выводу, что позеленение альбиносных форм подсолнечника вызывается какими-то веществами, которые вырабатываются в корневой системе. Следовательно, корневая система растений играет существенную роль в образовании хлорофилла.

Корни не только влияют на синтез хлорофилла в листьях, но и сами способны синтезировать хлорофилл «а» и «б», а также каротин и ксантофилл (Рубин, Германова, 1956). Б. А. Рубин, В. Ф. Гавриленко (1961) считают, что образование пигментов в корнях происходит только при условии их освещения. Причем синтезированные в корнях пигменты аналогичны пигментам листа и тоже участвуют в общем биосинтезе производных порфиринов. В корнях синтезируется кумарин (Потапов, 1958), кинетиноподобные вещества (Кулаева, 1961), аллантион, цитруллин (Mothes, Engelbrecht, 1954).

В опытах Л. П. Ждановой (1954) в случае прививок рудбекии (*Rudbeckia*) на кок-сагыз (*Taraxacum kok-saghyz*) синтез смол и особенно каучука резко снижался, чем в контрольных прививках кок-сагыз самого на себя. Это позволило предположить, что в корнях кок-сагыз осуществляется самостоятельно синтез смол и каучука за счет неспецифических продуктов фотосинтеза, притекающих из листьев.

Известно, например, что при повреждении или удалении корней прекращается рост проростков, несмотря на достаточность питательных веществ в семядолях. Е. И. Ратнер (1958) сообщает, что у стерильных культур в лабораторных условиях часто наблюдается задержка образования корней под действием стерилизующихся агентов или по другим причинам. В таких случаях приостанавливается рост молодого побега и возобновление его роста происходит лишь после появления корней. Это связано с необходимостью поступления в надземные органы ауксинов, синтезирующихся в кончике корня.

По М. Х. Чайлахян (1950), корни — источник стимуляторов для цветения некоторых длиннодневных растений; кроме того, это основной орган синтеза цитокининов и гиббереллинов. Ауксин преимущественно синтезируется в побегах и в малом количестве в кончиках корня, этилен накапливается во всех тканях (Russel, 1977), а абсцизовая кислота — в кончике корня (Wilkins, Wein, 1974).

В последнее время выяснено, что в тканях корня функционирует много ферментных систем, осуществляющих различные превращения веществ, кроме того, здесь происходит синтез цитохромов и других железосодержащих соединений, принимающих большое участие в поглотительной деятельности корней. Активной частью ци-

тохромной системы являются железопорфирин, или гемы, которые входят также в состав важных для растения ферментов. Особенно богаты гемами молодые меристематические ткани, поэтому в сильно разветвленных корнях растений, имеющих большое число активных точек роста, происходит интенсивный синтез железопорфиринов (Гавриленко, 1963).

Образующиеся в корнях железопорфирины используются для построения каталитических систем, участвующих в окислительном метаболизме корней и генераций энергии, необходимой для процессов поглощения и превращения веществ в клетках корня (Рубин и др., 1964).

В пасоке кукурузы обнаружен ряд органических соединений серы, в том числе физиологически активное соединение пиродоксин, что свидетельствует о синтезе его в корнях (Потапов, Фейер, 1955).

ВЫДЕЛИТЕЛЬНАЯ ФУНКЦИЯ КОРНЯ

Вопрос о выделении корнями минеральных веществ занимает ученых сравнительно давно. Fr. Czarek отмечал, что до него никто не изучал химическую природу корневых выделений, ограничивались лишь проведением с ними реакции на лакмус и вытравливанием этими продуктами каменных плит. Помещая молодые корни растений многих видов в дистиллированную воду или в насыщенную водяными парами среду, когда корни выделяют капельки жидкости, Fr. Czarek установил наличие в этих выделениях азота, калия, фосфорной кислоты, серной кислоты, кальция и других элементов и веществ. Позднее многие исследователи на основе специально поставленных опытов пришли к убеждению о наличии корневых выделений у растений. Однако многие из этих экспериментов имели методические погрешности, и достоверность факта, что корневое выделение является нормальным физиологическим процессом, подвергалась сомнению. Так, Ф. В. Чириков (1916) считал, что органические соединения могут образовываться в корнеобитаемой среде в результате гидролиза веществ клеточных стенок.

Подтверждение корневого выделения как нормального физиологического процесса потребовало проведения тщательных экспериментов. Однако во многих ранних работах на эту тему, как отмечал А. И. Ахромейко (1936), выделение корневой системой минеральных веществ связывали с разностью осмотического давления между клетками корней и внешним раствором, когда корни переносили из питательной смеси в дистиллированную воду или в разбавленный раствор. В таких случаях эти выделения не имеют ничего общего с естественной физиологической функцией растения.

Во избежание вымывающего действия воды на корни растений А. И. Ахромейко (1936) проводил опыты с песчаными культурами, разделив корни растений доноров (горчицы, гречихи, люпина и го-

роха) на 2 пряди и помещая каждую прядь в различные по объему сосуды, вставленные один в другой. Во внутренний сосуд вносили смесь Гельригеля без KH_2PO_4 , в наружный — только KH_2PO_4 . Через 7—10 дней после посадки опытных растений во внутренний сосуд был посеян овес (реципиент) в качестве индикатора: по состоянию его развития определяли количество выделившейся фосфорной кислоты. Как показали результаты опытов, овес достиг наилучшего развития в варианте соприкосновения его корневой системы с корнями горчицы и гречихи, затем — с люпином и наконец — с горохом. Комбинация овса с овсом не дала эффекта.

А. И. Ахромейко (1936) считает, что все растения в отношении выделения корнями фосфорной кислоты можно разделить на 2 группы. К первой он относит злаки, корнеплоды, клубнеплоды, овощные культуры и другие растения, корни которых в нормальных условиях не выделяют фосфорной кислоты. Ко второй группе относит бобовые, масличные и другие культуры, корни которых в нормальных условиях произрастания выделяют фосфорную кислоту. Корни люпина, гороха, гречихи, горчицы и ярового рапса выделяют 14—34% от всего количества фосфорной кислоты, поглощенной надземной массой растения. Выделение корнями минеральных веществ как следствие нормальной физиологической функции растений имеет сезонную ритмичность. Наиболее интенсивное выделение фосфорной кислоты начинается после цветения. В дневные и вечерние часы поглощение преобладает над выделением, в ночные и утренние часы, наоборот, последнее доминирует над первым.

Явление обратного выделения корнями растений поглощенных ионов в наружный раствор подтверждено результатами многочисленных исследований с применением меченых изотопов.

Выделение веществ, в том числе и органических, происходит через корневые волоски (Грюммер, 1957; Курсанов, 1957). Таким образом, наиболее активно поглощающая поверхность корня одновременно активна и в выделении вещества. G. B. Head (1964) наблюдал образование у кончиков корневых волосков капелек жидкости, которые увеличивались в размерах в течение 2—3 суток. L. Kutschera (1960) отмечает отложение капелек масла в корневых волосках у *Cannabis sativa*.

Корни играют значительную роль в почвообразовании, накапливая большую массу органических веществ, при извлечении питательных элементов. Корневые выделения гидролизуют твердые фазы почвы в пределах ризосферы, что способствует мобилизации питательных веществ и повышению содержания подвижных форм кремнекислоты, алюминия, железа и других соединений. Поэтому П. Коссович (1914, 1916) придавал важное значение в питании растений мощности развития ее корневой системы. Чем больше площадь корней, тем интенсивнее могут растения использовать труднорастворимые вещества почвы: ведь при этом увеличивается

площадь соприкосновения корней с почвой. По наблюдениям автора, горчица, обладая способностью исключительно активно использовать фосфорную кислоту фосфоритов, имеет весьма мощную и нежную корневую систему. У льна же, почти не использующего фосфориты, слабо развитая и грубоватая корневая система.

А. В. Петербургский, Г. А. Тарабин (1960) отметили, что выделение ионов водорода тесно связано не только с их обменным поглощением, но и с направлением выведения воды корнями, что выделение ионов водорода и процесс перераспределения воды между различными корнями одного растения, а также их взаимная связь являются важнейшими механизмами воздействия корневой системы на субстрат. Это положение имеет исключительно важное значение для понимания взаимоотношений различных частей корневой системы растений, размещенных на различных глубинах, в условиях разной влажности и питательного достоинства субстрата.

Е. Х. Ремпе, Т. М. Грюнберг (1970) обнаружили в корневых выделениях стерильных растений кукурузы, сахара, свободные аминокислоты (почти половина их представлена аспарагином и цистин+цистеином), полифенольные соединения, витамины группы В, ферменты (инвертазу, мальтазу, протеазу).

В. О. Казарян и К. А. Карапетян (1961) путем хроматографического анализа в корневых выделениях томата и баклажана обнаружили до 10 аминокислот в значительном количестве, а у огурцов — 8. Сахара обнаружить не удалось. Число и количество аминокислот, выделяемые корнями однолетних растений, изменялись в зависимости от фазы развития и достигали максимума в фазе вегетации (меньше в фазе цветения и образования семян).

В. Ф. Купревич (1949, 1954) изучал ферментативную активность корневых выделений 24 видов растений, принадлежащих 16 семействам, в условиях строгой стерильности. Корни растений, выращенные на песке+раствор Прянишникова и на садовой земле, тщательно промывали водопроводной водой, мыльной пеной, стерильной дистиллированной водой, после чего погружали в раствор H_2O_2 на несколько секунд. Проверка показала вполне достаточную стерильность корней растений, пересаживаемых после стерилизации в пробирки с необходимым субстратом для выяснения активности отдельных ферментов. У всех исследованных видов обнаружено ферментативное воздействие на субстрат, отмечена более высокая активность каталазы, инвертазы и амилазы, широко распространены уреазы и фенолазы, особенно тирозиназа. Протеаза обнаружена у 19 видов, действие же целлюлазы и аспарагиназы отмечено значительно реже. Ферментативная активность корневых выделений особенно высока у микоризных растений (овес, яровой ячмень, иван-чай — *Chamaenerium*) и низка у растений, лишенных микоризы (ива, выращенная в воде, крапива — *Urtica*, лен — *Linum* и ромашка — *Matricaria*). У некоторых видов растений (ель) активность ферментов в течение вегетации стабильна, а у других (овес,

ячень, пшеница) снижается с возрастом. На бедном органически-ми веществами субстрате (речной песок) ферментативный аппарат корней характеризуется пониженной активностью либо отсутствием протеаз, а на садовой земле — повышенной их активностью. У капусты и пшеницы, выращенных на садовой почве, обнаружена целлюлоза, отсутствующая у растений, выращенных на речном песке. Таким образом, ферментативная активность корневых выделений высших автотрофных растений позволяет переводить сложные органические вещества почвы в легкоусваиваемые формы.

Т. Я. Чуасели (1966) отмечает, что из биологически активных веществ, выделяемых корнями, большой интерес представляет выделение витаминов, так как некоторые почвенные микроорганизмы не способны к самостоятельному синтезу витаминов и зависят в своей жизнедеятельности от снабжения витаминами извне.

Выделение через корни растений в окружающий субстрат витаминов (биотина и тиамина) отмечал еще в 1939 г. Р. М. West. В настоящее время в корневых выделениях обнаружены биотин, тиамин, инозит, пиродоксин, никотиновая и пантотеновая кислоты (Красильников, 1958; Гвамичава, 1966; Чуасели, 1966). Выведение витаминов корнями зависит от вида растений. Корни гороха выделяют биотин и тиамин в гораздо большем количестве, чем корни кукурузы. Корни томата выделяют витамины в большем количестве, чем корни пшеницы (Гвамичава, 1966). Установлена и сортовая специфичность скорости выделения витаминов, например тиамин (Чуасели, 1966).

Т а б л и ц а 4. Динамика выделения тиаминa из корневой системы виноградной лозы (нмп/мин) на 100 мл (по Чуасели, 1966)

Сорт	18/IV	19/IV	20/IV	21/IV	22/IV	23/IV	24/IV	Сред- нее
Алиготе на 5ББ	20 480	20 588	15 400	20 524	20 308	17 796	19 052	19 169
5ББ	31 744	22 088	24 976	27 980	25 712	28 436	22 336	26 181
3309	27 648	20 580	25 712	27 004	25 744	28 384	23 376	25 492

Выделение витаминов корнями колеблется и в зависимости от возраста растений. Корни гороха, пшеницы и кукурузы в ранних фазах развития выделяют их гораздо больше, чем в фазе плодоношения (Красильников, 1958). Наиболее интенсивное выделение витаминов корнями происходит в те фазы, когда их содержание бывает более высоким в органах растений. Интенсивность выведения отдельных витаминов неодинакова по фазам развития растений. Например, корнями пшеницы и томата максимальное выделение аскорбиновой кислоты наблюдается в фазе кущения, никотиновой — в фазе колошения и тиаминa — в фазе выхода в трубку (Гвамичава, 1966).

Еще в 1883 г. Т. Schwarz отметил наличие слизистого образования вокруг корня растений (Russel, 1977). Затем Н. Г. Холодный (1949), окрашивая генциан-виолетом корни проростков кукурузы, выращенных во влажной воздушной камере с почвой, установил, что слой слизи покрывает кончики корня на протяжении 7—8 мм и в ней имеются клетки, отчленяемые поверхностью корневого чехлика.

При обработке корней проростков растений KMnO_4 и другими окислителями становится видно, что поверхность сосущей части корней покрыта многослойным чехлом из органических соединений, продуцируемых поверхностными тканями растущих корней (Геллер, 1954; Геллер, Табенцкий, 1957).

В последнее время более обстоятельное изучение природы и значения корнеоблекающих слизистых чехлов на кончиках корней провел С. А. Самцевич (1965). Автор установил, что слизистый чехол продуцируется корневым чехликом начиная с первых дней прорастания семян, представляет собой гидрофильный коллоид полисахаридной природы, устойчивый ко многим растворителям. Он обволакивает корневой чехлик, меристему и зону растяжения клеток, а иногда захватывает и часть прилегающей к ней зоны корневых волосков. Диаметр корнеоблекающих слизистых чехлов в 1,8—4,7 раза, а длина в 2,2—14 раз больше корневых чехликов. По ориентировочным подсчетам, корни озимой пшеницы за лето продуцируют в почву не менее 700 куб. м, а кукурузы — более 1250 ц/га слизистого вещества; в нем содержание сухого вещества достигает более 1—2%. Многолетние же растения, корни которых находятся в состоянии роста более длительный период года, чем у однолетних, должны выделить в почву еще больше слизистых веществ. Степень влияния растений на плодородие почвы тесно связана с количеством выделяемых ими в почву слизистых образований.

Н. Г. Холодный (1949) первым, а затем Е. Х. Ремпе, Т. А. Сорокина (1950) показали полное отсутствие бактерий в слизи, покрывающей кончики корней кукурузы. Позднее С. А. Самцевич (1964) установил токсичность ее у ряда растений по отношению к эпифитным и почвенным микробам. Таким образом, слизистое вещество, облекающее кончики растущих корней, защищает последние от массового заселения их микробами — антагонистами и, как полагает А. Leiser (1968), влияет на обмен ионов между почвой и корнем.

Слизистое вещество выполняет большую роль в распространении корней в почве. Оно увлажняет почву, снижая сопротивление последней к проникновению корней, защищает растущие неопробковевшие окончания корней от механических повреждений почвенными частицами, обогащает почву органическими и минеральными веществами. Как отмечает Т. Я. Чукасели (1966), эти слизистые вещества обволакивают корень, создают скользкую по-

верхность и благодаря такой естественной смазке растущий корень легко скользит среди твердых частиц почвы.

РИТМИЧНОСТЬ В РАБОТЕ КОРНЯ

Еще в 1872 г. О. Барнецкий установил, что скорость «плача» у растений в течение суток имеет ритмичный характер даже при постоянных внешних условиях — максимальный в дневное время и минимальный ночью. Причину суточной периодичности функциональной деятельности корней он видел в смене дня и ночи, рассматривал ритмичность превращения веществ как причину периодичности роста растений и обратил внимание на необходимость одновременного изучения «плача» растений и роста корня.

Ныне твердо установлено, что физиологические и биохимические процессы в растительных организмах носят ритмичный характер. В зависимости от длительности периодов различают годовые, сезонные и суточные ритмы, а также ритмы импульсного характера. Последние характеризуются короткими периодами, продолжительностью от нескольких часов до нескольких секунд. Годовые, сезонные и суточные ритмы жизнедеятельности растений выработались в процессе филогенеза как адаптивная реакция к периодически изменяющимся условиям среды. Импульсная же ритмичность не может быть объяснена таким путем, поскольку условия среды не изменяются через столь малые интервалы. Импульсная ритмичность, по И. И. Гунар и др. (1957), обусловлена периодическими изменениями функционального состояния тканей и органов растений. Как известно, после каждой вспышки возбуждения наступает рефрактерный период, во время которого живые ткани не способны реагировать на раздражения. Благодаря этому физиологический процесс протекает импульсно, путем периодической смены фаз возбуждения фазами торможения.

В опытах М. К. Домонтович и А. И. Грошенкова (1929а, б) кукуруза более интенсивно поглощала калий в первую половину дня, фосфаты и нитраты — во вторую, а кальций — ночью. Сопоставляя суточную ритмичность поглощения минеральных солей кукурузой, горохом и пшеницей с характером оттока ассимилянтов у этих растений, Н. Г. Потапов (1940) пришел к выводу, что усиленное поглощение солей связано с тем периодом суток, когда происходит отток ассимилянтов из листьев в корни и усиливается дыхание.

Существует неразрывная связь между фотосинтезом, дыханием и поступлением электролитов в корневую систему растений. В опытах Н. Г. Потапова (1940) при кольцевании хорошо укоренившихся в водной культуре однолетних ветвей ивы и тополя происходило резкое снижение, а через 4—5 суток и полное прекращение поглощения аммония и нитратов. Следовательно, прекращение оттока

ассимилянтов к корневой системе вызывает резкое снижение поглощения электролитов растением.

Экспериментальные данные, полученные И. И. Гунар и др. (1957) с применением изотопного и поляриграфического методов анализа, показали, что поглощение фосфатов, нитратов, сульфатов, калия и кальция различными растениями изменяется за короткие промежутки времени. В течение суток наблюдалось 4—6 периодов поглощения фосфатов, 6—7 периодов поглощения калия, нитратов и кальция и 6—9 периодов поглощения сульфатов.

В целом с такой же ритмичностью, как и выделение пасоки в течение суток, изменяется вынос с пасок фосфатов, сульфатов, калия и кальция (Трубецкова, Жирнова, 1959), аминокислот (Гунар и др., 1957, 1960).

Суточная периодичность скорости «плача» проявляется только при чередовании света и темноты в течение суток, а при непрерывном освещении она не проявляется. Скорость подачи пасоки у подсолнечника начинает снижаться с ослаблением освещения. Скорость «плача» у томатов, тыквы и фасоли несколько опережает изменения светового режима, а у патиссонов периодичность в выделении пасоки не проявляется вообще (Гунар и др., 1957).

И. И. Гунар и др. (1957) отмечают закономерное повышение количества фосфатов и сульфитов, подаваемое с пасок в дневные часы и снижение в ночное время, но степень выраженности этого явления у разных растений неодинаковая. Например, у фасоли очень хорошо проявляется суточная ритмичность в подаче фосфатов и слабее — в подаче сульфатов, а у подсолнечника, наоборот. Причем у последнего интенсивность подачи этих элементов снижается в ночное время в 2—2,5 раза, а у фасоли — в 10—20 раз.

Т. А. Трофимова, А. И. Тютюнников (1966) отмечают видовую и даже сортовую обусловленность суточной и сезонной ритмичности поглощения и выделения веществ корнями. В их опытах с заменой части фосфора питательного раствора радиоактивным фосфором в форме $\text{K}_2\text{H}_2\text{P}^{32}\text{O}_4$ поглощение корнями овса фосфора более интенсивное в утреннее (8 ч) и вечернее (17 ч) время, а в полуденное (12—14 ч), поздневечернее (19 ч) и ночное (21—23 ч) наблюдалось частичное его выделение в питательный раствор. У сои максимумы поглощения и выделения фосфора корнями приходятся на другие часы.

Ритмичность проявляется и в синтетической деятельности корней. Исследования И. И. Гунар и др. (1957) показали увеличение количества нитратов и уменьшение свободных аминокислот в пасоке подсолнечника в ночные часы. Авторы объясняют это ослаблением синтеза азотсодержащих соединений в корне.

И. И. Гунар и др. (1960) установили, что суточный ритм в подаче аминокислот с пасок соответствует периодичности накопления их в корнях с максимумом в дневные и минимумом в ночные часы. Днем в корнях подсолнечника содержание аминокислот высо-

кое, а небелкового азота меньше, чем ночью; аминокислотный состав пасоки тоже богаче днем. Следовательно, днем в корнях подсолнечника синтетические процессы, в особенности синтез аминокислот, протекают более интенсивно, чем ночью. Под влиянием хлористого кадмия нарушается синтетический процесс в корнях и выделение аминокислот с пасокой резко снижается, несмотря на накопление в корнях значительного количества аминокислот вследствие торможения синтеза белков или их гидролиза. Такая внутренняя связь между синтезом аминокислот и их транспортировкой с пасокой в надземные органы авторы связывают с необходимостью определенного функционального состояния корневой системы, имеющей суточный ритм: днем корневая система находится в состоянии тонического возбуждения, при котором осуществляются процессы, связанные с затратой энергии; ночью корни в состоянии относительного покоя, при котором восстанавливаются нарушенные при возбуждении структуры и энергетические ресурсы.

Обнаружена сезонная и суточная ритмичность в скорости корневых выделений. По данным А. И. Тютюнникова и А. Н. Кремниной (1966), корни кукурузы наиболее активно выделяют воду в фазу 5—10 листьев и в период выбрасывания метелки — цветение. В фазу молочной и молочно-восковой спелости этот процесс замедляется. В течение же суток наибольшее выделение происходит в утренние и вечерние часы, а днем выделение ослабляется.

МЕХАНИЧЕСКАЯ ФУНКЦИЯ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ

Одной из главных функций корневой системы является прикрепление растения к субстрату и удержание надземных органов, за исключением лазящих, вьющихся и стелющихся растений, в вертикальном положении. Как отмечает В. Н. Голубев (1962), корни находятся всегда в состоянии напряжения, и это обеспечивает прочное стояние надземных побегов.

Корни с сильно развитой склеренхимой служат хрупким и устойчивым закрепляющим органом. Закрепление растения в почве зависит также от интенсивности развития боковых корней, мощности придаточных корней, глубины проникновения корней в почву. Древесные растения с поверхностно-распространенной корневой системой больше бывают подвержены ветровалу, чем виды с глубоко проникающими в почву корнями. Корневые волоски играют большую роль в закреплении всходов растений и предотвращении их выталкивания вверх при росте кончика корня.

В связи с условиями местообитаний и усилением закрепляющей функции корней, мощностью и характером развития надземных органов корневая система растений претерпевала существенные изменения; возникали корни, выполняющие специфические механиче-

ские функции, например корни-присоски, прицепки, досковидные, ходульные, подпорки, опорные и воздушные корни.

Как известно, одной из причин недобора урожая хлебных злаков во влажные годы является их полегание. Различают прикорневое и стеблевое полегание. В первом случае не происходит изгибов и изломов стебля, и растения ложатся сразу от узла кущения. Основная причина прикорневого полегания яровой пшеницы — разжижение верхних слоев почвы при сильной влажности, в результате чего верхние части корневой системы плохо удерживают надземные органы в вертикальном положении. Устойчивость к прикорневому полеганию зависит от мощности развития вторичной корневой системы. Н. А. Максимов (1935) отмечал, что полеганию способствует недостаточное развитие корней, вследствие чего не создается достаточно прочная опора нижним междоузлиям злаковых культур. Поэтому немало исследователей (Тетерятченко, 1959 и др.) обращали внимание на необходимость создания сортов хлебных злаков с более корнеобеспеченным стеблем и мощной корневой системой, как меры против прикорневого полегания.

В повышении устойчивости хлебных злаков к полеганию особо важную роль играют вторичные корни узлов, которые по сравнению с нижними узлами, как правило, образуются в большом количестве и большего диаметра. Они способны сопротивляться механическому воздействию вследствие склерификации с возрастом экзодермы прилегающих к ней нескольких слоев первичной коры, а также большей части паренхимы своего цилиндра, большей толщины склерифицированной части первичной коры и ее клеточных стенок.

Предполагается, что если осевые корни хлебных злаков распространены раскидисто, с образованием широкого угла отхождения, то устойчивость растений к корневому полеганию возрастает (Pinthus, 1967).

По данным К. Г. Тетерятченко (1959), устойчивый против полегания сорт Лютесценс 238 по сравнению с неустойчивым сортом Одесская 3 характеризуется мощно развитой и радиально расходящейся во все стороны от узла кущения корневой системой. На один плодоносящий побег у сорта Одесская 3 приходится 6—8 узловых корней, в то же время у устойчивого сорта Лютесценс 238 — более 12—15. Чем больше корней на один продуктивный стебель, тем более развита была в данном стебле механическая ткань. Причем она тем мощнее, чем толще узловые корни. Следовательно, мощная система узловых корней коррелятивно связана с развитием всего стебля и определяет в какой-то степени его внутреннюю анатомическую структуру, способствует повышению устойчивости. Склерификация клеточных стенок первичной коры у сорта Лютесценс 238 гораздо сильнее и захватывает больше слоев коры, чем у сорта Одесская 3.

Одно из ярких проявлений механической функции корней — их

сокращение, благодаря чему в определенные периоды жизни растения их корневая шейка и основание побегов значительно углубляются в почву. Явление сокращения корней впервые описал D. Tiltman (1819) у моркови, свеклы, петрушки (*Petroselinum crispum*), пастернака (*Pastinaca sativa*) и свеклы. Затем было установлено, что сокращение корней присуще не только большинству травянистых растений умеренных широт (Грушевицкий, 1952), но носит массовый характер, широко распространено среди многолетних травянистых растений, как двудольных, так и однодольных (Rimbach, 1899, 1922). Сокращаться могут как главный, так и боковые придаточные корни (Эсау, 1969), и при этом максимально укорачивающиеся участки укорачиваются на 10—70% их первоначальной длины (Rimbach, 1899). Период сокращения корней у некоторых растений длится 1—5 месяцев (Эсау, 1969), у *Taraxacum*, по наблюдениям М. А. Rimbach (1899), у *Panax ginseng*, по И. В. Грушевицкому (1952), длится годами.

Сокращение корней способствует не только предохранению растений от вымерзания и засыхания, но и обеспечивает периодическое возобновление и нарастание многолетней вегетативной основы трав (Голубев, 1962).

У одних растений (*Melilotus*, *Asparagus officinalis*) сокращение корня связано с его утолщением как запасающего органа (Rimbach, 1899), у других — с разрушением паренхимы и сморщиванием корня (Эсау, 1969). У видов *Medicago*, *Melilotus*, *Beta* укорачивание корней происходит в результате растяжения паренхимных клеток в радиальном направлении и сжатии — в продольном, а одревесневшие клетки при этом становятся волнистыми (Jones, 1928; Эсау, 1969). У некоторых однодольных сокращению подвергается внутренняя кора корня, а наружная при этом отмирает и становится морщинистой (Rimbach, 1899).

В. Н. Голубев (1956) отмечает втягивание побегов в глубь почвы при укорочении корней в результате перекручивания их вокруг продольной оси (*Aconitum excelsum*, *Centaurea scabiosa*, *Knautia arvensis*, *Scabiosa ochroleuca*). У надземностолонных растений (например, у земляники — *Fragaria vesca*) придаточные корни, образующиеся на узлах усов (надземные столоны), сокращаясь втягивают узлы в почву, и растения развиваются как типичные кисте-корневые. Втягивающая деятельность корней у кисте-корневых растений, обеспечивая припочвенное или внутрипочвенное залегание корневищ или узлов кущения, обуславливает не только защиту их от неблагоприятных воздействий воздушной среды, но и создает влажное окружение этим органам, делая возможным развитие на них придаточных корней (Голубев, 1962).

Н. De Vries (1880), впервые более обстоятельно изучавший механизм сокращения корней, объяснил это увеличением тургора в клетках паренхимы молодых тканей, при котором происходит увеличение объема этих клеток, что вызывает растягивание корня в

поперечном направлении и одновременное укорачивание его по длине. По А. Rimbach (1899), сокращение корней и вытягивание луковиц лилии (*Lilium martagon*) и других однодольных в почву происходит путем увеличения объема клеток на периферии и одновременном сокращении объема клеток паренхимы в центральной части корней. D. Thoday (1926) описал иной тип сокращения корней; у *Oxalis incarnita* оно происходит путем отмирания и уменьшения объема части клеток паренхимы в результате расходования запасных веществ и воды на рост.

В. Н. Голубев (1962) различает специализированные и неспециализированные контрактильные корни. Специализированные вытягивающие корни, например у *Gladiolus imbricatus*, формируются в раннем возрасте от основания клубнелуковицы, имеют редьковидную форму, мезоморфную структуру и обладают большим запасом воды. По мере подсыхания почвы усиливается обезвоживание, сморщивание и укорочение базальной части корня. Поскольку дистальная часть прочно укреплена в почве, то сморщивающаяся и укорачивающаяся базальная вытягивает клубнелуковицу в глубь почвы.

К неспециализированным вытягивающим корням он относит обычные корни, способные к сокращению в продольном направлении, погружая тем самым основание побегов в глубь почвы. Явление сокращения корня свойственно всем растениям стержнекорневого и кистекорневого ряда.

Г. Д. Ярошенко (1945) описал трагакантовый тип сокращения корней, обусловливаемый независимым от деятельности камбия размножением клеток паренхимы сердцевины и сердцевинных лучей корней, сохраняющий меристематические свойства в течение всей жизни трагакантовых астрагалов. Постепенное разрастание паренхимы на протяжении всей жизни куста (более 70 лет) трагакантовых астрагалов вызывает распирающие стенки сердцевинной полости и увеличение ее диаметра. При этом происходит распадение стенок клеток паренхимы центральной части сердцевин, сердцевинных лучей и образование трагакантовой камеди, а на периферии расширяющейся полости сердцевин и у стенок сердцевинных лучей все время сохраняется тонкий слой живой и размножающейся паренхимы. Одревесневшие стенки сосудов и либриформа, расположенные между сердцевинными лучами, не распадаются и длина их клеток не изменяется. Разрастание паренхимных лучей происходит в тангентальном направлении, что приводит к увеличению плоскостей тангентальных сечений сердцевинных лучей путем изменения щелевидной формы их в округлую, сопровождаемую уменьшением размеров их в вертикальном направлении и увеличением в тангентальном. Так происходит сокращение корня, в результате шейка корня вытягивается в почву на глубину 15—20 см в возрасте 35—40 лет.

W. F. Reyneke, H. P. Vander Schijff (1974) различают в коре

зрелых корней видов *Eucomis* 5 зон: экзодерму, периферийную паренхиматозную кору, аэренхиматозную кору, контрактильную паренхиму и эндодерму. Паренхимная ткань, расположенная между аэренхимой и эндодермой, обеспечивает сокращение корней и поэтому названа контрактильной. У молодых корней контрактильная паренхима включает от 12 до 20 слоев клеток. В процессе сжатия эти клетки расширяются радиально и тангенциально по экватору и становятся короче. Однако поперечные оболочки расширяются больше радиально, чем тангентально и на поперечном срезе оказываются приблизительно прямоугольными. В конечном счете средняя длина клеток у зрелого корня после сжатия может уменьшаться более чем в 2 раза, а диаметр увеличивается в 6 раз.

Таким образом, механизм сокращения корней протекает весьма разнообразно у различных систематических групп растений и выполняет важную адаптивную роль, втягивая основание побега в почву, предохраняя от губительного воздействия неблагоприятных условий воздушной среды.

КОРЕНЬ КАК ОРГАН ОТЛОЖЕНИЯ ЗАПАСА ПИТАТЕЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ И РОЛЬ КОРНЯ В ВЕГЕТАТИВНОМ РАЗМНОЖЕНИИ РАСТЕНИЙ

Все корни служат запасажными органами растения. По сравнению со стеблем они характеризуются более интенсивным развитием паренхимы. В паренхиме коры корня с первичным строением откладывается в значительном количестве крахмал. В корнях с ограниченным вторичным ростом кора не сбрасывается и может сохраняться как запасажная ткань. Во вторичных тканях корня крахмал накапливается не только в паренхимных, но и в некоторых склеренхимных клетках ксилемы и флоэмы (Эсау, 1969).

N. T. Nelson (1925) отмечал, что корень люцерны выполняет важную роль хранилища запасных веществ, и отрастание побегов на ранних этапах развития растений происходит большей частью за счет ранее накопленных в корнях запасов органических веществ. Их качество и относительная доступность на ранней стадии развития молодых побегов влияют на последующий рост растений и урожайность. В результате передвижения этих веществ из корня к молодым растущим побегам их запас в корнях уменьшается.

Основные запасные вещества, накапливаемые в корневой шейке люцерны — сахара. Количество глюкозы и фруктозы гораздо меньше, чем сахарозы. Зависимость динамики отложения и расхода сахарозы в корневых шейках люцерны от фенологической фазы проявляется на втором году жизни растений. Период повышенного содержания сахарозы совпадает с наступлением и завершением вегетации. Во время весеннего отрастания и после укусов уровень сахарозы резко снижается. Укусы в период полного цветения ухудшают аккумуляцию сахарозы в дальнейшем ходе вегетации.

М. Я. Трегубенко (1959) исследовал динамику накопления крахмала в корнях ряда многолетних бобовых трав — люцерны Зайкевича, клевера красного (*Trifolium pratense*), эспарцетов закавказского (*Onobrychis transcaucasica*), песчаного (*O. arenaria*) и обыкновенного (*O. vulgaris*) под микроскопом методом йодной пробы по 9-балльной шкале. К появлению всходов значительное количество крахмала было обнаружено в семядолях и гипокотиле проростков. Затем он начал откладываться в корне, распространяясь сверху вниз почти на всем протяжении главного и боковых корней, достигая максимума в фазе созревания семян. С окончанием вегетации накопление крахмала прекращалось. В коронке и верхней части главного корня не происходило локализации крахмала. По М. Я. Трегубенко (1959), способность различных многолетних бобовых трав к отложению крахмала в корнях коррелирует с их способностью к вегетативному возобновлению. А. М. Алексеев и др. (1960) рассматривают это как приспособительное свойство для перезимовки.

По наблюдениям В. О. Казаряна, Н. В. Балагезяна (1960), у люцерны и клевера красного после отмирания главного побега, на втором году жизни, начинает загнивать его след в корне. С возрастом очаг отмирания в головке корня углубляется, расширение дупла и усиление загнивания приводит к инаktivации функции тканей центральной части стержневого корня в отношении накопления запасных ассимилянтов и передвижения веществ и, наоборот, к усилению этих функций у боковых корней, заменяющих материнский корень. С возрастом происходит прогрессивное уменьшение в тканях корней верхнего яруса как общего, так и белкового азота и увеличение его в тканях корней нижних ярусов. Снижение белкового азота, по мнению авторов, служит показателем падения общей активности корней как вместилища запасных ассимилянтов.

Как отмечает В. Б. Багаев (1954), в течение вегетационного периода в корневых системах сои накапливается фосфорная кислота. Во все фазы развития растений (за исключением фазы созревания) содержание белкового и органического кислотно-растворимого фосфора в корнях было намного больше, чем в листьях. При непрерывном фосфорном питании во все периоды развития в корнях фосфора в минеральной форме было меньше, чем в органической, а в листьях преобладал неорганический фосфор. При исключении на 30-й день опыта фосфора из питательной смеси Гельригеля произошло увеличение неорганического фосфора как в корнях, так и в листьях. После 15-дневного пребывания растений на смеси без фосфора количество неорганического фосфора в корнях составило 18%, а в листьях — более 50% от общего фосфора. В дальнейшем происходила реутилизация фосфора, и при таком «эндогенном» питании им наблюдалось выравнивание соотношения между суммой фосфора органических соединений и неорганической его формой в корнях и листьях. Таким образом, при реутилизации фосфора в

растении используются запасы не только неорганической его формы, но и фосфора органических соединений, накапливающихся в подземных органах.

У некоторых растений имеются корни, которые выполняют запасающие функции и в связи с этим приобретают некоторые специфические особенности в строении и развитии. Такими специальными приспособлениями для отложения запасов в корне служат мясистые образования, возникающие в различных частях корня. Так, у *Daucus*, *Pastinaca*, *Beta*, *Foeniculum* основание главного корня и гипокотиль образуют одну мясистую структуру — корнеплод, имеющий сильно развитую запасающую паренхиму. Реповидно утолщенная базальная часть корня *Fegula varia* служит огромным резервуаром, где годами накапливаются запасы питания — до 35% смолистых веществ; половину их составляют фенольные соединения (Ларин, 1940), расходуемые для завершения плодоношения в последний год жизни растения (Габбасов, 1947).

В реповидно утолщенной базальной части стержневого корня катрана сердцелистного (*Crambe cordifolia*) много крахмала (до 36,8%), сахаров (моносахаров — около 17,8, сахарозы — 4,6%), а также других веществ (Харкевич, Теплицкая, 1958). В корнях осота желтого (*Sonchus arvensis*) сильно развита запасающая ткань, заполненная инулином (Кондратьева-Мельвиль, 1957).

У туркестанского мыльного корня (*Allochrusa gypsophiloides*) в образовании подземного запасающего органа участвуют стебель и главный корень. Подземные органы мыльного корня содержат сахаров около 20 и сапонины 10%. Наибольшее количество сапонины накапливается в паренхимных тканях центрального цилиндра и значительно меньше — в тканях коровой паренхимы (Саидов, Ниязова, 1973).

По наблюдениям Н. J. Dittmer (1959), базальная часть стержневого корня *Iromea leptophylla* образует с возрастом крупные клубневидные утолщения в диаметре до 26,6 см — резервуары для накопления воды. Вес такого утолщения у крупного экземпляра достигает 4 кг и более.

Со способностью накапливать запасные вещества тесно связана роль корня в возобновлении (и вегетативном размножении) растений. Корни, особенно у корнеотпрысковых растений, выполняют важную роль в вегетативном возобновлении, размножении и расселении (Высоцкий, 1915, 1926; Казакевич, 1922). Естественное вегетативное (корневыми отпрысками) и искусственное (корневыми черенками) размножение обусловлено способностью корней образовывать придаточные почки. Последние образуются на самых разнообразных по строению и выполняемым функциям корнях, но преимущественно на горизонтальных (Василевская, 1957; Кондратьева-Мельвиль, 1957). Заложение придаточных почек в период первичного роста корня происходит так же, как и боковых корней в перицикле (Правдин, 1938; Барыкина, 1954; Кондратьева-Мель-

виль, 1957). В период вторичного роста корня придаточные почки у большинства растений возникают из феллогена (Барыкина, 1954; Василевская, 1957; Кондратьева-Мельвиль, 1957), феллодермы (Василевская, 1957). Они могут возникать и из камбия, как у винограда — *Vitis* (Fujii, 1955), или его производных в лубе, как у цикория — *Cichorium* (Квасников, 1937) и осота желтого (Кондратьева-Мельвиль, 1957), из коровой паренхимы, как у айланта — *Ailanthus*. В последнем случае появление почек не связано с отмиранием боковых корней (Василевская, 1957).

Различные части даже одного и того же корня, а тем более различные типы корней неоднородны и обладают неодинаковой регенерационной способностью (Кренке, 1950; Казарян, 1956). В опытах И. В. Красовской (1951) черенки из боковых корней ясеня пушистого не укоренялись вообще, тогда как из области корневой шейки стержневого корня они укоренялись на 83—100%, из-под корневой шейки — всего на 18—50%, нарезанные еще ниже давали укоренение не более 9%. Г. А. Трегубов (1952) тоже отмечает более высокую степень приживаемости черенков из базальной части придаточных корней бархата амурского (*Phellodendron amurense*). Словом, чем ниже взяты черенки, тем слабее их укореняемость. Подтвердил это и П. Н. Ваикулат (1959).

Корни древесных растений содержат в живых паренхимных клетках запасных пластических веществ во много раз больше, чем в надземных стеблях, и такие корни у многих видов растений легко образуют корневые отпрыски. Корни, дающие отпрыски, нередко располагаются в приповерхностной части в условиях хорошей аэрации. При старении материнских надземных листоносных осей и затухании их фотосинтетической функции корни размножения воссоздают новые надземные автотрофные источники снабжения ассимилятами — молодые отпрыски, заменяющие постепенно материнские оси (Казарян, 1969).

У корнеотпрысковых растений сыпучих песков на глубине 0,75—100 см от главного корня отходят боковые корни, некоторые из них растут, постепенно поднимаясь вверх, и через 1,5—2 м приближаются к поверхности почвы на 20—25 см и дают отпрыски (Василевская, 1957). Подобные корни Г. Н. Высоцкий (1926) назвал «корнями размножения». Ответвляющееся от главного корня, горизонтально стелющееся подземное образование горчака ползучего (*Acroptilon repens*) Е. Л. Нухимовский (1967) считает скелетным корнем. Плагитропная часть его достигает 2 м длины, а продолжающаяся углубляется до 70—110 см и обычно достигает верхнего участка капиллярной каймы. От придаточных почек, расположенных на плагитропной части скелетного корня, развиваются отпрыски, подземная часть которых является многолетней, а надземная — монокарпической.

Партикуляция часто рассматривается как способ вегетативного размножения растений. Но в большинстве случаев партикуляции

подвергаются лишь побеговые органы, распадающиеся на отдельные ветви и укореняющиеся собственными придаточными корнями (Голубев, 1962). Появление придаточных корней усиливает питание партикул и ускоряет полное их отделение от материнского растения (Василевская, 1941).

Вопрос о биологической роли партикуляции весьма спорный. Считают, что это явление — специфическая форма вегетативного размножения (Радкевич, Шубина, 1935; Закржевский, Коровин, 1935; Свешникова, 1944; Казарян, 1958), особенно при подавлении семенного размножения в крайне засушливых условиях пустыни (Закржевский, Коровин, 1935; Мокеева, 1945); способствует продлению жизни особей, когда их старые и разрушающиеся ткани не способны формировать почки возобновления (Радкевич, Шубина, 1935), а также обуславливающим жизнь клона путем вегетативного размножения и расселения по площади (Новиков, 1943). Однако нельзя партикуляцию рассматривать буквально как приспособительное свойство, поскольку она зависит от воздействия засухи, является следствием отмирания веточных (Коровин, 1935, 1958) и почечных следов (Василевская, Шокина, 1968), связана со старением растения (Нечаева, 1949; Синьковский, 1950; Гордеева, 1957; Рачковская, 1957); она вызывает снижение биологической активности корневой системы (Василевская, Шокина, 1968) и, по существу, не приводит к образованию молодых обновленных организмов, не расширяет площади, занимаемой кустом-клоном, вызывает лишь расчленение старых кустов; с развитием партикуляции происходит снижение жизнестойкости растения — темпа роста, прироста вегетативной массы, снижение семенной продуктивности (Синьковский, 1950).

Партикуляция — явление широко распространенное (Голубев, 1962). Как показывают В. К. Василевская, Г. И. Шокина (1968), в Крыму партикуляция более характерна для многолетних трав и полукустарничков. По В. О. Казарян (1958), у деревьев она проявляется только при удалении ствола путем отделения порослевых побегов в надземной части после полного разрушения пня.

Полукустарники и полукустарнички, обладая стержнекорневой системой, в условиях аридного климата почти не имеют придаточных корней из-за пересыхания верхнего слоя почвы. Поэтому партикулы, развивающиеся из каудекса и базальной части главного корня, не расчленяются, остаются соединенными на той или иной глубине через главный корень. В этом случае никакого вегетативного размножения не происходит (Закржевский, Коровин, 1935; Нечаева, 1949; Синьковский, 1950; Рачковская, 1957; Гордеева, 1957; Голубев, 1962). В более влажных условиях партикулы полукустарников и полукустарничков формируют придаточные корни, расчленяются на вполне жизнеспособные особи (Закржевский, Коровин, 1935; Новиков, 1943).

Полная партикуляция у глубоко проникающих стержнекорне-

вых травянистых растений наблюдается очень редко (Голубев, 1962), а у мелко стержнекорневых мезоморфных альпийских растений широко распространена и происходит в результате активной деятельности пробкового камбия, образующего тонкие пробковые тяжи в стержневом корне. В результате изолируются проводящие пучки корня отпрысков стебля и происходит расчленение материнской особи на дочерние (Микеладзе, 1960).

И. А. Райкова (1930) описала развитие у растений Памира «ведьменных колец» — ложных и настоящих. Настоящие «ведьменные кольца» часто образуются при отмирании центральной части куста и главного корня. В результате происходит обособление ветвей в самостоятельные особи с собственными придаточными корнями.

ВЗАИМООТНОШЕНИЕ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ И НАДЗЕМНЫХ ОРГАНОВ

Анализируя многочисленные факты из практики трансплантации плодовых и полевых культур, А. П. Модестов (1932) обратил внимание на то, что при правильном подборе подвоя можно добиться больших успехов в возделывании культурных растений. И. В. Мичурин (1948) на практике подтвердил, что корневая система подвоя оказывает огромное воздействие на привой: повышает устойчивость к неблагоприятным факторам среды — к морозу, заболеваниям и поражению энтомовердителями, повышает долговечность, продуктивность, является одним из эффективных способов продвижения южных плодово-ягодных культур на север.

Д. А. Сабинин (1949) особо подчеркивал наличие тесных взаимоотношений в развитии корней и надземных органов. На основе глубокого анализа результатов опытов с выращиванием различных растительных тканей в стерильной культуре и необычайной способности кончиков корней к неограниченному росту при изолированном культивировании в стерильных условиях Д. А. Сабинин высказал предположение о том, что корень — это орган, где протекает синтез гормонов роста типа производных нуклеиновых кислот. Такое предположение основано на том, что при удалении корешков прорастающих зародышей наблюдается торможение роста надземных органов, сопровождаемое увеличением размера эмбриональных клеток надземных органов в связи с приостановлением митоза, исчезновением затем ядрышек, ослаблением способности ядер к окраске и начинающейся дегенерацией ядра; все это — показатель недостаточной обеспеченности клеток нуклеиновыми кислотами. Тот факт, что в корнях необычайно большое место занимают мристы, богатые обычно, как и эмбриональные клетки, нуклеиновыми кислотами, а также высокий темп ветвления корней (показатель обеспеченности нуклепротеидами, способности корней достигать вы-

соких порядков ветвления, свидетельствующих о наличии в корневых системах благоприятных условий для поддержания деятельности меристемы, что в свою очередь связано с синтезом нуклеопротеидов) дали основание предположить, что синтезирующийся в корневых системах фитогормон является производным нуклеиновых кислот и возникает при превращениях соединений азота, вероятно, и фосфорной кислоты.

К. Г. Мирошниченко (1952) изучал влияние корневой системы на рост стеблей у многих видов растений. Удаление корней у молодых проростков фасоли, русских бобов, люпина, гороха, кукурузы, пшеницы, а также ростков картофельных клубней приводило к резкому ослаблению или полной приостановке роста надземных органов, несмотря на то, что все эти растения имеют значительный запас питательных веществ в семядолях или эндосперме, тем более, в клубнях картофеля. Рост надземных органов возобновлялся лишь после отрастания новых корней. При повторном же их удалении у фасоли наблюдалось опадение семядолей, у кукурузы — заплесневение и отмирание зерновок, что не отмечалось у контрольных растений. Рост регенерирующих корней обычно протекает не более интенсивно, чем ненарушенных. Поэтому подавление роста надземных органов при удалении корней нельзя объяснить оттоком запасных веществ к тканям регенерирующих корней. Не играет здесь существенной роли и нарушение водоснабжения надземных органов при удалении корневой системы; помещенные в водопроводную воду надземные органы после удаления корневой системы не теряют тургора.

При проращивании клубней картофеля на свету почки трогаются в рост, затем развитие побегов задерживается продолжительное время. В результате ростки остаются укороченными. Это явление авторы объясняют тормозящим влиянием света. Однако при посадке клубней в почву свет не оказывает такого тормозящего действия на рост побегов. П. И. Гупало, А. И. Литвак (1955) перерезанные клубни картофеля помещали в стерильные чашки Петри с водой, чтобы вода поступала в достаточном количестве в ростки. Однако при этом не происходило нормального роста. При укладке же в основание ростка водного фитиля появились корни и через 2—3 дня после этого, несмотря на действие света, росток начинал вытягиваться, а затем постепенно и разворачивать листья. Следовательно, значение корней для роста побега картофеля заключается не только в снабжении его водой.

А. Л. Курсанов (1960) убедительно доказал, что процессы жизнедеятельности целого растения четко координируются обменом продуктов метаболизма корней и листьев. Корне-листовая функциональная связь рассматривается сейчас как главнейшая из всех существующих коррелятивных связей, обуславливающих целостность высшего автотрофного растения (Казарян, 1969). Поэтому морфологическое развитие и функциональная активность этих про-

тивоположных систем определяется мощностью полярно другой системы (Казарян, Давтян, 1966).

В корне-листовой корреляции решающую роль В. О. Казарян (1969) отводит корневой системе, поскольку усиленный рост растений начинается с интенсификации корневой деятельности, а старение — с возникновения корневой недостаточности.

Индивидуальное развитие и старение растений В. О. Казарян (1959) рассматривает как обострение и нарастание внутренних и взаимопротивоположных процессов, как чередование главных для отдельных периодов онтогенеза противоречий. Между процессами отмирания и обновления последние рассматриваются как решающее для жизненного цикла противоречие, разрешение которого приводит к отмиранию растений.

В опытах Е. И. Ратнер, С. Ф. Ухиной (1963) предварительное выдерживание растений кукурузы на питательном растворе с аминокислотами в течение 30 мин до их декапитации значительно ускорило и усиливало процессы дезаминирования аминокислот в корнях и вовлечение в синтез высвобождавшегося при этом аммиака, чем у растений, помещенных в раствор после декапитации. Это, безусловно, свидетельствует о наличии тесной взаимосвязи между корнями и надземными органами в превращениях аминокислот, а также аммиачного азота, поступивших в корни из внешней среды.

Как отмечалось, понижение температуры в зоне корней оказывает существенное влияние на ростовые процессы не только самого корня, но и надземных органов, в том числе и репродуктивных. По данным исследований Л. Ф. Правдина (1940), охлаждение корней лимона (*Citrus limon*) до 8, 2° понижало транспирацию растений, оказало существенное влияние на процессы метаболизма в листьях, что обусловило уменьшение хлорофилла и повышение углеводов.

Нами уже отмечалось, что уровень метаболического поглощения веществ корневой системы определяется прежде всего интенсивностью нисходящего тока. Зависимость формирования корневой системы от мощности листового аппарата и интенсивности фотосинтеза связана не только с обильным поступлением из листьев в корни углеводов, но и ростовых веществ.

При кольцевании побегов происходит, как известно, нарушение флоэмной связи листьев с корнями. Это приводит к прекращению верхушечного роста, пожелтению и отмиранию листьев, несмотря на их нормальное снабжение корневыми продуктами. Кольцевание препятствует перемещению азотсодержащих веществ, которые распадаются до образования аммиака. Повышение содержания аммиака в листьях при ухудшении водного режима и минерального питания растений, в связи с искусственным уменьшением массы активных корней (Казарян и др., 1972), а также по мере возрастного старения листьев и необратимого уменьшения корнеобеспеченности растений (Казарян, 1969) свидетельствует об ослаблении ме-

таболической переработки продуктов листового обмена в корнях (Казарян и др., 1971, 1972).

Отрицательное влияние на корне-лиственный обмен оказывает ослабление активности проводящих систем, происходящее с возрастом. У многих травянистых растений это явление бывает связано с отсутствием вторичной меристемы и ограниченностью развития проводящих систем, а у стержнекорневых трав, полукустарников и кустарников — с разрушением проводящих тканей в зоне корневой шейки, у древесных — как с усилением отмирания, так и с возрастанием ксероморфных проводящих элементов по ярусам и с возрастом (Казарян, 1969).

Интенсивность роста растений, мощность листовой поверхности и ее жизнедеятельность определяются массой, всасывающей и метаболической активностью растущих тончайших корневых ответвлений и корневых волосков.

По наблюдениям А. П. Тольского (1904), в апикальной части главного корня суховершинных деревьев сосны отсутствуют мелкие всасывающие ответвления, в то время как у нормально развитых деревьев эта часть главного корня бывает густо покрыта тоненькими всасывающими корнями. Высыхание кроны деревьев в связи со старением, по В. О. Казарян (1969), — результат корневой недостаточности. С давних пор для устранения этого явления и возобновления роста применяют обрезку кроны. При этом интенсифицируется рост (Казарян, 1969), улучшается водный режим (Кияшко, 1951; Казарян, 1959, 1969), увеличивается содержание солевых элементов и азота в листьях, повышается их фотосинтетическая активность (Коссович, 1936; Казарян, 1959). В опытах В. О. Казарян (1959) вокруг старого тополя пирамидального (*Populus pyramidalis*) был сооружен большой деревянный ящик, который заполнили удобренной почвой и регулярно поливали. В результате в следующем году на стволе появилось множество придаточных корней, возобновился энергичный верхушечный рост и почти в 3,3 раза повысилась интенсивность фотосинтеза.

В. О. Казарян, В. А. Давтян (1966) провели весьма оригинальные вегетационные опыты по изменению соотношения площади корней и листьев у томата путем прививок «сближением». Для этого брали по 3 экз. рассады томата, стебли в зоне их прививок очищали от коры, затем очищенной частью плотно прикладывали друг к другу, завязывали ниткой и в таком привитом виде высаживали в лунку. По истечении месяца из числа хорошо привившихся растений на основе удаления корней или стеблей разделяли опытные растения на 4 группы: 1 — с 1 стеблем и 2 корневыми системами; 2 — с 1 стеблем и 3 корневыми системами; 3 — с 1 корневой системой и 2 стеблями; 4 — с 1 корневой системой и 3 стеблями. Контролем служили растения с 1 стеблем и 1 корневой системой. На 100 мл пасоки на одном корне с 2 и 3 привитыми стеблями суммарное количество аминокислот по группам составляло соответ-

венно 28,68 и 21,87 мг, контрольные растения — 0,36 мг; у растений с 1 стеблем и 3 и 2 корнями — соответственно 0,29 и 4,10 мг. Более высокое содержание общего и белкового азота в пасоке отмечено у растений с большей листовой поверхностью. Следовательно, увеличение общей фотосинтетической поверхности приводит к повышению метаболической активности корней.

Влияние листьев на корневую систему столь значительно, что вызывает изменения ее морфологии и анатомической структуры. И. В. Мичурин (1948) отмечал изменение морфологических особенностей корневой системы подвоя под действием привоя в опытах по вегетативной гибридизации роз. Г. А. Самохвалов, А. Н. Петрова (1953), прививая баклажан на томате, дурмане, табаке, а томат на паслене, наблюдали изменения форм разветвления, структуры ксилемы корня подвоя, сходные с привоем. В опытах К. Палеско (1940) при прививке многолетнего *Desmodium canadense* на однолетний выющийся сорт *Phaseolus vulgaris* корни однолетнего подвоя значительно обогатились крахмалом, стали утолщенными, удлинились и превратились в многолетний корень.

Активность функциональной деятельности корневой системы во многом определяется уровнем дыхания. Снабжение кислородом — важнейшее условие для нормальной функциональной деятельности корней. В силу ряда причин (временное затопление водой, уплотнение почвы и др.) корни многих растений часто испытывают недостаток кислорода. Особенно неблагоприятны условия аэрации в водной среде, на болотистых почвах, солончаках, периодически и на солонцах, временно ухудшаются и в период продолжительных дождей, поливов, образования почвенной корки.

Корни водных растений (гидатофиты и гидрофиты), а также растений с местообитанием избыточного увлажнения (гигрофиты) находятся в условиях постоянного недостатка кислорода. Но, как показали довольно многочисленные эколого-анатомические исследования, все вегетативные органы этих растений имеют сильно развитую систему воздухоносных полостей, через которые кислород воздуха передвигается из листьев в корни.

При недостатке кислорода в корне происходит нарушение биохимических процессов и в клетках накапливаются токсические продукты — это приводит к резкому ослаблению функциональной деятельности корня, а затем и к его отмиранию. Как отмечают С. В. Солдатенков и Чжао-Сянь-Дуан (1961), у травянистых растений (фасоль и кукуруза) листья защищают корневую систему от вредного воздействия анаэробных условий. Если удалить листья, то корневая система лишается возможности снабжать кислородом, и фасоль отмирает через 24, а кукуруза — через 30 ч после удаления листьев. Но если корни, находясь в анаэробных условиях, сохраняют связь с листьями, они остаются жизнедеятельными. Стебель без листьев не может выполнять такой защитной роли. Корни без листьев, лишенные кислорода, обнаруживают все признаки

анаэробного дыхания. Корни же, лишенные кислорода, но сохраняющие связь с листьями, признаков анаэробного дыхания не обнаруживают. Защитное влияние листьев на свету и в темноте на корни, лишенные кислорода, состоит в обеспечении атмосферным кислородом последних через проводящую систему растения. Надземная часть, лишенная кислорода, не способна предохранять от гибели корни, находящиеся в анаэробных условиях.

С. В. Солдатенков, Т. В. Чиркова (1963) изучали роль листьев в дыхании корней, лишенных кислорода, у мезофитов — фасоли, томата, картофеля, типичных гигрофитов — камыша (*Scirpus sylvaticus*), манника (*Glyceria maxima*) и приспособленного к дефициту кислорода в почве подорожника (*Plantago minuta*). Корневые системы этих растений помещали в герметические стеклянные камеры, кончики корней в камере погружали в прокипяченную воду; в длительных же опытах у части растений — в воду, а у других — в раствор Кнопа. Воздух в камере полностью замещали водородом или азотом. Перед помещением в камеру корни растений в течение 15 мин выдерживали в растворе метиленовой сини (1:5000). Последняя служила индикатором на присутствие в корнях кислорода. Переход окисленной формы метиленовой сини в восстановительную лейкоформу (обесцвечивание корней) служил показателем анаэробных процессов в корнях и, наоборот, посинение лейкоформы указывало на присутствие кислорода. При декапитации всей надземной части и заливе поверхности среза парафинном с низкой точкой плавления перед помещением корневой системы в камеру, где создавались анаэробные условия, корни фасоли, томатов и картофеля погибали через 24—26, подорожника — через 42—48 ч, у манника и камыша сохранили жизнеспособность в течение 6 суток. При декапитации только листьев срок жизни корней фасоли был удлинён до 48, томатов — до 40, подорожника — до 72 ч. При помещении же корней целых растений в камеру с анаэробными условиями, а надземной части с листьями — в воздухе, корни фасоли, томата и картофеля оставались живыми продолжительное время — в течение 6—7 суток, а у гигрофитных растений вообще не отмирали в течение 2-недельного пребывания в камерах. Мало того, в камерах, где длительное время пребывали гигрофиты, появился кислород.

С. В. Солдатенко и Т. В. Чиркова (1963) отмечают, что листья выполняют защитную роль, снабжая корни кислородом, когда последние попадают в анаэробные условия. Причём кислород не просто диффундирует, а нагнетается листом в корни. Передвижение атмосферного кислорода от листьев к корням у неприспособленных к дефициту кислорода растений осуществляется по межклетникам стебля и по живым элементам флоэмы вместе с током ассимилятов, а у приспособленных растений — в основном по воздухоносным полостям.

Н. С. Петин, Н. Н. Харанян (1964) при сравнительном изуче-

нии интенсивности дыхания корней и листьев риса обнаружили, что при повышенной интенсивности дыхания листьев у корисей она снижается. Все это говорит о существовании у растений риса тесной взаимосвязи между процессом дыхания и окислительно-восстановительными реакциями, происходящими в листьях и корнях.

Корни регулируют окислительно-восстановительный режим листьев, поддерживая его на определенном оптимальном уровне, что обеспечивает обмен продуктов жизнедеятельности этих органов. Предполагают, что за счет усиления в корнях окислительных реакций в листьях они ослабевают, и наоборот (Иванов, 1950, 1953).

По В. О. Казарян (1969), жизнь высших автотрофных растений обусловлена непрерывной корне-листовой функциональной связью, а коррелированное и координированное изменения общей поверхности функциональной активности листьев и всасывающих корней являются характерной особенностью индивидуального развития растений. Мощность развития корневой системы, главным образом величина рабочей поглотительной поверхности, — один из существенных факторов, повышающих фотосинтетическую активность листьев (Казарян, Давтян, 1967б). От мощности и жизнедеятельности корней зависит активность почти всех процессов, происходящих в надземных органах (Казарян, 1969). Все виды растений удовлетворяют свои потребности в воде и минеральном питании не за счет усиления поглотительной активности, а в основном за счет увеличения площади рабочей поглощающей поверхности корней (Якушев, 1969а, б; Рахтеенко и др., 1972).

Увеличение мощности рабочей поглотительной поверхности корней приводит к повышению синтеза и содержания хлорофилла а и б в листьях, а также к усилению интенсивности фотосинтеза (Казарян, 1966). Увеличение фотосинтетической поверхности повышает количество общего и белкового азота как в корне (Казарян, 1966), так и в пасоке (Казарян, Давтян, 1966), поднимает уровень как органического, так и неорганического фосфора в корнях и суммы аминокислот в пасоке (Казарян, Давтян, 1966).

РОЛЬ КЛУБЕНЬКОВЫХ БАКТЕРИЙ, МИКОРИЗНЫХ ГРИБОВ И РИЗОСФЕРНЫХ ОРГАНИЗМОВ В ЖИЗНИ ВЫСШИХ АВТОТРОФНЫХ РАСТЕНИЙ

Важной биологической особенностью бобовых растений является образование клубеньков на корнях под действием симбиотических клубеньковых бактерий, обладающих способностью фиксировать свободный азот атмосферы. Эти бактерии не способны проникать через опробковевшие стенки клеток, а проникают в ткани корня через молодые клеточные стенки (Мокеева, 1957), а в филь-

рирующей стадии развития — через корневые волоски (Израильский и др., 1933).

По наблюдениям Н. S. Narayana, B. D. Gothwal (1964), первые клубеньки у проростков некоторых бобовых (*Trigonella goenup-graesium*, Т. осемта, *Canavalia gladiata*, *Phaseolus mungo*) появляются одновременно с разворачиванием настоящих листьев. Внутри тканей корня бобового растения бактерии собираются в рыхлые инфекционные нити, лишенные оболочек, часто ветвистые, напоминающие гифы гриба. Нити проходят по межклетникам (интроцеллюлярно) или через клеточные стенки (интерцеллюлярно) в центральный цилиндр и стимулируют клеточные деления в периккле; в результате появляется мелкоклеточный бугорок, в центре которого нити распадаются на бактерии; последние размножаются и вызывают увеличение объема клеток и образование бактериоидной ткани с собственной корой, в которой развивается проводящая система, соединяющаяся с сосудами корня (Моисеева, 1957).

Анатомические исследования представителей 8 родов бобовых, проведенные W. Wittmann (1968), позволили установить, что клубеньки представляют метаморфоз бокового корня. Меристема клубенька закладывается в периккле, против ксилемных лучей и вскоре становится субтерминальной. При внедрении бактерии в меристематическую клетку центральная часть клубенька дифференцируется в прокабий. D. Wagenberth (1965) искусственно вызвал образование корней на клубеньках люцерны, косвенно подтвердив, что клубеньки действительно представляют метаморфоз бокового корня. Основная масса клубеньков располагается в верхней части корневой системы, в основном на главном корне и в базальной части боковых корней.

М. Х. Чайлахян и А. А. Меграбян (1958) установили, что специфичность клубеньковых бактерий каждого вида бобовых растений обуславливается избирательным действием корневых выделений на рост клубеньковых бактерий. В тканях корней содержатся как бактерицидные вещества, задерживающие развитие несвойственных данному виду клубеньковых бактерий, так и стимулирующие вещества, которые способствуют развитию присущих данному виду клубеньковых бактерий. Поэтому последние лучше развиваются на корнях свойственных им видов растений.

Л. М. Доросинский (1965) выделяет следующие группы клубеньковых бактерий, специфичных к растению-хозяину: 1. Группа гороха — *Rhizobium leguminosarum*; сюда относят клубеньковые бактерии гороха, вики, кормовых бобовых, чечевицы и чины; 2. Группа фасоли — *R. phasooli*; 3. Группа сои — *R. japonicum*; 4. Группа люпина — *R. lupini*; в нее входят клубеньковые бактерии люпина и сераделлы; 5) Группа вигны — *R. vigna*; ее составляют клубеньковые бактерии вигны, маша и арахиса; 6. Группа нута — *R. cicer*; 7. Группа клевера — *R. trifoli*; 8. Группа люцерны — *R. meliloti*; входят клубеньковые бактерии люцерны, донника и тригонел-

лы; 9) Группа эспарцета — *R. simolex*; 10) Группа ледвяницы — *R. lotus*; 11. Группа акации — *R. robinii*.

Однако клубеньковые бактерии некоторых видов бобовых не строго избирательны к растению-хозяину. По наблюдениям М. Х. Чайлахяна и А. А. Меграбяна (1958), клубеньковые бактерии эспарцета хорошо растут на поверхности корней многих бобовых растений, а вики — на эспарцете.

Образование клубеньков не всегда сопровождается активной фиксацией молекулярного азота воздуха. Могут образовываться клубеньки, в которых усвоение его незначительно или совсем не происходит, что указывает на наличие активных и неактивных форм клубеньковых бактерий. Неактивный тип клубеньков часто встречается на корнях диких бобовых. Неактивным оказалось большинство штаммов, выделенных из клубеньков разных видов возделываемых бобовых — фасоли, сои, коровьего гороха. Штаммы, способствующие активной фиксации молекулярного азота на одном растении, могут оказаться неактивными на другом или при других обстоятельствах (Разумовская, Фань Юнь-Лю, 1961).

В большинстве случаев активные клубеньки заметно отличаются крупным размером, расположены они преимущественно у основания стержневого корня, образуя нередко скопления, и в период активной фиксации молекулярного азота имеют интенсивно розовую окраску, обусловленную наличием гемоглобина.

Установлено, что способность клубеньковых бактерий легко проникать в ткани корня бобовых растений зависит от их вирулентности, а свойство связывать азот — от их активности. Л. М. Доросинский (1965) отмечает, что неактивные штаммы, как правило, бывают наиболее вирулентными, быстрее проникают в ткани корня бобовых и образуют большое количество мелких клубеньков. При проявлении активности штаммов инокуляция клубеньковыми бактериями способствует лучшему развитию бобовых, повышению урожайности, образованию массы **клубеньков на корнях** (Тимурджи, 1940; Калниньш, 1950; Мокеева, 1957), стимулирует накопление общего и белкового азота в органах растений (Сокоренко, 1970), увеличивает количество суммарных аминокислот белка (Касиль, 1970).

Азотфиксирующая эффективность клубеньков связана с объемом инфицированных тканей хозяина, длительностью их функции, наличием в этих тканях бактериоидов (Nobbe, 1893, цит. по Пошон, Баржак, 1960) и гемоглобина (Пошон, Баржак, 1960). Концентрация гемоглобина в клубеньках люпина и кормовых бобов, как показали результаты вегетационных и полевых опытов Г. Я. Жизневской и др. (1967), с возрастом изменяется, достигая максимума в фазы бутонизации — цветения, а затем снижается по мере созревания растений и старение клубеньков. Питание Си и Со через корневую систему или путем предпосевной обработки семян способствовало замедлению разрушения гемоглобина в клубеньках в пе-

риод созревания семян. В опытах К. Ф. Филипповой и др. (1964) предпосевное опрыскивание семян кормовых бобов микроэлементами CuSO_4 — 0,02, $\text{Co}(\text{NO}_3)_2$ — 0,02 и $(\text{NH}_4)\text{MoO}_4$ — 0,05% увеличило размер и усилило окраску клубеньков.

M. Raggio и др. (1959) заражали клубеньковыми бактериями изолированные корни фасоли и помещали их в газовую камеру, содержащую N_2^{15} . Затем, отделяя клубеньки от корней, обнаружили, что фиксация молекулярного азота атмосферы происходит не в клетках бактерий, а на поверхности клубеньковой ткани. Бактерии же только индуцируют образование специфической ткани клубенька.

Неактивные клубеньковые бактерии не только не обеспечивают растение-хозяина питанием, но в ряде случаев и паразитируют на нем, не снижая урожай. Следовательно, главное усилие нормальной фиксации молекулярного азота клубеньками — физиологическая особенность населяющих их бактерий (Доросинский и др., 1960).

Одними из важных факторов образования клубеньков на корнях боковых растений являются оптимальная влажность почвы и хорошая аэрация. В засушливые годы клубеньки на корнях люцерны часто совершенно не развиваются. Высокая температура почвы тоже угнетающе действует на образование клубеньков. Лучше всего они развиваются на корнях люцерны при pH 6,5—7,2.

Существенно влияет на развитие клубеньков у бобовых культур, а также на эффективность фиксации ими азота воздуха и применение удобрений. По наблюдениям Е. А. Моксевой (1957), на корнях люцерны оно протекает более интенсивно при достаточном содержании фосфора и кальция. Внесение больших доз азотных удобрений резко снижает количество клубеньков на корнях люцерны (Зыков, 1969) и фиксацию клубеньковыми бактериями свободного атмосферного азота. Внесение же небольших доз минерального азота после инокуляции клубеньковыми бактериями, наоборот, способствует получению высоких урожаев, как при внесении полной дозы азотного удобрения (Doroszinskiy, 1969).

В большинстве случаев интенсивность фиксации азота клубеньковыми бактериями бывает наиболее высокой при температуре корней выше 22°. Однако А. Н. Gibson (1961) считает, что эта зависимость в значительной степени определяется и природой компонентов (хозяин-штамм).

В бобово-злаковых травосмесях некоторые злаковые компоненты оказывают специфические воздействия на клубеньковые бактерии. Е. Х. Ремпе (1952) отмечает, что ежа сборная, костер безостый и в особенности овсяница красная сильно подавляют развитие клубеньковых бактерий на корнях клевера, причем овсяница луговая — и на корнях люцерны. Корневые выделения кукурузы в опытах В. П. Иванова (1962) и Е. А. Соколовой (1966) способствовали размножению и росту этих бактерий на корнях кормовых бобов.

Развитие клубеньковых бактерий зависит также от характера их взаимоотношения с другими формами ризосферных микроорганизмов. В ризосфере бобовых развиваются не только специфичные для данного рода, но и для других родов семейства бобовых виды клубеньковых бактерий, вступающие между собой в сложные, часто конкурентные взаимоотношения. Исследования А. Д. Калниньш (1960) показали, что при совместном выращивании в стерилизованной почве клубеньковых бактерий люцерны и клевера доминируют первые.

Клубеньки на корнях присущи не только бобовым. В. П. Ногтев (1938) впервые обнаружил их на корнях *Alopecurus pratensis* и установил наличие бактерий. И. С. Родынюк, И. Л. Клеваянская (1971) описали клубеньки на корнях *Carex epergis*, изучали культуральные свойства 28 штаммов бактерий, выделенных из них и, используя N¹⁵, установили участие клубеньков в фиксации атмосферного азота. J. N. Becking (1970) обнаружил их на корнях у кустарниковых и древесных видов растений из порядков *Casuarinales*, *Myricales*, *Fagales*, *Rhamnales*, *Coriariales*, *Rosales*.

Клубеньки эти образуются актиномицетами, фиксирующими свободный азот воздуха, имеют форму 2 типов — кораллоподобных и разделенных на доли; из них возникают геотропически отрицательные корни. Эндофит находится в клетках хозяина в 3 формах — гиф, пузырьков и бактериевидных клеток.

Явление симбиоза между небобовыми растениями и корневыми клубеньками бактерий достоверно подтвердили многочисленные исследователи. Обнаружены клубеньки на корнях *Elaeagnus angustifolia* (Pizelle, 1972), *Hippophae rhamnoides* (Вернер, Майстренко, 1964; Майстренко, 1967, 1973; Pizelle, 1972), видов *Alnus* (Pizelle, 1960, 1972), *Alopecurus pratensis* (Красильникова и др., 1967), *Myrica gale*, *Coriaria myrtifolia* (Pizelle, 1972). *Cycas revoluta* образует на корнях клубеньки в результате симбиоза с микроскопическими водорослями из *Cyanophyceae* (Grilli, Trabucchi, 1933).

Клубеньки образуются не у всех бобовых растений. Так, Н. Д. Дубей и др. (1972) исследовали 52 вида тропических бобовых растений о. Пуэрто-Рико и обнаружили такие клубеньки лишь у 13 видов.

В 1881 г. Ф. М. Каменский открыл явление микоризы — симбиоз между высшими растениями и грибами (Каменский, 1891). Симбиотические грибы поселяются в корнях растений. Сожительство гриба с высшим растением возникло очень давно и было обнаружено еще в стелющихся корневищах *Asteroxylon*, в стеблях *Rhinia*; бесцветные заростки древних представителей папоротникообразных (у многих *Lycopodiales*, *Psilotales*, *Ophioglossales*) сожительствуют с грибами и питаются гетеротрофно.

Различают 2 типа микориз — эндотрофную и эктотрофную. В первом случае вегетативное тело гриба (гифы) находится внутри клеток паренхимы корня, а во втором — снаружи его. Иногда разли-

чают еще экто-эндотрофную микоризу, оплетающую молодые корешки снаружи и проникающую внутрь последних. Корни с эктомикоризмами значительно отличаются от корней, не имеющих их. Они видоизменены как по форме, так и по анатомическому строению. Встречаются булабовидные, ожерельевидные, вильчатые, дланевидные, коралловидные, клубневидные, перистые и папоротниковидные микоризные окончания. Форма их зависит от видовой принадлежности растений-хозяев, возраста корней, почвенных условий и гриба-симбионта. У эктомикориз хорошо выражены наружный грибной чехол и сеть Гартига.

Эндотрофную микоризу образуют фитомицеты, главным образом представители рода *Endogone*. В отличие от эктотрофной микоризы они не образуют чехла на поверхности корня и не видоизменяют их морфологию. Эктомикоризы почти не изменяют внешнего вида корней. Лишь у немногих видов (кукуруза, пшеница, горох, лук, томаты) инфицированные микоризным грибом участки корня выделяются по коричневатой или зеленовато-желтоватой окраске (Хрущева, 1955; Селиванов, 1981).

Микориза в жизни сожительства растений играет определенную положительную роль: увеличивает всасывающую поверхность корней микотрофных растений, снабжает минеральными элементами, водой, передает им сложные органические соединения, синтез которых высшим растениям недоступен, предохраняет от корневых болезней. В свою очередь грибы получают из корней углеводы, витамины. По данным А. Рудакова (1953), семена сосны, имеющие на корнях микоризу, поглощают вдвое больше фосфорной кислоты, калия — $\frac{3}{4}$ и азота — почти на $\frac{9}{10}$ больше, чем семена без микоризы.

Эктотрофы оказывают значительное влияние как на рост корней, так и на поглощение питательных веществ, особенно фосфора (Harley, 1969). Фосфаты обладают низкой скоростью диффузии в почве. Микориза, обладая обширной гифой, транспортирует фосфор значительно быстрее из более удаленных участков к корням, чем это было бы возможно при диффузии через саму почву. По данным F. E. Sanders, P. B. Tinker (1971), приток фосфора в корни лука (*Allium cepa*) с микоризой в 3 раза больше, чем без микоризы.

При отсутствии микоризы корневой чехлик у листовенницы развит слабее, происходит опробковение наружных клеток меристемы корня, опробковевают и клетки эндодермы. Все это и отсутствие корневых волосков сильно снижает поглотительную способность корня. При образовании микоризы гифы гриба разрыхляют опробковевшую экзодерму, в паренхиме коры образуют сеть Гартига, и контакт растения с почвой через живой мицелий резко усиливает его поглотительную способность (Зак, Церлинг, 1967). Т. Е. Fugman (1970) наблюдал на корнях *Podocarpus rospigliosii* округлые образования, напоминающие клубеньки бобовых, в которых выяв-

лено наличие эндотрофной микоризы, и это образование было названо «клубеньковой микоризой».

Формы и степень развития микориз зависят во многом от содержания и типа гумуса в почве (Harley, 1937; Рубин, Обручева, 1955; Крюгер, 1960). В. Р. Вильямс (1951) в образовании микориз у растений большую роль отводил органическим веществам почвы. Он вскрыл особенности пластовых культур как микотрофных растений, используемых с помощью мицелия гриба растительные остатки пласта. А. А. Ячевский (1933) считал, что при большом наплыве минеральных солей в почве микотрофия отходит на задний план, а при наличии большого количества органических веществ микотрофия, наоборот преобладает.

Следует отметить, что типичные микоризные грибы не образуют лактозу и протеиназу, не могут подвергнуть гниению лесную подстилку. Разлагающие грибы содержат систему ферментов, способных разложить сложные гумусные соединения. Поэтому Е. Björkman (1970) полагает наиболее вероятным взаимодействие между почвенными сапрофитами, разлагающими лесную подстилку и микоризными грибами, не имеющими такой способности, но обладающими высокой поглотительной активностью. По И. А. Селиванову (1975), роль микориз в питании деревьев заключается в улавливании и накоплении питательных веществ в период их освобождения из подстилки или верхних микробиологических активных горизонтов почвы и передаче их клеткам корня.

Грибы образующие микоризу, весьма разнообразны. Многие микоризообразователи принадлежат к обычным лесным грибам — Agaricales (боровики — *Boletus*, маслята — *Suillus*, мухоморы — *Amanita*, подберезовики — *Leccinum*, рыжики — *Lactarius*, сыроежки — *Russula* и др.).

Микориза наблюдается у большинства хвойных и лиственных пород умеренных широт. Н. В. Лобанов (1953) все древесные растения по их степени микотрофности подразделил на 3 группы: высокомикотрофные — *Pinus*, *Picea*, *Larix*, *Quercus*; слабомикотрофные — *Betula*, *Acer*, *Tilia*, *Populus* и немикотрофные — *Eupomus*, *Crataegus*, *Sambucus*.

Микориза характерна для многих кустарников и полукустарников (особенно из сем. Вересковых — *Ericaceae*), обитающих на сырых, или болотистых местах (Mejstrick, 1976) а также для луговых трав (Крюгер, 1957, 1961), особенно орхидных, большинство из которых без микоризы не способно расти. По данным исследований Н. Г. Елеусеновой, И. А. Селиванова (1973), Л. Д. Утемовой (1973), немикотрофными оказалось большинство представителей семейств осоковых (*Cyperaceae*), свинчатковых (*Plumbaginaceae*), первоцветных (*Primulaceae*), маревых (*Chenopodiaceae*), макоцветных (*Rapaveraceae*) и др. Цитрусовые обычно не образуют корневых волосков, и корни лимона, апельсина (*Citrus sinensis*) имеют эндотрофную микоризу (Слудская, 1957).

Микориза, как показали исследования последних лет, имеет широкое распространение в природе, присуща многим видам растений, в том числе характерна и для многих сельскохозяйственных культур.

В комплексе условий внешней среды, влияющих на образование микоризы у культурных растений, важное место занимает влажность почвы. Наиболее интенсивное микоризообразование протекает при влажности 60% от полной влагоемкости почвы (Хрущева, 1960).

Как показали исследования Е. П. Хрущевой (1955), образование микоризы зависит от характера органических веществ в почве. На богатой растительными остатками микотрофность у растений сильнее, чем на почвах, содержащих органическое вещество в форме перегноя. В опытах автора пшеница, лен-долгунец, просо в почве из-под пласта многолетних трав были почти на 100% микотрофными. Интенсивность микоризообразования у этих культур наиболее высокой оказалась на дерново-подзолистой, меньше — на светло-серой лесостепной почве и еще меньше — на деградированном черноземе.

На светло-серых лесостепных почвах наиболее благоприятен для образования микоризы у пшеницы пласт многолетних трав при хорошем их урожае и позднем подъеме. На микоризообразование пшеницы влияют формы, дозы удобрения и способы их внесения. Например, гранулированный суперфосфат меньше снижает микоризообразование, чем порошковидный при внесении под культивацию.

Большие дозы полного минерального удобрения и азотно-фосфорных в органо-минеральных гранулах сильно угнетает микоризообразование. При использовании гранулированного суперфосфата в рядки по азотному фону у пшеницы микориза образуется обильнее, чем в контроле, и при внесении удобрения в смеси с семенами (Хрущева, 1958).

Микоризный гриб проникает в корневую систему кукурузы через корневые волоски и клетки ризодермиса, проходит по наружным слоям коровой паренхимы. Длина гиф гриба колеблется от 86,9 до 158 мкм; в период кущения и выбрасывания метелки гифы гриба достигают наибольшего развития, в фазу цветения лизируются клетками корня и к концу вегетации мицелии исчезают (Шелонина, 1959; Крюгер, Баркова, 1959). Грибы-микоризообразователи ржи, пшеницы и других культур обнаруживаются только при сильном увеличении под микроскопом. Микориза же кукурузы видна через обыкновенную лупу и даже невооруженным глазом, имеет зеленовато-желтую окраску, вызывает интенсивное ветвление корней. Опорные корни кукурузы иммунные, и в них гифы грибов не обнаруживаются (Хрущева, 1961).

По П. В. Крюгер (1961), микоризообразующий гриб встречается преимущественно в молодых корнях, имеющих первичное строе-

ние. Гифы гриба часто занимают внутренние клетки мезодермы, прилегающие к эндодерме. В центральный цилиндр гриб не проникает. Как показали исследования Т. И. Волковой и Е. П. Хрущевой (1958), масса микоризообразующего гриба образует внутриклеточные клубки и лишь незначительная часть гриба распространена в межклетниках. Мицелий гриба развит во всех слоях паренхимных клеток первичной коры.

Долгое время считали, что микориза развивается преимущественно в условиях высокогумусной почвы и не развивается в условиях сильного увлажнения. Однако, как показали многочисленные исследования, микориза может развиваться на самых разнообразных типах почв. Как отмечает Н. М. Шемаханова (1954), детальные исследования отечественных ученых показали, что почти все почвы нашей страны, за исключением солонцов, содержат грибы-микоризообразователи, которые при достаточной влажности могут обусловить образование микориз на корнях древесных растений. Однако И. А. Селиванов и С. Л. Гаврилюк (1966) обнаружили эндотрофную микоризу у 16 видов галофитов, растущих на солончаках Зауралья.

Т. Asai (1934) нашел микоризу у кактуса, С. Р. Шварцман (1955) — у более чем 20 видов растений пустынь Казахстана, Н. Г. Елеусенова (1970) — у эфемеров и эфемероидов песчаных пустынь; Н. Т. Нечаева, К. В. Василевская, К. Г. Антонова (1973) — у большого числа видов естественных фитоценозов Каракумов.

И. А. Селиванов (1978) установил микосимбиотрофизм у 42 видов дикорастущих и возделываемых злаков и у 255 видов растений степной зоны; многие из них — эдификаторы фитоценозов. По его наблюдениям, для травянистых растений характерны только зигомичетные везикулярно-арбускулярные эндомикоризы.

Непригодными для микоризообразования обычно считаются известковые почвы, но и на них у вереска (*Calluna vulgaris*) обнаружена микориза (Rayner, 1915). Эндотрофные микоризы зарегистрированы в корнях у альпийских растений *Erigeron compositus* и *E. pinnatisectus* (Daubenmire, 1941).

По данным исследований В. Г. Логиновой и И. А. Селиванова (1975), большая часть растений высокогорий Гиссарского хребта имеет микоризу. Здесь микотрофные виды в степных сообществах составляют до 85,7, в трагакантнике — 75, на высокогорной пустоши и группировках субниваального пояса — 68,4%.

Результаты широких исследований взаимоотношений растений с окружающей средой показали тесную связь растений с почвенными микроорганизмами. L. Hiltner (1904) был первым, кто ввел термин «ризосфера», а несколько позже Стокклаз ввел термин «бактерориза» для обозначения узкой прослойки почвы вокруг корней, где происходит скопление большей части почвенных микроорганизмов (Красильников, 1939). Иногда используется термин «ризоплан» для выделения в особый слой группы организмов, населяю-

щих непосредственно поверхность корня в отличие от почвенных микроорганизмов прилегающей ризосферы (Russel, 1977).

Обстоятельные исследования Н. А. Красильникова и др. (1934, 1936а, б, в, 1939), А. А. Исаковой (1937), И. И. Канивец (1942), Е. Х. Ремпе (1952), К. Н. Мишустина (1956) и многих других авторов подтвердили, что корневая система растений — мощный фактор очагового скопления микроорганизмов почвы, образующего порой биологическую пленку вокруг корней. По Н. А. Красильникову (1936а), даже на глубине 1,5—2 м, где почти нет органических веществ, корневые разветвления часто окружены темной полоской гумусового вещества, и там количество микроорганизмов в сотни раз больше, чем в почве, удаленной от корней. Причем, как отмечает З. А. Аркадьева (1961), бактерии очень плотно покрывают поверхность корней (например, у кукурузы и гречихи). Даже после десятикратного отмывания в течение 30 мин на корнях остаются миллионы бактерий.

И. И. Канивец (1942) установил, что в ризосфере питательных веществ больше, чем вне ризосферы, это и определяет наиболее высокую активность здесь почвенных микроорганизмов. Именно поэтому даже структурообразование в почве протекает более интенсивно в сфере непосредственного соприкосновения с корнями.

Как известно, в создании прочной мелкокомковатой почвенной структуры важную роль В. Р. Вильямс (1897, 1948) придавал «активному перегною» — ульминовой кислоте, вырабатываемой анаэробными бактериями и выделяемой ими в прилегающую к корням растений часть почвы. Но только сравнительно недавно исследователи (Сорокина, Тягны-Рядна, 1933; Гельцер и др., 1937) начали обращать внимание на микрофлорную деятельность как на фактор создания «активного перегноя». Последующие экспериментальные исследования показали, что продуцируемые бактериями вещества (протопектиназа), действуя на пектиновые вещества межклетников корней растения, образуют галактуроновую кислоту, которая, взаимодействуя с микробным протеином, образуют комплексные соединения, обуславливающие прочность почвенным комочкам (Рудаков, 1951; Мишустин, 1956).

Микрофлора ризосферы и внекорневая почвенная отличается и видовым составом. Н. А. Красильников и др. (1936а) отмечали преобладание в ризосфере культурных растений неспорозных и целлюлозных бактерий. Е. Ф. Березова (1956), Я. П. Худяков, Ю. М. Возняковская (1956) отмечают преобладание в ризосфере флюоресцирующих бактерий и наличие пигментных форм. З. А. Аркадьева (1961) в ризосфере кукурузы обнаружила большое количество аммонификаторов, денитрификаторов, целлюлозных аэробных бактерий и бактерий рода *Azotobacter*.

Специфичность микрофлоры вокруг корней обуславливается количеством и составом корневых выделений (Исакова, 1937). Существует мнение, что разнообразие ризосферной микрофлоры опреде-

ляется в основном витаминным составом корневых выделений (West, 1939). Изменение состава корневой и ризосферной микрофлоры в значительной степени определяется и бактерицидными веществами, выделяемыми корнями (Березова, Ремпе, 1950), фитонцидами (Межараупе, 1960а), являющимися одним из факторов естественного иммунитета растений (Токин, 1951), типом и реакцией почвы (Thom, Humfield, 1952).

Микроорганизмы ризосферы являются основными агентами минерализационных процессов в почве, способствуя тем самым успешной реутилизации выделенных корнями веществ. Микрофлора ризосферы создает мощный биологически активный барьер вокруг корней, производит здесь большие превращения веществ (Красильников, 1951), оказывает защитное действие, предохраняя от поражения патогенными грибами и бактериями (Красильников, Разница, 1946).

Заражение тканей корня патогенными микроорганизмами обычно происходит после завершения роста клеток растением. Бактерии просверливают стенки эпидермальных клеток корневых волосков или входят в промежуточные пластинки между прилегающими клетками (Old, Nicolson, 1975). Постепенно они разрушают всю кору. Эндодерма служит барьером бактериальной инфекции, поэтому стела сохраняется до тех пор, пока не происходит заражение грибными патогенами (Russel, 1977).

Н. А. Красильников и др. (1936) установили динамичность численности и состава ризосферных микроорганизмов в течение вегетации растений. В ризосфере яровой пшеницы и кукурузы наблюдаются два численных подъема микроорганизмов — в молодом возрасте (у пшеницы в фазу кущения, у кукурузы в период появления пасынков) и в период налива молочной спелости зерна. Затем по мере созревания численность микроорганизмов в ризосфере постепенно снижается, а после уборки в связи с разрушением корней наступает период третьего подъема. В периоды максимального количества микроорганизмов в ризосфере в их составе преобладают неспорозные формы (из рода *Pseudomonas* *Achromobacter*), а при наименьшем развитии их — в ризосфере неспорозных становится явно меньше, хотя спорозные во все периоды вегетации растений составляют незначительный процент. При созревании растений их количество резко возрастает.

Смешанные культуры микроорганизмов, как известно, более активны, чем чистые (Красильников, Коренько, 1944). По-видимому, с этим связано, что в бобово-злаковых смешанных почвах происходит активизация микробиологических процессов в ризосфере обоих компонентов, обеспечивается, с одной стороны, минерализация органического азота, с другой, — закрепление подвижных форм азота бактериальной клеткой (Исакова, Анискина, 1950; Березова и др., 1953). Некоторые бактерии ризосферы из группы *Pseudomonas*, *Achromobacter* усиливают размножение клубенько-

вых бактерий в ризосфере бобовых растений. Бактерии-активаторы усиливают вирулентность клубеньковых бактерий, что способствует образованию клубеньков в большом количестве на корнях бобовых, а это в свою очередь повышает урожай бобовых растений (Красильников, Кореняко, 1944).

Н. М. Сулимова, Г. А. Цехановская (1965), высевая кукурузу повторно и по фасоле, обнаружили, что при посеве по фасоли, корневые остатки которой богаты азотом, в ризосфере кукурузы интенсивно развиваются аммонифицирующие бактерии, способствующие увеличению ее урожайности. При повторном же посеве кукурузы, корневые остатки которой бедны азотом, в ризосфере накапливается большое количество грибов и целлюлозоразлагающих бактерий.

Состав и численность ризосферных микроорганизмов зависит не только от видовой принадлежности растений, возрастных особенностей, общего физиологического состояния, но и от изменений условий самой почвы. Н. А. Красильников и др. (1936а) установили, что после полива и дождя, когда почва сильно насыщается влагой, численность микроорганизмов в ризосфере резко снижается, затем по мере подсыхания верхних слоев почвы этот показатель быстро возрастает и достигает максимума при влажности почвы 15—18%. Дальнейшее подсыхание почвы резко уменьшает количество микроорганизмов. Влажность меняет и качественный состав их: в сухой почве больше актиномицетов, при оптимальной влажности — неспоросных бактерий.

Многочисленные исследования показали, что внесение навоза и других органических удобрений резко увеличивает численность микроорганизмов в почве. Длительное применение минеральных удобрений угнетает развитие и снижает количество некоторых групп микроорганизмов — неспорных бактерий и актиномицетов, а внесение в почву навоза, наоборот, стимулирует их развитие (Мишустин, Прокашев, 1949).

Многочисленные опытные данные доказали, что применение минеральных удобрений стимулирует развитие некоторых групп почвенных микроорганизмов. Н. А. Красильников (1936) отмечал сильное размножение целлюлозных бактерий под действием нитратов. По данным Э. Я. Лаузня (1960а), на луговых почвах фосфорное удобрение способствует увеличению общего количества бактерий и целлюлозоразлагающих микроорганизмов. Действие калийного удобрения менее эффективно. Влияние минерального азота на отдельные группы микроорганизмов выражено слабее.

Сильное увеличение численности микроорганизмов в ризосфере кукурузы отмечали не только при внесении РК в почву, но и при внекорневой подкормке (Клишевская, 1966). Опыты А. М. Бабусенко и др. (1971) в условиях темно-каштановых почв предгорий Заилийского Алатау показали, что многие виды азотных удобрений (аммиачная и натриевая селитра, мочевины) стимулируют размножение основных гетеротрофов ризосферы яровой пшеницы. По фо-

ну аммиачной и натриевой селитры наблюдается максимум денитрифицирующих бактерий.

В подзолистых почвах основная масса микроорганизмов сосредоточена в самом верхнем слое (Мишустин, 1953). Однако при углублении пахотного слоя улучшается аэрация, создается более благоприятный режим влажности, к подзолу примешивается биологически активный пахотный слой, и в результате микробиологические процессы протекают более интенсивно, распространяясь на более глубокие горизонты (Креслинь, 1960а). Известкование подзолистых почв резко повышает активность микрофлоры: бактерий почти в 2,0—2,7, актиномицетов — в 1,5—2,2, спорообразующих бактерий — в 1,3—1,8 раза; резко увеличивается число аэробных целлюлозоразлагающих. Положительное влияние на развитие актиномицетов и спорообразующих бактерий оказывает совместное внесение извести и торфа: торф увеличивает в почве количество микроскопических грибов (Креслинь, 1960б), известкование же луговых почв не оказывает существенного влияния на их деятельность (Лаузня, 1960а).

Действие микроорганизмов ризосферы на высшие растения весьма разнообразно. А. И. Сальников (1969) показал, что бактериостимуляторы повышают образование корней проростков яровой пшеницы, а бактерии-ингибиторы задерживают корнеобразование. Бойсен-Иенсен (1938) выявил образование ростовых веществ группы ауксина многими ризосферными бактериями. Е. Х. Ремпе и Т. М. Грюнберг (1970) считают, что корневые выделения в стерильных условиях, обильно накапливаясь, тормозят рост растений. А. А. Образцов и др. (1961) показали, что в условиях монокультуры в ризосфере накапливаются не только бактерии-активаторы, но и бактерии-ингибиторы.

Среди почвенных микроорганизмов особое место занимают свободноживущие фиксаторы азота. Значение азотобактера, зоной деятельности которого является ризосфера, не ограничивается обеспечением растений связанным азотом и физиологически активными веществами (витаминами, ауксинами, биосами и др.), необходимыми для жизнедеятельности растений. Работы ряда исследователей (Геллер, Харитон, 1953; Заремба, 1953; Березова, 1958) доказали, что в результате деятельности азотобактера увеличивается общая численность и активность почвенных микроорганизмов.

В литературе много указаний о специфичности микрофлоры ризосферы видов растений, поскольку специфичны их корневые выделения, являющиеся своеобразной селективной средой для селекции микроорганизмов (Исакова, 1937). Кроме того, микроорганизмы в результате своей жизнедеятельности создают среду, становящуюся необходимой для высших растений. Все это показывает, что средообразующие действия высших растений и их взаимоотношения между собой — сложный процесс.

И. Ивушкин (1956) выделил из ризосферы люцерны штаммы

актиномицетов, сильно угнетающие развитие азотобактера. Е. Мишустин, А. Петрова (1958) обнаружили в ризосфере яровой пшеницы повышенную численность микроскопических грибов рода *Penicillium*, угнетающих развитие азотобактера.

Механизм действия ризосферных микроорганизмов на высшие растения многообразен. Используя органические вещества корневых выделений, они освобождают среду от накапливающихся отходов — продуктов их жизнедеятельности и тем самым создают более благоприятные условия для роста растений (Ремпе, 1967). Одной из причин положительного действия микроорганизмов ризосферы на рост и развитие растений является способность некоторых из них продуцировать стимулирующие вещества. Бактерии-стимуляторы повышают активность окислительных ферментов, синтеза азота, содержание хлорофилла в листьях (Ремпе, Калтагова, 1962). Микроорганизмы вырабатывают ряд витаминов, аминокислот и ферментов, которые усваиваются затем высшими автотрофными растениями (Ахромейко, Шестакова, 1958). Растения, выросшие в присутствии микроорганизмов, более полноценны по составу липоидов, аминокислот и витаминов (Красильников, 1939). Микроорганизмы продуцируют фитостимуляторы. В присутствии бактерий-активаторов в листьях и корнеплодах сахарной свеклы происходит более интенсивное накопление углеводов и больший выход сахара (Петренко, Карасева, 1969).

По Е. И. Ратнер (1958), значение жизнедеятельности почвенных микроорганизмов в минеральном питании растений заключается не только в переработке их до поглощения корнями. При подкормке декапитированной кукурузы продуктами жизнедеятельности ризосферных микроорганизмов с добавлением радиоактивного фосфора (P^{32}) общее содержание фосфора в корнях повысилось незначительно (103—123%), зато резко возросла удельная активность липоидов и нуклеопротеидов (141—163%) по сравнению с вариантом опыта без продуктов жизнедеятельности микроорганизмов. Поэтому роль ризосферных микроорганизмов выражается в добавочном снабжении растений физиологически активными соединениями, которые, поступая в корневую систему, оказывают существенное влияние на обмен веществ в растениях, в частности на первичные процессы превращения минеральных соединений азота и фосфора в корнях.

Я. П. Худяков (1953) развил представление о возможной роли почвенных микроорганизмов в транспорте минеральных веществ из примыкающей к ризосфере зоны почвенных частиц по направлению к корням. Е. И. Ратнер (1958) склоняется к мнению, что такой путь передвижения питательных веществ в почве, возможно, является добавочным фактором, позволяющим растению усваивать минеральные вещества не из свободного почвенного раствора, а даже из частичек почвы, не имеющих непосредственного контакта с корнями.

Почвенные микроорганизмы не всегда способствуют улучшению условий минерального питания растений. В. Р. Вильямс (1947) указывал, что они могут вступать в конкуренцию с высшими растениями за потребление минеральных веществ почвы. Обильное развитие микроорганизмов в ризосфере может обострить недостаток некоторых элементов минерального питания, например энергично потребляемого почвенными микроорганизмами фосфора. И. В. Тюрин (1946) указывал на конкурентную роль ризосферных микроорганизмов в потреблении азота, фосфора и калия.

Одна и та же группа микроорганизмов может положительно влиять в отношении одних элементов питания и вступать в конкуренцию с высшими растениями за другие. Например, азотобактер играет весьма благотворную роль в азотном и витаминном питании растений, но вступает в конкуренцию с высшими растениями в потреблении легкодоступной фосфорной кислоты (Ратнер, 1958), что может привести к резкому ухудшению фосфорного питания растений (Образцов, 1949). Поэтому посев инокулированных семян (в частности, сахарной свеклы и многолетних трав) азотфиксирующими бактериями с одновременным внесением небольшой дозы нейтрализованного суперфосфата устраняет конкуренцию, обеспечивает более продуктивный симбиоз высшего растения с азотфиксирующими бактериями.

В ризосфере сравнительно недавно были обнаружены и водоросли. Однако до сих пор нет единого мнения о степени локализации альгофлоры в ризосфере. Ризосферный эффект водорослей значительно ниже бактерий (Новичкова, Иванова, 1968). В ней развиваются зеленые (*Chlorophyceae*), желто-зеленые, диатомовые (*Diatomea*) и особенно сине-зеленые (*Cyanophyceae*) водоросли. Некоторые виды сине-зеленых водорослей встречаются только в ризосфере риса, что свидетельствует о селективной роли корней и по отношению к почвенным водорослям.

Наличие водорослей в ризосфере связано, так же как и других микроорганизмов, с доступностью органических веществ, повышенным содержанием углекислоты, благоприятными условиями увлажнения (Новичкова, Иванова, 1968). В дерново-подзолистых почвах водоросли в ризосфере представлены в основном зелеными водорослями, преимущественно протококковыми (*Protococcales*), которые способны быстро переходить на гетеротрофный (миксотрофный) способ питания (Штина, 1956).

Ризосферным эффектом характеризуются молодые корни. Одревесневшие, как правило, не имеют водорослей в своей сфере (Байрамова, 1965). Меньше водорослей в ризосфере пораженных грибами растений, больше — в активной части корневой системы (Новичкова, Иванова, 1968).

Установлено, что подавляющее большинство почвенных простейших тоже сосредоточено в ризосфере (Николюк, 1949). Следовательно, корневая система обладает высокой селектирующей способ-

ностью по отношению и к простейшим, видовой состав которых в ризосфере растений разных видов заметно отличается. Ю. Г. Гельцер (1968) наибольшее число видов простейших обнаружил в ризосфере кукурузы (саркодовых — *Sarcodina* 23 вида, жгутиконосцев — *Mastigophora* 18, инфузорий — *Infusoria* 14) и картофеля (саркодовых — 17 видов, жгутиконосцев — 17, инфузорий — 13), наименьшее — в ризосфере ржи (3 вида).

Численность простейших весьма динамична и достигает в ризосфере наибольшего значения в весенний период, а также во время бутонизации и частично цветения растений (Николюк, 1968). Неравномерно распределение простейших и по зонам корней. Как отмечает Ю. Г. Гельцер (1968), наибольшее их количество обнаруживается в зоне отмерших корневых волосков и чехлика, а наименьшее — в активно функционирующих зонах.

Простейшие и бактерии в почве находятся в определенных биоценологических взаимоотношениях. Питаясь бактериями, простейшие стимулируют их развитие (Николюк, 1968). Постоянное присутствие клещика *Pseudotritia ardoe* на корнях *Artemisia campestris* связано с действием одного из штаммов бактерий, выделенных из отмирающих корней этого растения. Личинки долгоносиков (*Sitona*) развиваются в клубеньках на корнях бобовых растений, но на почвах, богатых азотом, это не вызывает угнетения растений (Гиляров, 1968).

Густота пронизанности почвы корнями — один из важнейших показателей степени воздействия растения на почву, биологической активности почвы. После отмирания корни распадаются. Отмершие корни деревьев разрушают клещи-сапрофаги, личинки. В результате образуется разветвленная сеть ходов в отмерших корнях, где содержатся экскременты, экскреты, трупы животных-сапрофагов. Таким образом, как отмечает М. С. Гиляров (1968), почвенные беспозвоночные-сапрофаги тоже участвуют в переработке мертвых частей растения, способствуя их гумификации и минерализации, прокладывая в них ходы, по которым проникают другие корни.

Многие почвенные насекомые питаются корнями растений (личинки хрущей, проволочники и др.), и вызванные ими повреждения ослабляют и нередко приводят к гибели растений. Как отмечает М. С. Гиляров (1937), высокая влажность почвы уменьшает вредоносность почвенных фитофагов.

Избирательное повреждение корней почвенными фитофагами может оказаться настолько глубоким, что приводит к смене растительности. Повреждение корней злаков личинками садового хрущика (*Melolontha* Sp.) в Смоленской области приводило к быстрой смене луговой растительности и заболачиванию.

РОЛЬ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ ВО ВЗАИМООТНОШЕНИЯХ МЕЖДУ РАСТЕНИЯМИ В ЦЕНОЗЕ

Фитоценоз представляет собой сложную систему популяций многих видов растений, и характерным его признаком служит наличие взаимоотношений между совместно произрастающими растениями (Сукачев, 1928; Шенников, 1938).

Ассоциирование в фитоценозе разнохарактерных по биологическим свойствам видов растений позволяет им более полно и разнообразно использовать условия среды. Этому способствует относительно дифференцированное размещение растений во времени и пространстве. Установлено, что при прочих равных условиях продуктивность растительных сообществ тем выше, чем больше ее ярусность. Увеличение ярусности фитоценозов повышает вероятность улавливания солнечной радиации и более полного использования условий эдафической среды компонентами.

Т. А. Работнов (1968) отмечал: «...многое, что определяет состав, структуру и динамику ценозов (внутри- и межвидовые отношения компонентов, взаимоотношения между высшими растениями и микроорганизмами и проч.), не в меньшей, а часто в большей части осуществляется в почве, чем над почвой» (с. 165).

Игнорирование закономерностей взаимоотношений между разными видами растений приводило часто к печальным результатам при создании смешанных насаждений древесных культур. Так, в лесных культурах, созданных в степной зоне, дуб полностью погибал под воздействием береста (*Ulmus carpinifolia*) и ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior*). Весьма неустойчивыми оказались и смешанные насаждения дуба с белой акацией (*Robinia pseudoacacia*), сосны — с бузиной красной (*Sambucus racemosa*) (Рахтеенко и др., 1972).

Следует учесть, что наиболее крупные представители научной агрономии хорошо понимали, что именно от характера взаимоотношений растений часто зависит величина урожая.

А. П. Модестов (1915) высказывал весьма любопытную мысль о значении сорняков, которые, как правило, развивают более глубоко проникающую в почву корневую систему, чем многие культурные растения, и являются приготовителями путей в глубоких толщах грунта. Их отмершие ходы служат путями проникновения для корней наших полевых культур. В этой связи А. П. Модестов (1915) подчеркивал: сорные растения, считающиеся вредными, являются в известном отношении и полезными. Эта мысль не лишена оснований. Еще в 1899 г. Г. Н. Высоцкий отмечал, что с глубиной возрастает примесь CaCO_3 и сопротивление грунта, а корни начинают развиваться лучше только на тех участках, где встречаются более рыхлые полости, где меньше извести и связи между частицами менее прочны, или где имеются готовые ходы, проложенные червями, муравьями, а также трещины.

Однако является бесспорным факт сильного угнетающего действия сорняков на культурные растения. Н. И. Шевелев (1932), Т. К. Pavlychenko, J. B. Harrington (1935), Е. А. Hardy (1938) и другие авторы связывали преимущество сорняков с угнетением культурных растений — ослаблением их мощности и степени углубления корневой системы. Так, по наблюдениям И. Н. Шевелева (1932), интенсивное развитие корневой системы озимых сорняков благоприятствует быстрому развитию их весной, а слабое созревание корневой системы озимой пшеницы осенью сдерживает ее рост весной. В результате сорняки опережают в росте культурные растения и подавляют их. Так, корневая система овсяга обыкновенного (*Avena fatua*) развита мощнее, чем у яровой пшеницы; корни осота полевого (*Sonchus arvensis*) проникают в почву на глубину до 7 м уже на третьем году после всходов самосева; корни пырея углубляются до 2,5 м, мышей — до 1,5 м.

Изучая в полевых условиях взаимоотношения первичных культур с их типичными сорняками из вторичных культур (льна — *Linum usitatissimum* с рыжиком — *Camelina glabrata* и с индеей — *Elycus sativa*, озимой пшеницы и яровой пшеницы с рожью, овса с полбой и ячменем), И. В. Красовская (1930—1931), в след за ней, работая с теми же растениями в условиях ящичных культур, Ф. В. Быстриков (1931), затем Т. К. Pavlychenko, J. B. Harrington (1935), Е. А. Hardy (1938) и другие авторы обнаружили, что многие сорняки обладают более быстрым темпом развития, мощным кустом и корневой системой, обильным плодоношением и другими преимуществами, обеспечивающими исход конкуренции. По Е. А. Hardy (1938), в США корневая система ячменя по мощности не уступает корневой системе овсяга и, будучи более ранней культурой по сравнению с пшеницей, лучше заглушает рост сорняков, чем пшеница.

При выращивании с ячменем горчица полевая (*Brassica campestris*) почти полностью погибла, но распространялась по всей делянке при выращивании с яровой пшеницей. У житняка гребенчатого развивается густая и обширная корневая система, поэтому он тоже заглушает сорняки. Но такие сорные корнеотпрысковые растения, как осот (*Sonchus*), молочай острый (*Euphorbia esula*), вьюнок полевой (*Convolvulus arvensis*), имеющие к тому же глубокопроникающие корни, являются весьма конкурентоспособными. Причем быстрота укоренения на ранних этапах развития растений имеет первостепенное значение в закреплении особи на данной площади и рассматривается многими исследователями (Красовская, 1930, 1931; Быстриков, 1931; Pavlychenko, 1937; Зозулин, 1961 и др.) как основной фактор, обеспечивающий успех в борьбе за свое существование. Надземные приспособления играют существенную роль во взаимоотношениях растений, но они, как утверждает Г. М. Зозулин (1961), вступают в действие лишь после укоренения.

По наблюдениям Б. Г. Демиденко (1962), в смешанных посевах озимой вики и озимой ржи корневая система ржи при недостатке влаги углубляется почти в 2 раза быстрее, чем у вики, и бобовый компонент сильно страдает от засухи. Поэтому автор рекомендует «уравновесить» их рост и развитие путем совместного разновременного посева компонентов. Озимую вику в засушливой степи высевать на 15—20 дней раньше оптимального посева злаков.

По И. В. Красовской (1930—1931), при избытке легкоусвояемых питательных веществ в почве главное значение во взаимоотношениях компонентов в смешанных посевах имеет мощность куста, а корневая система играет пассивную роль. Растения, обладающие более мощным кустом, затевают своего конкурента, а это — один из сильно действующих факторов. При нехватке же питательных веществ в почве определяющая роль принадлежит способности корневой системы усваивать их из бедной почвы.

Характер взаимоотношений (как внутривидовых, так и межвидовых) в посевах проявляется не только в изменении роста развития надземных органов, но и подземной сферы. Так, по наблюдениям Т. К. Pavlychenko, J. B. Harrington (1935), глубина проникновения корневой системы яровой пшеницы и ячменя на засоренных участках меньше почти в 2, длина боковых ответвлений — в 2,5, а количество узловых корней — в 20 раз, чем на участках, чистых от сорняков. Это четко продемонстрировано и в работах Н. L. Ahlgren, O. S. Aamodt (1939) (табл. 5).

Т а б л и ц а 5. Воздушно-сухой (среднее из 20 определений) вес надземной массы и корней на одно растение луговых злаков в чистых и смешанных культурах (по Ahlgren, Aamodt, 1939)

Вид культуры	Надземная масса, г	Корни, г
Чистые культуры		
Полевица белая	0,369	0,244
Мятлик луговой	0,943	0,199
Мятлик сплюснутый	0,450	0,287
Тимофеевка	0,577	0,339
Тимофеевка+полевица белая		
Тимофеевка	0,360	0,221
Полевица белая	0,294	0,184
Мятлик луговой+полевица белая		
Мятлик луговой	0,195	0,151
Полевица белая	0,311	0,222
Мятлик сплюснутый+мятлик луговой		
Мятлик сплюснутый	0,260	0,148
Мятлик луговой	0,264	0,137

В бобово-злаковых травосмесях в большинстве случаев складываются благоприятные условия для роста и развития компонентов, в том числе и подземной их сферы. Как отмечают Н. Г. Ювенко (1939), С. Б. Мостинская (1951), люцерна благодаря своей

мощной корневой системе способствует созданию более крупных скважин, необходимых для нормальной водопроницаемости почвы и улучшению воздушного режима, особенно в более глубоких слоях почвы. Многолетние рыхлокустовые злаки обуславливают создание резко выраженной средне- и мелкозернистой структуры, оптимальный водно-воздушный режим почвы для развития корневой системы. Поэтому бобово-злаковые смешанные посевы более целесообразны и вполне обеспечивают нормальный водно-воздушный режим в корнеобитаемом слое почвы.

В смешанных культурах биологически совместимых видов (например, дуба с липой, клена с дубом, лиственницы с елью, сосны с березой, ели с осиной) корневые системы компонентов развиваются сильнее, проникают в почву значительно глубже, распределяются более равномерно, а корненаселенность почвенных горизонтов в 1,5—2 раза выше, чем в чистых. В таких насаждениях создаются более благоприятные условия для корневого питания. Межвидовые связи компонентов при определенных сочетаниях могут играть более существенную роль при корневом питании, чем внутривидовые, и при правильном подборе компонентов интенсивность поглощения корнями элементов минерального питания может возрасти в 1,5—2 раза (Рахтеенко и др., 1972).

Если виды обладают неодинаковым сезонным ритмом роста физиологически активных корней, то биологическая их совместимость в смешанных культурах увеличивается. Это связано с тем, что в периоды наиболее интенсивного роста корней происходит максимальное поглощение элементов минерального питания и воды. Поэтому, если у компонентов в смешанных культурах максимумы роста физиологически активных корней, интенсивности поглощения и выделения веществ этими корнями будут протекать в разные сроки, то происходит ослабление конкурентных взаимоотношений между ними и более равномерное расходование запасов питательных веществ и воды из почвы (Рахтеенко и др., 1972).

В последнее время исследователи начинают придавать большое значение специфическим выделениям совместно произрастающих растений. Понятие «химическое взаимовлияние растений», или аллелопатия, впервые введено в науку австрийским ученым Н. Molisch (1937). Как отмечают Г. А. Санадзе и К. Е. Овчаров (1966), этапное значение его исследований заключается в идентификации химической природы активного фитоэкскрета и установление его конкретной физиологической эффективности во взаимодействующей системе донор—медиатор—реципиент. Химическое взаимодействие растений является важнейшим фактором; оно существенно влияет на рост и развитие растений, структуру и долговечность как естественных, так и культурных фитоценозов. Продукты метаболизма растительного организма, оказывающие специфические воздействия друг на друга, Г. Грюммер (1957) назвал коллинами.

Высшие растения, как отмечал S. C. Varma (1938), извлекая из

почвы различные элементы питания и выделяя через корни и субстрат вещества, производят некоторые изменения в субстрате: создают вокруг себя определенную биологическую зону, благоприятно или неблагоприятно воздействующую на других сообитателей.

Корневые и другие выделения, по С. Н. Чернобрюнко (1956) — не просто ненужные отбросы, а одно из важнейших средств, которое помогает растению процветать. Это достигается, с одной стороны, путем изменения окружающей среды, а с другой, — непосредственным биохимическим воздействием на мешающие им растения других видов. Причем эти воздействия носят избирательный характер.

По Г. В. Ермилову (1946б), в смешанных посевах виды, обладающие быстрым темпом начального развития, благодаря деятельности корневой системы производят те изменения в субстрате, которые неблагоприятно действуют на развитие отставших в росте всходов других видов.

Одним из последствий активности корневых выделений — колинов — является почвоутомление, происходящее в результате длительной монокультуры. Другая причина почвоутомления — накопление в почве патогенных микроорганизмов. Кроме того, колины сами по себе могут вызывать аутоинтоксикацию растений. Как показали исследования А. М. Гродзинского (1970), в заповеднике «Стрельцовская степь» под монодоминантными микрогруппировками ковра безостого (*Bromus inermis*), пырея ползучего (*Agropyron repens*), житняка гребневидного (*Agropyron cristatum*), караганы кустарниковой *Caragana fruticosa*) и других растений происходит прогрессирующее накопление колинов, нередко приводящее к аутоинтоксикации растений.

В литературе немало материалов о благоприятном влиянии бобовых трав на условия азотного и фосфорного питания злаковых компонентов в смешанных посевах (Домонтович, Шестакова, 1929; Ахромейко, 1936; Шаин и др. 1957; Байтулин, 1961а; Рахтеенко, Мартинович, 1966; Рахтеенко, Минько, 1969).

Изучая с помощью радиоактивных изотопов фосфора и кальция взаимоотношения некоторых кормовых растений в чистых посевах и травосмесях, С. С. Шаин и др. (1957) установили, что часть поглощенных растениями питательных веществ выделяется их корнями и вновь используется не только микроорганизмами, но и соседними растениями того же и другого видов. Причем миграция минеральных веществ из одного вида растений в другой часто протекает гораздо быстрее, чем между растениями одного и того же вида. Как отмечают И. Н. Рахтеенко и др. (1972), в смешанных насаждениях радиоактивный фосфор поступает из липы в дуб в 2—3 раза быстрее, чем из дуба в дуб или из липы в липу.

В вегетационных опытах В. П. Иванова (1972) с кукурузой и кормовыми бобами при их совместном выращивании в одном сосуде производили подкормку растений радиоактивной углекисло-

той ($C^{14}O_2$) в разные фазы развития и время суток. При этом в одних опытах подкармливали растения кукурузы, в других, наоборот, — только бобы. В результате обнаружена взаимная обменяемость корневыми выделениями между кукурузой и кормовыми бобами, что указывает на их взаимоотношения через корневые системы. При этом оказалось, что корневыми выделениями кукурузы поглощаются клубеньками бобов во много раз больше, по сравнению с их корневой системой. У кукурузы последняя стимулирует рост и размножение клубеньковых бактерий бобов.

В опытах А. Н. Кремниной и А. В. Пронина (1965) внутри сосуда системы Митчерлиха, набитого почвой, помещали пол-литровый стакан с той же почвой и высаживали растения кукурузы с размещением части корней в стакане. Одновременно в стакан высаживали растения сои. В контрольном варианте опыта корни кукурузы размещались вне стакана. Через 2 месяца после высадки растений прекратили подачу воды в стаканы — и в опытном, и в контрольном вариантах. Корни кукурузы, находящиеся в стакане, продолжали интенсивно расти и после прекращения полива; за 2 месяца увеличили свой вес более чем в 3 раза. Корни кукурузы в стакане не иссушали, а, наоборот, даже увлажняли почву своими корневыми выделениями и тем самым в течение 2 месяцев поддерживали растения сои в жизнедеятельном состоянии. Корни кукурузы наиболее интенсивно выделяли воду в фазе цветения, выбрасывания метелки, увлажняя сухую почву до 7,4% — на 1,1% больше, чем в контроле. Эти опыты показали, что корневые выделения кукурузы настолько интенсивны, что за счет их влаги могут развиваться другие компоненты, произрастающие рядом (например, соя, если часть корней кукурузы находится изолированно в условиях достаточной влажности).

В лесных культурах степных районов травяная растительность выступает как сильный конкурент древесной за влагу (Высоцкий, 1898, 1912, 1915; Рахтеенко, 1952; Оловянникова, 1958). Е. М. Лавренко (1951) рассматривал степную растительность как фактор, препятствующий облесению их или замедляющий этот процесс. Травяной покров, особенно с глубокой корневой системой, как показывают наблюдения многих исследователей (Рахтеенко, 1952; Карпов, 1956; Оловянникова, 1958), активно потребляя воду и из глубоких толщ почвы, подвергают засухе древесные породы. Даже в снытево-осоковом липняке происходит острая конкуренция между корнями деревьев и трав за азот и влагу (Краснов, 1976).

Как известно, Г. Н. Высоцкий (1893—1894) придавал важное значение в степном лесоразведении кустарникам, считая, что они вначале играют роль подгона, а затем подлеска, необходимого для защиты почвы. Специальные исследования подтвердили, что глубоко проникающие в почву корни кустарников (особенно жимолости татарской — *Lonicera tatarica*) способствуют увеличению общей мощности почвенного профиля и биологической мелиорации почв

сухих степей, улучшают лесорастительные их свойства (Афанасьева, Оловянникова, 1958).

Н. В. Гурский (1939) на основе собственных экспериментов, проведенных на Кубанской станции ВИР, пришел к заключению о лучшем росте и состоянии древесных пород в смешанных культурах. По его мнению, кустарники и теневые породы, обладающие ограниченными по размеру и интенсивности корнями, помещенные между главными породами, играют роль буферов, смягчающих корневую конкуренцию между ними.

Лесоводы придают очень большое значение корневой конкуренции в жизни лесных сообществ. Считается, что в насаждениях степной зоны основной причиной острой корневой конкуренции между деревьями и травами является борьба за влагу (Карпов, 1955, 1956), а в лесах средней и южной тайги — за питательные вещества (Карпов, 1958). Конкуrentные взаимоотношения между древесными и травянистыми растениями в вересковых сосняках Шотландии из-за азота отмечали А. S. Watt, C. R. Fraser (1933). По наблюдениям Л. П. Рысина (1967), во взаимоотношениях древостоя, подлеска и травяно-кустарничкового яруса в сложных сосняках хвойно-широколиственной подзоны нашей страны ведущая роль принадлежит не корневой конкуренции, а световому фактору. Здесь недостаток света определяет видовой состав подлеска и снятие корневой конкуренции существенно не меняет положения.

Одним из своеобразных проявлений внутривидовых взаимоотношений растений является срастание корневых систем деревьев.

Срастание корней одного и того же вида или близко родственных видов широко распространено в природе. Это одна из причин, обуславливающих групповое расположение деревьев в чистых насаждениях, которое обеспечивает лучшую приживаемость и сохранность самосева и подроста (Инфаньев, 1947; Горчаковский, 1966). Поэтому срастание корневой системы рассматривается как одна из причин биологической устойчивости насаждений (Проскуряков, Коваленко, 1970). В густом древостое ели обыкновенной срастаются корнями не менее 30% всех деревьев (Шишков, 1948), сосны обыкновенной — до 20%.

По наблюдениям И. Н. Никитина (1959), наиболее часто срастание корней происходит у высокоствольных деревьев, и чем низкорослее дерево, тем реже срастание. У кустарников, как правило, корни не срастаются.

Ассоциируемость эксбиоморф в фитоценозах во многом зависит и от степени дифференциации их эдасфер, преимущественного использования ими в качестве источников почвенного питания и водоснабжения разных толщ экотопа, что способствует более рациональному распределению между компонентами фитоценоза почвенно-грунтовых условий.

Основные черты ярусного сложения подземной сферы фитоценозов определяются степенью различий в углублении корневой систе-

мы слагающих их компонентов. Сухость почвы при непромывном типе водного режима почв сильно ослабляет развитие корневой системы растений и дифференциацию компонентов фитоценозов по степени ее углубления. Чем благоприятнее водно-солевой режим почвы, тем выше видовая насыщенность фитоценоза и острее необходимость усиления степени вертикального расчленения фитоценоза. По нашим наблюдениям (Байтулин, 1984), подземная сфера горчачково-разнотравной ассоциации предгорных светло-каштановых и суглинистых почв имеет восьмьярусное, а мятлико-полынно-кохниковой ассоциации на обыкновенных сероземах суглинистых — пятиярусное сложение. В условиях прибрежных бугристых песков с близким уровнем грунтовых вод (2,5—3 м) складывается промывной тип водного режима, что обеспечивает увеличение видового состава фитоценоза и подземной сферы. В таких условиях подземной сферы саксаулово-кустарниково-разнотравной ассоциации — десятиярусное сложение, а эбелеково-полынно-терескеновой ассоциации на светлых суглинистых сероземах с глубоким залеганием грунтовых вод — четырехъярусное, тасбиюргуново-мртуково-полынной ассоциации на светлых щебенистых сероземах — также четырехъярусное, бесполынно-типчакковой ассоциации на каштановых среднесуглинистых солонцеватых почвах и чернополынно-биюргуновой ассоциации на лугово-степном мелком солонце — двухъярусное.

В фитоценозах так называемые поглощающие части корневой системы растений не всегда приурочены к определенным горизонтам почвы. Все компоненты фитоценоза активно используют плодородие верхних горизонтов почвы, но, имея разную степень углубления корнями, осваивают неодинаковую толщу почвогрунта.

Все изложенное показывает, что средообразующее действие высших растений и их взаимоотношения между собой представляют сложное биологическое явление; многое здесь зависит от характера роста и развития, расположения в почве и особенностей физиолого-биохимических свойств корневой системы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Корень является одним из основных вегетативных органов высших растений; он осуществляет динамичную связь надземных частей с почвенной средой и выполняет многообразные жизненно важные функции.

Возникнув из ризомоидов псилофитовых, корни претерпели длительное эволюционное развитие; первыми наземными растениями, которые имели настоящие корни, были высокоорганизованные представители папоротникообразных.

В эмбриональной ткани папоротниковых корень представлен еще не как собственно полюс корня. Эмбрионы птеридофитов имеют однополярное строение; это значит, что они обладают только полюсом надземной части, полюсом побега. Корневой полюс возникает сбоку от оси зародыша. Развитие корня не обгоняет прорастание стебля, поскольку эти группы растений обитают в основном на сырых местах, меньше нуждаются в быстром снабжении водой с помощью корней. Кроме того, основной корень у них развивается совсем слабо и не образует боковых ответвлений. Зато на оси побега, параллельно его дальнейшему росту, возникают новые корни. Эти придаточные корни появляются сбоку из стеблевой части и, как правило, эндогенно. У эмбрионов семенных имеются два противоположных полюса роста — побеговый и корневой. Поэтому их семена двуполярного строения. Выходя из двух полюсов, надземная и корневая системы развиваются раздельно. Корень, образующийся непосредственно от корневого полюса, называется первичным, или главным при сильном развитии — также стержневым. У большинства видов, особенно однодольных растений, рост главного корня рано ослабляется, развиваются дополнительные придаточные корни, часть которых у ряда злаковых культур закладывается еще в зародыше, а большая часть — в постэмбриональный период. Если растение обладает только первичной или только мочковатой корневой системой, то его укоренение считается, по W. Troll (1949), гомогенным; если же развиваются и первичные и вторичные корневые системы — гетерогенным.

В процессе освоения высшими растениями наземных условий, с усилением функциональной нагрузки на корень и возникновением новых функций происходили сложные анатомо-морфологические, ультраструктурные изменения и дифференциация корня. У различных жизненных форм, экологических и таксономических групп растений происходило своеобразное развитие и сочетание корней разного типа не только по времени и месту их образования, но и по характеру функциональной нагрузки. Возникло и видоизменение корней. Все это настоятельно требует тщательной разработки типологии корней и корневой системы. Типизация корней должна производиться в первую очередь по времени и месту их образования, морфологическим и функциональным особенностям, затем — по морфо-физиологическим особенностям образований на корнях и видоизменениям корней, интенсивности, степени ветвления, характеру ветвления, мощности углубления и характеру распространения, способности к вторичному утолщению и характеру утолщения. Характер состояния различных типов корней и мощность их развития относительно друг к другу являются показателями для типизации корневой системы.

Образовавшись в разное время и на различных органах, находясь в различном возрастном состоянии, имея неодинаковую мощность и осваивая разную толщу почвы в отдельные этапы онтогенеза растений, различные типы корней несут неравную функциональную нагрузку. Знать это крайне важно для разработки экологически обоснованных мер регуляции функциональных свойств корней для достижения эффекта от культивирования.

Не только отдельные типы корней, даже различные их части, зоны отличаются по своим функциональным особенностям. Ранее полагалось, что поглотительная функция свойственна лишь верхушечным зонам корня и далее ограничивается как утолщающейся эндодермой — этого барьера для радиального перемещения ионов, — так и резким падением интенсивности дыхания тканей в более старых зонах. Однако установлено, что ион аммония может поглощаться любыми частями корневой системы злаковых растений (Clarkson, 1974). В опытах R. S. Russel, D. T. Clarkson (1976) с ячменем поглощение и перемещение фосфора и калия происходили на всем протяжении корней. Кальций проникал к побегам только из относительно молодых частей корней. A. W. Robards и др. (1973) объяснили такое явление тем, что транспорт фосфора и калия через кортекс (Cortex) является симпластическим, кальция — апопластическим. В первом случае движение веществ через цитоплазму прилегающих клеток не прерывается отложением пластинок суберина в эндодерме, поскольку целостность цитоплазмы поддерживается плазмодесмами. Отложение пластинок суберина в эндодерме препятствует апопластическому пути, образуя слой гидрофобного материала между клеточными стенками и плазмолеммой.

Поглощение веществ растениями из почвенной среды — главное

функциональное свойство корня — осуществляется несколькими самостоятельными путями, и эти автономные механизмы поглощения экзогенных веществ слагаются как из пассивных, так и из активных процессов, не заменяясь, а лишь дополняя друг друга (Сытник и др., 1972).

Общепризнано, что основной клеточной субстанцией, контролирующей все обменные процессы как с окружающей средой, так и с соседними клетками, является плазмолемма. Первостепенную роль в повышении активности поверхностного слоя протоплазмы играет дыхательный процесс; он определяет состав и свойства структурных элементов, насыщенность акцепторами минеральных соединений поверхностного слоя протоплазмы. От этого зависит связывание поверхностью протоплазмы минеральных и органических соединений внешней среды и избирательная способность клетки (Потапов, 1967).

Поглощенные корнем из почвы минеральные элементы вступают в химическое взаимодействие с протоплазмой клеток корня, претерпевают здесь сложные превращения с включением в обмен веществ и подаются в надземные органы в органической форме. Таким образом, процесс поглощения и передвижения элементов минерального питания в корне — нераздельное звено в обмене веществ целого растения. Поэтому вполне правомерно рассматривать фотосинтез и корневое питание как целостную систему, поскольку корневое питание не только поглощение, но и усвоение элементов питания.

Функции между корневой системой и надземными органами четко дифференцированы, в то же время взаимосвязаны и взаимобусловлены. При оптимальном сочетании всех условий окружающей среды продуктивность растений неразрывно связана с крепкой и активно функционирующей корневой системой, также как хорошо развитая корневая система сопровождается сильной надземной массой. Поэтому мелиоративное и агротехническое воздействие на эдафическую среду с целью оптимизации условий для развития корневой системы одновременно стимулирует нарастание и надземной массы растений.

Однако, следует иметь в виду, что изменения надземной и подземной масс не всегда протекают пропорционально. Соотношение их в разных условиях подвергается широким колебаниям. Но остается несомненным тот факт, что при одинаковой внешней обстановке растения с более мощной корневой системой будут лучше обеспечены необходимой почвенной средой, чем с более слабой.

Поглотительная функция и другие функциональные проявления корневой системы определяются многочисленными экзогенными факторами, в особенности эдафическими. Все питательные вещества и вода, поглощаемые корнем, проходят через поверхность зоны между корнем и почвой. Границу между самыми поверхностными тканями корня и частицами почвы, которые к ним плотно приле-

гают, R. S. Russel (1977) определяет как поверхность раздела почва — корень.

Составляют эту поверхность в основном эпидермис и корневые волоски (на относительно молодых участках корня), калиптроген, корневые выделения, ризосфера. Физическое состояние поверхности, в значительной степени зависящее от уровня физического контакта между корнем и почвой, оказывает существенное влияние на скорость перемещения воды и питательных веществ к корням растений. Микроскопические наблюдения ряда авторов (Drew, Nye, 1969; Sheik, Rutter, 1969) показали, что корни не находятся в постоянном тесном контакте с почвой, часто они развиваются в порах, по диаметру больших, чем их собственный. Недостаточный контакт между почвой и корнем может создавать дополнительные сопротивления перемещению воды через поверхность раздела почва — корень, затрудняя водоснабжение растений. Контакт между корнями и почвой ослабляется при высыхании почвы, когда быстрое перемещение воды через поверхность этого раздела необходимо для поддержания потенциала воды в листьях (Russel, 1977). Поэтому оптимальная влажность почвы весьма благоприятна как для роста корней, так и для их функциональной деятельности.

Высокая влажность почвы ограничивает углубление, усиливает интенсивность ветвления и распространение корней в приповерхностных слоях. Сухость почвы снижает интенсивность, усиливает степень ветвления корней.

Наличие значительного числа непрерывных пор, в которые корни свободно могут входить, — необходимое условие нормального их роста (Russel, 1977). Корни не способны уменьшаться в диаметре, поэтому в плотных почвах они не в состоянии пройти узкие поры, диаметр которых меньше диаметра удлиняющейся части корня. При продвижении через поры неправильной формы происходит искривление паренхимной ткани коры, разрастание ее, но при этом размер стелы почти не изменяется (Wiersum, 1957). Слишком рыхлая почва тоже может ухудшить водоснабжение растения, поскольку слабый контакт корня с почвой создает дополнительное сопротивление перемещению воды через поверхность раздела почва — корень.

Особенно сильно изменяется в зависимости от условий произрастания глубина проникновения корневой системы. Если по ходу осевых корней встречаются механические препятствия (плотные породы, камни), ограничивающие дальнейшее их прохождение, то они часто образуют здесь распластанную сеть из тонких ответвлений, густо покрытых корневыми волосками (Kutschera, 1960).

Плотность и переувлажнение почвы оказывают косвенное воздействие на корневую систему, усиливая недостаток кислорода. Последнее оказывает многофакторное действие на растения. Многие вещества, продуцируемые при анаэробном метаболизме, могут быть токсичными для растений (например, этиловый спирт).

В анаэробных почвенных условиях возникают многочисленные органические кислоты — уксусная, муравьиная, пропионовая, масляная, валерьяновая. Отмечено также наличие метана, этилена, увеличивается концентрация двуокиси углерода, сульфида водорода. Все это оказывает токсическое воздействие на растения. В анаэробных условиях усиливается процесс денитрификации, что ведет к усилению вымывания и потере азота. Критический минимум кислорода для функционирования, по Н. Г. Потапову (1967), находится в пределах 3%.

R. S. Russel (1977) приводит многочисленные литературные данные, когда экзогенные стимуляторы роста снимали ингибирующий эффект анаэробных почвенных условий. Отсюда вытекает, что взаимосвязи в системе побег — корень осуществляются промежуточной сложной гормональной управляющей системой (Vaodia, Itai, 1969).

Физиологическому механизму регуляции ростовых процессов в настоящее время отводится столь важная роль, что R. S. Russel (1977) даже утверждает, что влияние неблагоприятных почвенных условий происходит иногда, скорее, вследствие видоизменений в синтезе ростовых веществ в корнях, чем изменений в количестве питательных веществ или воды, поглощаемых корнями из почвы.

Важную роль в поглощении веществ корнями играет взаимодействие ионов и концентрация их в почве. Поэтому скорость впитывания одних веществ зависит от степени содержания в корнеобитаемой среде других веществ. Например, усиление роста, вызванное дополнительной подкормкой растений фосфорными удобрениями, вызывает сильное увеличение интенсивности поглощения азота при той же его концентрации (до подкормки фосфором). При низком уровне азота в почве растение не отзывается положительно на подкормку фосфорными удобрениями. Усиленное снабжение легко поглощаемым катионом может уменьшить поглощение других катионов, даже если их концентрация сохраняется неизменной, и наоборот, — усилить поглощение некоторых анионов. D. R. Hoagland, J. C. Martin (1933) показали, что увеличение подкормки калием вызывает уменьшение интенсивности поглощения кальция и магния. Присутствие кальция может приводить к общему усилению поглощения. Это явление известно как эффект «Вьетса» (Russel, 1977) и приписывается влиянию иона на проницаемость мембран (Viets, 1944).

Корневая система растений — весьма лабильный вегетативный орган, четко реагирующий на все изменения почвенной среды. Поэтому даже у одной и той же особи растений корни, размещенные в различной части почвы, могут иметь неодинаковую мощность развития.

Усиленный рост корней в одной части корневой системы, когда происходит ослабление его в другой части под действием неблагоприятных условий или усиленный линейный рост и утолщение боко-

вых корней при повреждении кончика осевого корня и замещение его, получил название компенсационный рост. Почвенная среда более изменчива на небольшом протяжении и вызывает сильное варьирование мощности корневой системы (особенно степень и интенсивность ветвления), чем у надземных частей. Но ослабление в какой-либо части корневой системы в силу локальных неблагоприятных условий может компенсироваться усилением их роста на других участках. Кроме компенсационного роста существует и компенсационная активность функциональной деятельности корневой системы. Корень обладает лабильностью функциональной активности (Курсанов, 1953). Она проявляется в следующем: если одна часть корневой системы снабжена влагой и элементами минерального питания, то и растение в целом, вся его корнеобитаемая зона равномерно обеспечены элементами питания. Эта компенсационная реакция является следствием интенсивного ветвления и повышения поглотительной активности корней в зоне благоприятного обеспечения в почве. Поэтому такие свойства корней, как быстрота и степень углубления в почвогрунт, густота ветвления, формирование и рост новых корней — боковых и придаточных, регенерационная способность корней, являются внутренними факторами; они обуславливают мощность корневой системы и имеют важное значение в повышении жизнестойкости растений. Более мощная корневая система в благоприятной среде необходима для полного обеспечения интенсивно растущих надземных органов.

Доказано, что при относительном постоянстве условий окружающей среды в течение вегетационного периода наблюдается логарифмическая линейная связь между весом побегов и корней (Pearshall, 1927; Russel, 1977). Если по каким-либо причинам происходит нарушение корнепобегового соотношения, то оно вскоре восстанавливается при сохранении деятельности меристемных тканей в обеих частях растений (Vrouwer, 1963). В этом проявляются тесные коррелятивные корне-листовые связи. К тому же следует добавить, как отмечает А. М. Смирнов (1970), меристемы даже изолированных корней характеризуются высокой способностью к регенерации и дифференциации. Сохранение изолированными корнями высокой способности к дифференциации позволяет им нормально осуществлять основные физиологические функции и длительное время находиться в культуре без связи с надземными органами. В этом проявляется довольно высокая относительная физиологическая самостоятельность корня по сравнению с другими органами растения.

Многие стороны структурной организации, экологии и физиологических функций корней выяснены еще недостаточно. Так, имеются данные о детоксицирующей функции корней (Курсанов, 1957, 1960). Отмечены факты обильного образования их при повышенном содержании токсических газов в атмосфере (Crocker, 1949) и при одностороннем азотном питании, когда появляются некротические участки на листьях и отмирают точки роста. Образование

корней при таких случаях могло определяться их способностью выводить из организма вредные соединения и их избыток (Сытник и др., 1972).

Основные признаки корневой системы наследственно обусловлены и имеют видовую, сортовую специфичность (Байтулин, 1976). У близкородственных видов растений сходный тип корневой системы, часто одинаковой мощности развития и характера распространения (Kutschera, 1960). Мощность развития корневой системы коррелятивно связана с таковой надземных органов растений. Мощная корневая система является одним из важнейших факторов, обуславливающих высокую продуктивность надземных органов. Поэтому селекция растений на продуктивность с учетом признаков корневой системы, коррелирующих с высокой продуктивностью и устойчивостью, — перспективный прием. Устойчивость растений, например, к засухе, у одних сортов может быть обусловлена мощной корневой системой, у других — анатомо-морфологическими признаками надземных органов, устьичной регуляцией интенсивности транспирации, физико-коллоидными свойствами протоплазмы и другими особенностями растений. Речь идет об обнаружении тех признаков корневой системы, которые дают преимущества в водоснабжении в критические периоды развития растений, в почвенном питании, рациональном размещении в почве и т. д. и о возможностях использовать эти особенности как дополняющие признаки при отборе в селекционном процессе.

Связь между мощностью корневой системы и надземных органов особенно резко проявляется у растений аридных зон. Здесь, как правило, «...чем длительнее период вегетации, мощнее надземная масса, интенсивнее темп роста и выше расход воды на протяжении онтогенеза, тем больше углубляются растения корнями в почвогрунт, тем большую толщу почвы они осваивают» (Байтулин, 1979). Однако связь эта непрямолинейная, имеется немало отклонений. Но важно, чтобы закономерности проявления наследственно обусловленных признаков корневой системы, особенностей реакции корней на характер воздействия окружающей среды и последствий этой реакции были учтены при разработке агротехнических, фитомелиоративных, интродукционных и других видов фитотехнических работ.

Все больше ученых признают, что объяснить многие реакции надземных органов на действие окружающей среды можно полнее, если учитывать жизнедеятельность их корневой системы (Russel, 1977). Решение этой важной и интереснейшей проблемы сулит определенный прогресс в практике растениеводства и земледелия, фитомелиорации и интродукции растений.

- Абилов К.* Строение зародыша и проростка трех подвидов *Phasileus aureus* (Roxb.) Piper. // Вестник ЛГУ. 1970. № 15. С. 45—53.
- Авдонин Н. С.* Периодичность в питании растений // Докл. ВАСХНИЛ. М., 1939. Вып. 2. С. 26—30.
- Авдонин Н. С.* Критические периоды и периоды максимальной эффективности в питании растений // Химизация соц. земледелия. М. Сельхозгиз, 1940. № 7. С. 25—35.
- Авдонин Н. С.* Внесение гранулированного суперфосфата в рядки // Агробиология. 1949. № 2. С. 29—48.
- Авдонин Н. С.* Подкормка сельскохозяйственных растений. М.: Сельхозгиз, 1954. 296 с.
- Агашков А. С.* Наблюдения над корневыми системами (из сортовых, полевых и лабораторных работ 1927 г.) // Научно-агрономический журнал. 1927. № 10. С. 741.
- Ажгалиев К., Байтулин И. О.* Поглощение фосфора (P^{32}) различными участками корней конского боба; поступление P^{32} в надземные части растений // Известия АН КазССР. Серия биол. 1971а. № 4. С. 41—46.
- Ажгалиев К., Байтулин И. О.* Поглощение фосфора (P^{32}) корнями кукурузы и конских бобов у различных слоев почвы // Известия АН КазССР. Серия биол. 1971б. № 5. С. 28—32.
- Айвазян С. А., Бабаян В. О., Абрамян А. Г.* Влияние стрептомицина на проростки пшеницы // Айастан и генсипанакан антес. (Биол журн. Армении). 1966. Т. 19. № 10. С. 28—33.
- Акимцева З. С.* Донник желтый на корковых и высоких солонцах // Сельское хозяйство Сибири. 1958. № 5. С. 21—25.
- Акимцева З. С.* Корневая система донника желтого при посеве на солонцах // Тр. Сиб. НИИ животноводства. 1962. Вып. 16а. С. 128—137.
- Акимцева З. С.* Корневая система донника желтого при посеве на солонцах // Вестник с.-х. науки. 1963. № 11. С. 123—127.
- Александров В. Г.* К вопросу о выяснении морфологической сущности корня свеклы // Научно-агрономический журнал. 1928. № 12. С. 846—852.
- Александрова В. Д.* Опыт определения надземной и подземной массы растительности в арктической тундре // Ботанический журнал. 1958. Т. 43. № 12. С. 1748—1760.
- Алексеева Е. С.* Использование отбора по корневой системе в селекции гречихи // Селекция, генетика и биология гречихи. Орел. 1971. С. 45—50.
- Алексеев А. М., Васильева И. М., Старцева А. В.* О роли главного корня в обмене веществ у красного клевера (*Trifolium pratense* L.) // Ботанический журнал. 1960. Т. 45. № 6. С. 785—794.
- Алешин Е. П., Филін-Колдаков Б. М., Синяговская А. П.* Поглощение воды

и солей рисом // Корневое питание в обмене веществ и продуктивности растений. (Тезисы докладов конференции). М.: Изд. АН СССР, 1961. С. 31—44.

Алиева Ф. А. О закономерностях нарастания корневой массы у однолетних и многолетних культур // Аспирантские работы по применению удобрений и агропочвоведению М., 1966.

Алпатыев А. В. Помидоры. М., 1955. 160 с.

Амантаев Е. А., Бобрышева Г. В. Рост и физиологическая активность корневой системы кукурузы в зависимости от удобрений и предшественников // Тр. Казахск НИИ земледелия. 1966. Т. 7/8. С. 205—213.

Аметов А. М., Байтулин И. О., Байтканов К. Особенности развития корневых систем растений на различных типах солонцов Актыубинской области // Биология и география. Алма-Ата: Наука, 1968. Вып. 4. С. 42—53.

Аметов А. М., Байтулин И. О. Корневая система растений субаридной умеренной зоны Алма-Атинской области // Корневая система растений пустынь Казахстана. Алма-Ата, 1973. С. 117—136.

Андронов И. Г. Корневые системы сливы на почвах с погребенными гумусовыми горизонтами // Тр. Каз. с.-х. ин-та. 1955. Т. 5. Вып. 1. С. 116—127.

Анисимов А. А. Влияние условий корневого питания пшеницы на отток ассимилятов в корни и прирост сухого веса корней // Рост растений. Львов: Изд-во Львовского ун-та, 1959. С. 110—115.

Антипов-Каратаев И. Н. Опыт применения фильтрационного метода к изучению факторов дисперсности почв. Л.: Печатная тип. произв.-кооп. артели, 1930. 64 с.

Антипов-Каратаев И. Н. Мелиорация солонцов в условиях орошения. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. 434 с.

Антипов-Каратаев И. Н. О культуре сахарной свеклы на почвах солонцовых комплексов // Почвоведение. 1942. № 2. С. 26—35.

Антипов-Каратаев И. Н. Применение изотопного метода к использованию явлений поглощения почвами электролитов в связи с мелиорацией почв. М., 1955. 19 с.

Антипов-Каратаев И. Н., Пак К. П. Вопросы происхождения и географического распространения солонцов // Мелиорация солонцов в СССР. М.: Изд. АН СССР, 1953. 564 с.

Апрелева М. С. Биологическое обоснование глубины заделки семян проса // Тр. Харьковского Ордена Трудового Красного Знамени с.-х. ин-та им. В. В. Докучаева. Киев: Урожай, 1969. С. 61—72.

Апрелева М. С. Хозяйственно допустимый и биологический пределы глубины заделки семян основных полевых культур Украины // Вопросы биологии, экологии и агротехники полевых культур. (Тр. Харьковского с.-х. ин-та). Киев: Урожай, 1970а Т. 132. С. 110—125.

Аркадьева З. А. Некоторые данные о корневой микрофлоре кукурузы и гречихи и ее влияние на рост растений // Науч. докл. выс. школы. Биол. науки. 1961. № 3 С. 163—168

Архангельский М. П. Корневые системы картофеля и гречихи // Тр. Краснодарского ин-та виноделия и виноградарства. 1940. Вып. 2(24). С. 81—89.

Атаманюк А. К. Плотность почвы и рост растений на примере черноземов Центральной Молдавии: Автореф. дис... канд. с.-х. наук. Кишинев, 1964. 23 с.

Атанасов П. Влияние на водный режим върху кореноватого система на ориза // Научни трудове. Серия растениевъдство. София. 1958. Св. 5. Г. III. С. 33—4

Афанасьев А. В. Естественное изреживание насаждений // Лесной журнал. 1963 № 1. С. 27—31.

Афанасьева Е. А., Карандина С. Н. Сопряженное изучение строения корневых систем и водного режима черноземов под древесно-кустарниковыми насаждениями // Тр. Ин-та леса АН СССР. М., 1958. Т. 13. С. 124—151.

Афанасьева Е. А., Оловянникова И. Н. Строение корневых систем и водный режим южных черноземов в зарослях подлесочных кустарников // Тр. Ин-та леса АН СССР. М., 1958. Т. 13. С. 80—123.

Ахромейко А. И. О выделении корнями растений минеральных веществ // Известия АН СССР. Серия биол. 1936. № 1. С. 215—254.

Ахромейко А. И. Физиологическое обоснование степного лесоразведения // Лесное хозяйство. 1949. № 2. С. 12—22.

Ахромейко А. И., Шестакова В. А. Изучение роли микроорганизмов в поглощении и выделении фосфора и серы сеянцами дуба, ясеня и клена // Микробиология. 1958. Т. 27. Вып. 1. С. 67—74.

Бабакишева Е. А. Влияние подрезки корней на их физиологическую деятельность // Сб. аспирантских работ по применению удобрений и агропочвоведению. М., 1966. Вып. 44. С. 161—164.

Бабец М. С. Динамика формирования вегетативных органов ежи сборной и житняка широколистного в зависимости от факторов внешней среды: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1967. 21 с.

Бабурин А. А. Особенности распределения корневых систем травянистых растений в хвойно-широколиственных лесах Дальнего Востока в связи с биогеохимическими поисками рудных месторождений // Биогеохимия зоны гипергенеза. М.: Наука, 1971. С. 104—118.

Бабусенко А. М., Уварова З. А., Попова Е. М. Фотосинтетическая деятельность и прикорневая микрофлора на онтогенезе пшеницы при подкормке различными азотными удобрениями // Биологические науки. Алма-Ата: КазГУ, 1971. Вып. 2. С. 40—45.

Базаев В. Б. Изменения содержания соединений фосфора в корневых системах и листьях сои в зависимости от возраста и условий питания // Доклады АН СССР. 1954. Т. 94. № 1. С. 145—147.

Базаева Е. В. Корневая система зернобобовых культур // Научн. тр. Омского с.-х. ин-та им. С. М. Кирова. 1969. Т. 67. С. 145—147.

Байда Т. А. Особенности сортовых различий в развитии корневой системы пшеницы в Северном Казахстане // Ауыл шаруашылык ғылымынын хабаршысы (Вестник с.-х. наук). 1966а. № 10. С. 28—34.

Байда Т. А. Влияние фосфорных удобрений на рост и развитие корневой системы яровой пшеницы // Ауыл шаруашылык ғылымынын хабаршысы. (Вестник с.-х. наук). 1966б. № 12. С. 29—33.

Байрамова Л. А. Водоросли субтропических почв Азербайджана: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Баку, 1965. 21 с.

Байтулин И. О. Особенности развития корневой системы многолетних злаковых трав в травосмеси // Вестник АН КазССР. 1957. № 9. С. 105—115.

Байтулин И. О. Корневая система люцерны (*Medicago sativa* L.) в чистых посевах и травосмесях // Докл. КазАСХН. 1960. Вып. 1. С. 62—67.

Байтулин И. О. О взаимоотношении компонентов в травосмесях // Вестник с.-х. наук. Алма-Ата. 1961а. № 5. С. 27—44.

Байтулин И. О. Корневые системы некоторых доминантов пустынных группировок Эмбенского плато // Бот. журнал. 1965. Т. 50. № 8. Т. 1135—1143.

Байтулин И. О. Корневая система однолетних бобовых культур // Биол. наука, МВССО КазССР. Алма-Ата. 1972. Вып. 4. С. 9—35.

Байтулин И. О. Закономерности формирования зародышевых корней хлебных злаков // Известия АН КазССР. Серия биол. Алма-Ата 1973. № 3. С. 28—37.

Байтулин И. О. Корневая система сельскохозяйственных культур. Алма-Ата: Наука, 1976. 244 с.

Байтулин И. О. Корневая система растений аридной зоны Казахстана. Алма-Ата, 1979. 183 с.

Байтулин И. О. Экологическая обусловленность и ценобиотическое значение подземной ярусности фитоценоза // Экоморфоз корневой системы растений в природных сообществах и в культуре. Алма-Ата: Наука, 1984. С. 132—154.

Байтулин И. О., Аметов А. Корневая система древесных интродуцентов в аридных условиях Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1983. 88 с.

Байтулин И. О., Балтаев Х. Б. Корневая система риса // Биология и география. Алма-Ата. 1968. Вып. 4. С. 54—59.

Байтулин И. О., Байтулина Л. С. Сравнительное изучение динамики развития корневых систем скороспелых и позднеспелых сортов кукурузы // Доклады научных учреждений МСХ КазССР. 1962. Вып. 3. С. 3—9.

Байтулин И. О., Байтулина Л. С. К сравнительному изучению роста корне-

вых систем некоторых гибридов кукурузы и их исходных форм // Биология и география. Алма-Ата. 1966. Вып. 3. С. 21—38.

Байтулин И. О., Бегенов А. Корневая система субальпийского пояса Заилийского Алатау // Биология и география. Алма-Ата. 1973. Вып. 8. С. 46—55.

Байтулин И. О., Джардемалиев А. Ш. Корневая система растений лесного пояса северных склонов Заилийского Алатау // Корневая система естественных фитоценозов Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1980. С. 5—60.

Байтулин И. О., Мухитдинов Н. М. Корневая система растений естественных фитоценозов на полнопрофильных солонцах // Известия АН КазССР. Серия биол. 1969. № 4. С. 17—23.

Байтулин И. О., Сагитова Г. Ф. Корневая система картофеля // Биология и география. Алма-Ата. 1970. Вып. 6. С. 40—43.

Бакалдин А. Я. Корневая система и урожай гороха при внесении удобрений в условиях Волго-Ахтубинской поймы // Тр. Волгоградского с.-х. ин-та. 1966. Вып. 1. С. 214—220.

Бакалдин А. Я. Распределение в почвогрунте корней люцерны и картофеля при орошении // Сб. научн. работ Саратовского с.-х. ин-та. 1973. Вып. 26. С. 57—61.

Балтаев Х. Б. Корневая система эдификаторов естественных фитоценозов солончаковых почв Кызыл-Ординской области // Материалы итоговой научной конф. проф.-преп. состава, посвящ. XXIV съезду КПСС. Алма-Ата: КазГУ. 1972. С. 24—27.

Балтаев Х. Б., Байтулин И. О. Корневая система растений в условиях гидроморфных почв Кызыл-Ординской области // Корневая система растений пустыни Казахстана. Алма-Ата. 1973. 183 с.

Балык Г. С. Влияние удобрений на динамику роста корней и надземных органов озимой пшеницы при разной площади питания // Тр. ВНИИ удобр. агропочвовед. 1970. Вып. 48. С. 98—103.

Балык Г. С. Влияние удобрений на рост корней и надземных органов озимой пшеницы // Агрохимия. 1970. № 6. С. 51—54.

Балык Г. С. Влияние удобрений на рост отдельных видов корней озимой пшеницы при разной площади питания и их роль в формировании урожая // Тр. ВНИИ удобр. и агропочвовед. 1971. Вып. 49. С. 90—99.

Балюра В. И. Биология прорастания кукурузного семени // Кукуруза. 1959. № 3. С. 27—31.

Балябо Н. К. Освоение и окультуривание степных солонцов и солонцеватых почв. М., 1958. 215 с.

Баранецкий О. В. О периодичности «плача» травянистых растений. СПб., 1872

Баратова Н. От вершков до корешков // За рубежом. 1982. № 8. С. 64.

Барбалис П. Д., Якобсон Ю. О. Белый донник в нечерноземной полосе. М.: Сельхозгиз, 1960. 54 с.

Барыкина Р. П. Образование корневых отпрысков у некоторых деревьев и кустарников, используемых в степном лесоразведении для скрепления почв: Автореф. дис. . . канд. биол. наук. М., 1954. 21 с.

Бегенов А., Байтулин И. О. Корневая система растений альпийского пояса Заилийского Алатау // Биология и география. Алма-Ата: 1973. Вып. 8. С. 56—64.

Бейдеман И. Н. К вопросу изучения корневых систем хлопчатника // Тр. Азербайджанского отд. Закавказского филнала АН СССР. Сектор ботаники. 1934. Вып. 5. С. 50—88.

Бейдеман И. Н. К программе изучения корневых систем растений. (Обзор литературы) // Тр. Ботанич. ин-та Аз. ФАН СССР. 1938. Т. 3. С. 317—339.

Бейдеман И. Н. Изменение интенсивности корневых систем в развитых фитоценозах // Тр. Ботанич. ин-та АзФАН СССР. 1939. С. 221—264.

Бекмухамедова Н. Б. Синтетическая деятельность корневой системы кукурузы при аммиачном и нитратном питании // Физиология растений. 1961. Т. 8. Вып. 1. С. 75—78.

Бекмухамедова Н. Б. Интенсивность процессов превращения азота в корневой системе кукурузы при поступлении его с пасок в надземные органы // Сб.

аспирантских работ по применению удобрений и агропочвоведению. 1964. Вып. 42. С. 5—15.

Беляков И. И. Некоторые особенности развития корневой системы пшеницы Северного Приаралья //Сб. трудов аспирантов и молодых научных сотрудников ВИГ. 1963. 3(7). С. 20—26.

Березова Е. Ф. Взаимосвязь растений с микрофлорой их корневой системы //Агробиология. 1956. № 6. С. 22—28.

Березова Е. Ф. О сущности действия бактериальных удобрений //Получение и применение бактериальных удобрений. Киев. Изд. АН УССР, 1958. С. 23—28.

Березова Е. Ф., Ремпе Е. Х. Корневая микрофлора многолетних трав //Докл. ВАСХНИЛ. 1950. Вып. 11. С. 3—9.

Березова Е. Ф., Шаин С. С., Ремпе Е. Х. Микрофлора корневой системы многолетних трав в чистом посеве и травосмеси //Тр. Всесоюз. НИИ с.-х. микробиологии. 1953. Т. 13. С. 57—66.

Березовский М. Я., Раджаева Р. П. Действие симазина на корневую систему овса и на распределение ее в почве //Докл. Моск. с.-х. академии им. К. А. Тимирязева. 1965. Вып. 103. С. 219—224.

Берников В. В., Зайков П. И. Строение корневой системы ели сибирской в различных лесорастительных условиях лесной зоны. //Тр. Омского с.-х. ин-та. 1975 Т. 138. С. 44—52.

Беспрозвана С. Я. Формирование корневых систем бобовых растений в зависимости от свойств золы //Уч. зап. Уральского ун-та 1970. № 94. С. 113—128.

Бисовицкий Т. Я., Коцюренко М. Х., Федоренко Л. В. Корневые и пожнивные остатки полевых культур свекловичного севооборота и их химический состав //Агрохимия. 1966. № 9. С. 83—87.

Билишев Г. З., Даримбетов У. Д., Есимбетов С., Шаповалов Ю. Развитие корневой системы сахарной свеклы и влияние ее на урожайность при дождевании //Ауыл шаруашылык гылымынын хабаршысы. (Вестн. с.-х. науки). 1969. № 11. С. 21—25.

Боброва К. С. Строение корневых систем древесных пород в различных типах сосновых лесов Зеленоборского стационара //Тр. Коми филиала АН СССР. 1972. № 24. С. 52—69.

Бобрицкая М. А. Роль однолетних культур растений в балансе органических и минеральных веществ в почве //Почвоведение. 1958. № 1. С. 44—55.

Бобрищева Г. В. Жизнедеятельность корневой системы и продуктивность кукурузы в связи с удобрением и предшественником: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук Алма-Ата. 1966. 21 с.

Бобрищева Г. В., Амантаев Е. А. Влияние некоторых предшественников на рост и развитие корневой системы орошаемой кукурузы //Ауыл шаруашылык гылымынын хабаршысы. (Вестник с.-х. наук). 1966. № 11. С. 13—16.

Богданов П. Н. Корневая система яровых пшениц юго-востока и методы ее изучения //Тр. научно-метод. конф. с.-х. опытно. учреждений юго-востока СССР. (Саратов). 1947. С. 61—66.

Боев Д. Д. Развитие корневой системы конопли в зависимости от агроприемов //Вестник с.-х. наук. Технические культуры. 1940. № 5. С. 88—92.

Бойко Л. А. Физиология корневой системы растений в условиях засоления. Л.: Наука, 1969. 94 с.

Бойко Л. А., Розорителева Е. К. О физиологическом действии микроэлементов на корневую систему растений в условиях засоления //Корневое питание растений в обмене веществ и продуктивности растений. Тезисы докладов конф. 6—10 февраля 1961 г. М.: АН СССР. 1961. С. 39—40.

Бойсен-Иенсен. Ростовые гормоны растений. М.; Л.: Биомедгиз. 1938. 252 с.

Большакова А. Ф., Эрперт С. Д. Опыт посадки леса в почвах солонцового комплекса полупустыни //Тр. Ин-та леса АН СССР. 1954. Т. 23. С. 50—64.

Бондаренко В. И. Применение вегетативной подрезки корней с целью активизации развития пшеницы //Доклады ТСХА. 1961. Вып. 62. С. 69—74.

Бондаренко В. И. Активизация жизненных процессов путем подрезки корней растений //Вестник с.-х. наук. 1962. № 10. С. 42—44.

Бондаренко В. И. Онтогенетические изменения в развитии корневой системы

кукурузы //Рост и устойчивость раст. (Респуб. межвед. сб.). 1966. Вып. 2. С. 46—54.

Бондаренко В. И., Ткалич И. Д. Значение узловых и зародышевых корней в формировании продуктивности озимой пшеницы при различном увлажнении почвы //Докл. ВАСХНИЛ. 1971. № 1. С. 5—7.

Бордиakov Л. П. Опыт систематического изучения //Тр. по прикладной бот. генет. и селекции. Л., 1934. Серия VII. Кормовые культуры. Т. 1. 123 с.

Борисов В. Я. Динамика развития корневой системы ранней капусты номер первый и обоснование метода получения высоких урожаев //Докл. ТСХА. 1949. Вып. 11. С. 225—228.

Борисова И. В. Основные жизненные формы двудольных многолетних травянистых растений фитоценозов Северного Казахстана //Ботанический журнал. 1960. Т. 45 № 1 С. 49—51.

Бронзова Г. Я. Влияние удобрений на развитие корневой системы луговых злаков и накопление в них углеводов //Вестник с.-х. наук. Кормодобывание. 1940. Вып. 4. С. 29—38.

Бутузова О. В. О роли корневой системы древесных пород в образовании микрорельефа //Почвоведение. 1962. № 4. С. 21—30.

Бушган В. В. Корневая система люцерны и ее производственное значение //Социалистическое зерновое хозяйство 1939. № 4. С. 97—108.

Буяновская Ю. Г. Некоторые особенности развития корневой системы огурцов на поливе //Научн. тр. Омского с.-х. ин-та. 1970. Т. 81. С. 39—44

Быков Б. А., Кириченко Н. Г., Коновалова Е. С. Продуктивность пустынной растительности Сев. Приаралья. Серополынный //Биологич. продуктивность растительности Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1974а. С. 15—51

Быков Б. А., Кириченко Н. Г., Коновалова Е. С. Продуктивность пустынной растительности Сев. Приаралья. Биогрунник. продуктивность растительности Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1974б. С. 51—64.

Быков И. Е. О минеральных соединениях азота в пасоке растений //Дневник Всесоюзного съезда ботаников в Ленинграде. Л., 1928. С. 19—20.

Быков И. Е. О минеральных соединениях азота в пасоке //Известия Биол. НИИ и Биол. станции при Пермском гос. ун-те. 1929. Вып. 6. С. 277—290.

Быстриков Ф. В. Корневая система культурных растений конкурентов //Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1931. Т. 27. № 5. С. 71—111.

Буссен В. О. Заметки о форме древесных корней и способе их роста //Лесной журнал. 1902. Вып. 6. С. 1321—1339.

Бялый А. М., Хамутова Н. С., Панкратова А. Ф. Динамика органических остатков в травопольном севообороте //Агробиология. 1953. № 5. С. 32—41.

Вакар Т. Б. О строении и развитии зародышевых и придаточных корней у некоторых однодольных растений //Бюл. Главн. бот. сада. 1956. Вып. 25. С. 86—93.

Вакулин А. А. Влияние подрезки корней сосны на ее рост и приживаемость //Тр. Сталингр. с.-х. ин-та. 1961. Т. 11. № 2. С. 223—225.

Васильченко Г. В. Характер корневой системы различных форм яблони //Тр. Алтайск. с.-х. ин-та. 1955. Вып. 2. С. 272—273.

Василевская В. К. Анатомо-морфологические особенности растений холодных и жарких пустынь Средней Азии //Уч. зап. Ленинградского ун-та. 1941. № 62. Серия биол. наук. Вып. 14. С. 48—158.

Василевская В. К. Анатомия образования почек на корнях некоторых древесных растений //Вестник Ленинград. ун-та. Серия биол. 1957. № 3. Вып. 1. С. 5—21.

Василевская В. К., Кондратьева Е. Н. Образование почек на корнях древесно-кустарниковых растений //Докл. АН СССР. 1955. Т. 101. № 5. С. 951—954.

Василевская В. К., Шокина Г. И. Морфолого-анатомические особенности некоторых партикулирующих растений и методики их изучения //Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы. (Международный симпозиум СССР 28 августа—12 сентября 1968 г.). Л.: Наука, 1968. С. 11—14.

Вахмистров Д. П. О двух механизмах избирательности при поглощении (с.-х.) растениями элементов минерального питания //Физиология растений. 1966. Т. 13. Вып. 5. С. 807—813.

- Вашкулат П. Н.* О различной регенеративной способности корней у одного и того же дерева // Ботанический журнал. 1959. Т. 44. № 11. С. 1666—1673
- Ведров Н. Г.* Устойчивость к весенне-летней засухе сортов яровой пшеницы в связи с их происхождением и степенью развития зародышевой корневой системы // Физиол. и биохим. сорта. Ч. 1. Иркутск. 1969. С. 155—157.
- Ведров Н. Г.* Возможность селекционного использования признаков корневой системы на начальных этапах яровой пшеницы: Автореф. дис. ... канд. сельскохозяйств. наук. Киров. 1968. 26 с
- Величко Е. Б., Щербина Т. С.* Влияние структуры почвы на формирование корневой системы риса // Тр. Кубанского с.-х. ин-та. 1955. Вып. 2 (30). С. 74—84.
- Вельсовская Л. А.* Изучение корневой системы пшеницы различного происхождения в условиях сильной ветровой эрозии и засухи (Павлодар). Автореф. дис. ... канд. сельскохозяйств. наук. Л. 1972. 24 с.
- Верещак А. И.* Интенсивность роста корневой системы у некоторых сортов и видов гороха // Научно-техн. бюл. Всесоюз. селекц.-генет. ин-та. 1969. Вып. 10. С. 69—72.
- Вернера Р., Майстренко Г. Г.* О корневых клубеньках дикорастущей и культурной облипихи (*Pterorhæa rhamnoides* L.) // Тр. Центр. Сиб. бот. сада. 1964. Вып. 7. С. 136—140
- Вестлейк Д. Ф.* Методы определения годичной продукции болотных растений с мощными корневищами // Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы. (Международный симпозиум СССР). Л.: Наука, 1968. С. 15—23.
- Визельман А. И.* Агротехнические вопросы выращивания помидоров в пригородной зоне Львова // Автореф. канд. дисс. Киев. 1967. 21 с.
- Вильямс В. Р.* Лекции по почвоведению, читанные в Московском с.-х. ин-те в 1895—1896 гг. М., 1897.
- Вильямс В. Р.* Почвоведение. Общес. земледелие с основами почвоведения. М.: Сельхозгиз, 1936. 647 с.
- Вильямс В. Р.* Почвоведение. 4-е изд. М., 1938. 160 с.
- Вильямс В. Р.* Основы травопольной системы земледелия // Советская агрономия. 1947. С. 3—8
- Вильямс В. Р.* Почвоведение с основами земледелия. М., 1948. 439 с.
- Вильямс В. Р.* Почвоведение с основами земледелия // Собр. соч. М., 1951. Т. VI. 576 с.
- Винокур Р. Л.* Азотный обмен в растениях тыквы в зависимости от температуры корнеобитаемой среды // Физиология растений. 1963. Т. 10. Вып. 3. С. 334—338.
- Витте-Пантелеева И. П.* Развитие корневых систем овощных растений в зависимости от режима орошения почвенных разностей: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Новочеркасск. 1952. 21 с.
- Власюк П. А.* Значение органических веществ почвы и удобрений для питания растений // Корневое питание в обмене веществ и продуктивности растений. (Тезисы докладов конф., 6—10 февраля 1961 г.). М.: Изд-во АН СССР. 1961. С. 3—6
- Войтенко Н. В.* О влиянии аэрации на поглощательную активность корневой системы растения // Сб. научно-исслед. работ Азово-Черномор. с.-х. ин-та. Новочеркасск. 1948. № 12. С. 24—36.
- Волоков И. А.* Корневая система яровой пшеницы в условиях орошения в Центральной черноземной полосе РСФСР // Докл. АН СССР. Новая серия. 1951. Т. 77. № 1. С. 129—132
- Волоков М. Г.* К физиологической характеристике зародышевых и узловых корней овса // Зап. Ленингр. с.-х. ин-та. 1929. Т. 5. Вып. 6. С. 80—112.
- Волкова Г. И., Хрущева Е. П.* О составе удобрений, вносимых в лунки под кукурузу и на серых лесостепных почвах и о развитии микоризы // Тр. Горьковского с.-х. ин-та. 1958. Т. 9. С. 27—40.
- Волынкин А. А.* Значение отдельных типов корней яровой пшеницы // Тр. Ин-та физиол. растений им. К. А. Тимирязева. 1954. Т. 8. Вып. 2. С. 312—350.
- Вомперский С. Э.* Особенности строения корневых систем *Pinus silvestris* L.

на осушенных торфяных почвах // Ботанический журнал. 1959. Т. 44. № 1. С. 79—87.

Волперский С. Э. К вопросу о морфологии корневых систем сосны на осушенных болотах // Новые лесовед. исследования. М.: Изд-во АН СССР. 1960. С. 62—65.

Воронин Н. С. К вопросу об эволюции перицикла в корнях растений // Ботанический журнал. 1945. Т. 30. № 4. С. 147—153.

Воронин Н. С. Об эволюции корней растений. 1. Верхушечные меристемы корней // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биол. 1956. Т. 61. Вып. 5. С. 47—58.

Воронин Н. С. Об эволюции корней у растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1956. Т. 61. № 5. С. 47—58; 1957. Т. 62. № 3. С. 35—49.

Воронин Н. С. Некоторые особенности корнеобразования у *Juniperus* // Ботанический журнал. 1960. Т. 45. № 9. С. 1359—1360.

Воронин Н. С. Эволюция первичных структур в корнях растений // Уч. зап. Казушского пед. ин-та. 1964. Вып. 13. С. 3—179.

Воронова Т. Г. Ритмичность роста корней плодовых культур в связи с развитием их надземных частей // Агробиология. 1965. № 2. С. 291—293.

Воронова Т. Г. Корневые системы плодовых и ягодных растений в условиях Сахалина. Новосибирск: Наука. 1973. 216 с.

Вотинова Т. И. Развитие подземных органов топинамбура и топинамбурсника Фиологического // Тр. Пермского с.-х. ин-та. 1967. Т. 42. С. 61—72.

Вотчал Е. Ф. О влиянии внешних условий на работу корня. Сообщ. 1. Влияние условий асфикции. Киев. 1914. 7 с.

Вотчал Е. Ф. К вопросу о составе и роли пасоки // Сб. статей, посвящ. К. А. Тимирязеву его учениками. М., 1916. С. 509—572.

Выскребенцева Э. И. Окислительный и азотистый обмен в корнях тыквы при калийном голодании // Физиология растений. 1963. Т. 1. Вып. 3. С. 307—312.

Выскребенцева Э. И. Влияние калия на использование фосфата в метаболизме корней // Физиология растений. 1963. Т. 1. Вып. 1. С. 40—47.

Выскребенцева Э. И., Красавина М. С. К вопросу об участии A/K —АТФ-азы в транспорте калия в растительных тканях // Механизмы поглощения веществ растительной клеткой. Иркутск. 1971. 167 с.

Высоцкий Г. Н. Результаты благоприятного года и значения кустарников в степном лесоразведении // Русское дело. 1893—1894. Вып. 1.

Высоцкий Г. Н. Растительность Велико-анадольского участка // Тр. Эксперим. лесн. департ. под рук. проф. В. В. Докучаева. 1898. Т. 2. Вып. 2. С. 135—268.

Высоцкий Г. Н. Гидрогеологические и геоботанические наблюдения в Велико-Анадолу // Почвоведение. 1899. Т. 1. № 2.

Высоцкий Г. Н. К вопросу о причинах усыхания лесных насаждений на степном черноземе // Тр. по лесн. опыт. делу в России. 1912. Вып. 40. С. 63.

Высоцкий Г. Н. Ергеня. Культурно-фитогеологический очерк // Тр. Бюро по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1915. Т. 8. Вып. 10—11. С. 331.

Высоцкий Г. Н. О некоторых «корешках» // Тр. с.-х.-господ. ботаники. 1926. Т. 1. Вып. 2. С. 11—14.

Габбасов А. М. Освоение глинистой пустыни Центрального Казахстана при помощи богарного растениеводства. Алма-Ата: Изд. АН КазССР. 1947. 177 с.

Гавриленко В. Ф. Работа корня // Биология и медицина. М.: Знание. 1963. 8 серия. № 3. С. 39—43.

Гаркавый П. В., Линчевский А. А. Новые сорта ярового ячменя // Научно-тех. бюл. Всесоюз. селек.-генет. ин-та, 1969, (1970), С. 3—7.

Гаамичава Н. Э. Выделение корнями витаминов и их влияние на микрофлору почвы // Материалы 1-го Всесоюз. симпозиума по физиол. биохим. основам формирования растит. сообществ (фитоценозов). М.: Наука. 1966. С. 276—280.

Гедройц К. К. Учение о поглотительной способности почв // Ред.-изд. ком. Нар. ком. земледелия. М., 1922. 56 с.

Гедройц К. К. Химический анализ почв // Методика агрономических исследований А. А. З. Пг., 1923. Т. 8. 258 с.

Гедройц К. К. К вопросу об обменном водороде и обменном алюминии в кислых почвах // Бюл. почвовед. М., 1930. № 1/4. С. 3—9.

Гедройц К. К. Химический анализ почвы. М.; Л. 1935. 535 с.

Геллер И. А. О корневых выделениях растений // Докл. АН СССР. 1954. Т. 95. № 5. С. 1105—1107.

Геллер И. А., Табенцкий Д. А. Корневые выделения и питание растений // Докл. АН СССР. 1957. Т. 115. № 2. С. 389—391.

Геллер И. А., Харитон Е. Г. Влияние азотобактерии и фосфобактерии на режим живления нуклевых бурек // Мікробіологічний журнал АН УССР. 1953. Т. 15. Вып. 3. С. 43—48.

Гельцер Ю. Г. О методах изучения протозойной фауны ризосферы растений // Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы. (Международный симпозиум СССР). Л.: Наука, 1968. С. 23—27.

Гельцер Ф., Белякова Е., Чернышова З. Роль органического вещества в структурообразовании почв. Сообщ. 1 // Химизация социалистич. земледелия. 1937. № 7. С. 45—61.

Генкель П. А. Солеустойчивость растений и пути ее направленного повышения. М.: Изд-во АН СССР, 1954. 84 с.

Генкель П. А., Андреева И. Н., Куркова Е. Б. Действие температуры на ультраструктуру и окислительное фосфорилирование митохондрий корней кукурузы // Изд. АН СССР. Сер. биол. 1968. № 1. С. 53—57.

Генкель П. А., Глумов Г. А. Исследование корневых систем пшеницы и овса // Тр. Биол. НИИ при Пермском гос. ун-те. Пермь, 1935. Вып. 1—2. С. 85—90.

Генкель П. А., Колотова С. С., Щербаков И. Н. Поглощение солей хлопчатником из растворов высоких концентраций // Докл. АН СССР. 1944. Т. X. № 1. С. 33—37.

Генкель П. А., Шахов А. А. Экологическое значение водного режима некоторых галофитов // Ботанический журнал. 1945. № 4. С. 154—166.

Германова В. Ф. Влияние корней на формирование фотосинтетического аппарата растений // Проблемы фотосинтеза. М. Изд-во АН СССР. 1959. С. 191—197.

Гиль А. Р. К вопросу накопления органического вещества в почве при возделывании различных культур // Известия Иркутского с.-х. ин-та. Иркутск. 1962. Вып. 19. Т. 2. С. 195—200.

Гиляров М. С. Факторы, определяющие вредность почвенных вредителей и их значение для культурных каучуконосов // Защита раст. Сб. 13. Л.: Изд. ВАСХНИЛ. 1937. 200—208 с.

Гиляров М. С. Корневые системы и почвенные беспозвоночные // Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы. (Международный симпозиум СССР). Л.: Наука, 1968. С. 27—32.

Гилис М. Б. Влияние локализованных способов расположения удобрений в почве на развитие корневой системы ризосферы и поступление питательных веществ в сельскохозяйственные растения // Корневое питание в обмене веществ и продуктивности. (Тезисы докл. конф. 6—16 февраля 1961 г.). М., 1961. С. 54—56.

Гильдеев Р. Ш. Влияние водного режима корней на поступление веществ // Уч. зап. Казанского гос. пед. ин-та. Казань: Татаргосиздат, 1950. Вып. 9. С. 121—165.

Глуховцев В. В. Некоторые особенности роста и развития корневой системы гороха и чины // Известия Куйбышевского с.-х. ин-та. 1967. Т. 21. С. 93—98.

Гоголишвили М. А. Мульчирование субтропических культур. Тбилиси: Мецнперება, 1978. 83 с.

Говорухин В. П. Корневая система и механизированный уход // Кукуруза. 1963. № 6. С. 22—23.

Говорухин В. П. Развитие корневой системы и урожай кукурузы при различном водном режиме // Тр. с.-х. ин-та. 1965а. Т. 25. С. 132—137.

Говорухин В. П. Динамика развития корневой системы кукурузы Краснодарская 1 (49) // Тр. Кабардино-Балкарск. гос. с.-х. опыст. ст. 1965. Вып. 1. С. 66—70.

Гомоляко С. Ю. Про спиральную структуру корня сахарного буряка // Укр. ботаничний журнал. 1961. Т. 18. № 3. С. 55—63.

Гончаров Б. П., Смородин П. И. О некоторых физических условиях в пахот-

ном слое почвы при сокращении междурядных обработок кукурузы //Тр. по агрономии. Физике. 1965. Вып. 11. С. 187—195.

Годнев Е. Д. Облесение Нарынских песков //Лесное хозяйство. 1949. № 3. С. 4—14.

Голодовский Л. И., Голодовский Л. Л. Корневая система люцерны и плодородие почвы. Ташкент: СоюзНИИХИ. 1937. 79 с.

Голомедова Т. И. Строение подземных органов некоторых полупустынных растений //Ботанический журнал. 1959. Т. 44. № 3. С. 394—400.

Голубев В. Н. К биоморфологии природных растений Подмосковья с запаасающими органами побегового происхождения //Уч. зап. Московского обл. пед. ин-та. Каф. ботан. 1956. Т. 41. Вып. 1. С. 41—104.

Голубев В. Н. О морфогенезе и эволюции жизненных форм травянистых растений лесолуговой зоны //Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биол. 1957. Т. 62. Вып. 6. С. 35—57.

Голубев В. Н. Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи. Ч. 1. Биоморфология подземных органов //Тр. Центр. чернозем. гос. зап. Поведника. Изд. Воронеж. ун-та. 1962. Вып. 7. 511 с.

Гордеева Т. К. К биологии полыни черной //Тр. Ботанич. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. Серия III (Геоботаника). 1957. Вып. 11. С. 88—117.

Гордієнко І. І. Діслідження корневих систем дуба та ялини в чистих мішаних культурах //Пр. Ін-ту ліс. з вивч. АН УРСР. 1952. Т. 3. С. 29—51.

Гордієнко М. И., Тараненко П. Х., Порицкий Г. А. Строение корневой системы дуба черешчатого и скального //Науч. труды УСХА. Киев. 1975. Вып. 164. С. 4—16.

Городков Б. Н. Вечная мерзлота и растительность //Вечная мерзлота. (Материалы КЕПС. Изд. АН СССР). 1930. № 80. С. 135—156.

Городній М. Г., Устименко О. С., Білоножко М. А., Лисак Г. П., Мартинюк А. Т., Завгородній Г. І., Чуmachenko І. М. Ріст кореневої системи та продуктивність рослин озимої пшениці //Іаук. прац. Укр. сільськогоспод. акад. 1971. Вып. 32. С. 69—73.

Горчаковский П. Л. Флора и растительность высокогорий Урала //Тр. Ин-та биологии Уральского филиала АН СССР. 1966. Вып. 48. С. 3—22.

Грамматикати О. Г. Развитие корневой системы озимой пшеницы при влагозарядковых поливах //Докл. ВАСХНИЛ. № 1. 1955. С. 20—24.

Грамматикати О. Г. Развитие корневой системы кукурузы в условиях лиманного орошения //Кукуруза. 1957, № 3. С. 17—22.

Гребеннікова Л. П., Соловяненко А. І. Особливості розвитку кореневої системи різних сортів ясопину та гречки в умовах Житомирщини //Наукові зап. Житомирський с.-г. інститут Житомир. 1958. Т. 4. С. 129—164.

Гребинский С. О., Рубанюк Е. А. Влияние аммиачной селитры на поглощательную способность корня //Теоретические основы регулирования минерального питания растений. (Тезисы к совещанию 15—17 декабря 1964 г.). М.: Наука, 1965. С. 6.

Гречко В. Ф. Работа культиваторов на повышенных скоростях //Кукуруза. 1965. № 6. С. 7—8.

Гречушиников А. И., Нестерова И. Ф. Столбные корни и их роль в питании картофеля фосфором //Картофель. 1957. № 3. С. 19—21.

Григорьева В. Г. Жизнедеятельность корней растений в холодных почвах //Природа. 1953. № 1. С. 101—104.

Гринєва Г. М. Влияние 2,4-динитрофенола на поглощение воды корнями кукурузы //Докл. АН СССР. 1958. Т. 120. № 2. С. 431—433.

Гринєва Г. М. Об образовании и выделении спирта корнями растений в анаэробных условиях //Физиология растений. 1963. Т. 10. Вып. 4. С. 432—440.

Гринєв В. М. О развитии корневой системы кукурузы //Вестник с.-х. наук. 1962. № 10. С. 38—40.

Гриненко П. П. Зависимость морфологического строения корня гречихи от глубины заделки семян при посеве //Сел. и сем.-во. 1947. № 5. С. 72—73.

Гриценко Т. Г. Проблема повышения урожайности семенной люцерны //Селекция и семеноводство многолетних трав. Ташкент, 1948. С. 27—72.

Гродзинский А. М. Поглощительная деятельность корней при разных условиях аэрации // Теоретические основы регулирования минерального питания. (Тезисы к совещанию 15—17 декабря 1964 г.). М.: Наука, 1965. С. 48—50.

Гродзінський А. М. Накоплення колінов під некоторими групуваннями цілинної степи як проявлення хімічного взаємодіяння рослин // Укр. ботанічний журн. 1970. Т. 27. № 3. С. 348—352.

Гродзинский А. М., Гродзинский Д. М. Влияние света и ассимиляции углекислоты листьями на поглощательную деятельность корневой системы растений // Корневое питание в обмене веществ и продуктивности растений. (Тезисы докладов конф. 6—10 февраля 1961 г.). М.: Изд. АН СССР, 1961. С. 63—64.

Грушвицкий И. В. Втягивающие корни — важная биологическая особенность жень-шеня (*Panax ginsengs* С. А. М.) // Ботанич. журнал. 1952. Т. 37. Вып. 5.

Грюммер Г. Взаимное влияние высших растений — аллеопатия. М.: Иностранная литература 1957. 262 с.

Губенко Ф. П. Динамика роста и залегание корневой системы табака // Вестник с.-х. наук. Технические культуры. 1940. Вып. 4. С. 30—33.

Губенко Ф. П. Исследование корневой системы табака // Сб. п.-н. работ ВНИИ табака и махорки. 1973. Вып. 158. С. 170—188.

Гуляев Е. И., Ронсаль Г. А. Влияние корневых выделений одноплетных бобовых культур на жизнедеятельность кукурузы в смешанных посевах // Физиол.-биохим. основы взаимн. влияния рас в фитоценозе. М.: Наука, 1966. С. 50—56.

Гунар И. И., Крастина Е. Е., Брюшкова А. А., Беликова Е. М. О суточной периодичности и синтетической деятельности корней // Известия ТСХА. 1960. № 5. С. 19—34.

Гунар И. И., Крастина Е. Е., Петров-Спиридонов А. С. Ритмичность поглощающей и выделительной деятельности корней // Известия Тимирязевской с.-х. акад. 1957. Вып. 4. С. 181—206.

Гупало П. И., Литвак А. И. Значение корней для роста побегов картофеля в период прорастания клубней // Докл. АН СССР. 1955. Т. 102. № 1. С. 173—175.

Гурский А. В. Корневая система *Fraxinus pennsylvanica* Marsch., *Acer negundo* L. на черноземах Кубани // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1928—1929. Т. 21. Вып. 3. С. 145—184.

Гурский А. В. Корневые системы древесных пород на степных и пустынных почвах // Докл. ВАСХНИЛ. 1939. № 5—6. С. 45—49.

Гусев Е. П. Развитие вторичных корней у культурных злаков // Научно-агрономический журнал. 1926. № 7—8. С. 458—476.

Гутина Б. С. Роль сельскохозяйственных культур в поднятии плодородия солонцов Саратов. 1958.

Гуцин Г. Г. Как получить высокий урожай риса. Алма-Ата. КазОГИЗ. 1942. 36 с.

Дадыкин В. П. Новое в корневых системах дикой и культурной растительности в районах вечной мерзлоты // Докл. АН СССР. 1948. Т. 59. № 3. С. 577—580.

Дадыкин В. П. К познанию корневых систем растений, развивающихся на постоянно холодных почвах // Бюл. Моск. об-ва естествоиспыт. Оид. биол. 1950а. Т. 5. С. 58—69.

Дадыкин В. П. О биологических особенностях растений холодных почв // Природа. 1950б. № 5. С. 21—29.

Дадыкин В. П. Особенности поведения растений на холодных почвах. М.: Изд. АН СССР, 1952. С. 279.

Дадыкин В. П. О жизни растений в условиях Севера // Стеног. публ. лекции, прочитанных в г. Якутске. М.: Знание, 1954. С. 24.

Данилова М. Ф. Структурные основы поглощения веществ корнем. Л.: Наука, 1974. 120 с.

Данилова Н. С. Изучение азотного обмена растений в связи с ростовой реакцией корня на условия азотного питания // Теоретические основы регулирования

минерального питания растений. (Тезисы к совещанию 15—17 декабря 1964 г.). М.: Наука, 1964б. С. 8—9

Данилова Н. С. Влияние условий азотного питания на рост корней //Агрохимия. 1965 № 6. С. 53—60.

Данильчук П. В. Развитие корней и надземной массы у зерновых злаков в связи с их продуктивностью и засухоустойчивостью //Сб науч. трудов Всесоюз. селекц.-генет. ин-та 1970. Вып. 9. С. 163—171.

Данильчук П. В. Особенности роста и развития надземной части и корней у сортов пшеницы и ячменя, различающихся по продуктивности //Науч. техн. бюл. Всесоюз. селекц.-генет. ин-та. 1972. Вып. 20. С. 79—84.

Данильчук П. В. Особенности развития корневой системы у важнейших зерновых культур в связи с их продуктивностью в условиях юга Украины: Автореф. дис. .. докт биол. наук Л., 1975. 21 с

Данильчук П. В., Яценко Г. К., Склифасовский В. А. Сезонные изменения в соотношении надземной массы и корней у озимой пшеницы //Научн. техн. бюл. Всесоюз селекц.-генет. ин-та. 1970. Вып. 12. С. 28—32.

Данильчук П. В., Яценко Г. К., Шнапковская В. Н. Развитие надземной массы корней и их физиологическая активность у растений различных экотипов озимой пшеницы //Докл. ВАСХНИЛ. 1972. № 8. С. 10—12.

Даскалов Хр., Колев Н. Овощеводство. София: Земиздат, 1958. 561 с.

Демиденко Б. Г. Интенсивность роста корней и биологические особенности (кормсовых) культур //Вестник с.-х. наук. 1962. № 12. С. 107—110.

Демиденко Т. Т. Влияние органических кислот на использование P_2O_5 фосфорита культурными растениями //Научно-агрономич. журнал. 1930 № 2. С. 123—133.

Демиденко Т. Т. Ріст розвіток кореневої системи залежно від мінерального живлення //Фізіологічні основи підвищення продуктивності рослин. (Прал. Першо укр. рев. науково конф. 3. Физ. рослин). Київ. 1959. С. 127—141.

Демиденко Т. Т. Рост и развитие корневой системы в зависимости от минерального питания //Научн. тр. Укр. акад. с.-х. наук. 1960. Т. 10. С. 259—271.

Демин В. А. Подземная масса луговой растительности поймы р. Оки и воздействие на нее удобрений //Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биол. 1970. Т. 75 № 6. С. 79—85.

Демьянов В. А. О теплотворной способности органического материала древесных пород Западной Сибири //Ботанич. журнал. 1981. Т. 66. № 2. С. 234—239.

Димо Н. А., Келлер Б. А. В области полупустыни. Почвенные и ботанические исследования на юге Царицынского уезда Саратовской губернии. Ч. 2: (Очерки и заметки по флоре юга Царицынского уезда). Саратов. 1907.

Дмитриев А. М. Луговоеводство с основами луговедения. М.: Сельхозгиз, 1948. 407 с

Добрунов Л. Г. Особенности минерального питания конопли //Биология конопли. Тр. ВНИКО 1935. Вып. 8. С. 85—125.

Добрынин Г. М. Корни кукурузы и вопросы агротехники //Кукуруза. 1958. № 9. С. 17—20.

Добряк Г. П. О развитии корневой системы свекловичных культур в условиях Киргизской ССР //Свекловичное полеводство. 1940. № 6. С. 40—43.

Доманская Н. П. Формирование корневой системы черешчатого дуба //Докл. АН СССР. 1958. Т. 119. № 6. С. 1233—1235.

Домонтович М. К. Влияние изоляции кальция на развитие кукурузы //Из результатов вегетативных опыт. и лаб. работ. Под ред. акад. Д. Н. Прянишникова. 1923 Т. XII. С. 322—326.

Домонтович М. К. Вегетационные опыты //Большая Сов. Энциклопедия. М., 1928. Т. 9. С. 153—155.

Домонтович М. К., Грошенков А. И. Опыты по изучению влияния света на корневое питание Сообщение 1 Влияние света на азотистое питание. Научно-агроном. ж. 1929а. № 3. С. 179—193.

Домонтович М. К., Грошенков А. И. Опыты по изучению влияния света на корневое питание Сообщение II. Зольные элементы и свет. 1929б. № 11. С. 768—777.

Домонтович М. К., Шестаков А. Г. Влияние смешанного посева гречихи с овсом на использование P_2O_5 фосфорита // Научно-агр. журнал. 1927. № 4. С. 243—256.

Домонтович М. К., Шестаков А. Г. Влияние смешанного посева злаков с люпином, гречихой и горчицей на использование фосфорита злаками // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1929. Т. 22. Вып. 1. С. 373—394.

Дорохов А. А. О побегообразовательной способности корней белокочанной капусты // Ботан. журнал. 1961. Т. 46. № 1. С. 133—134.

Доросинский Л. М. Бактериальные удобрения — дополнительное средство повышения урожая. М.: Россельхозиздат, 1965. 173 с.

Доросинский Л. М., Лазарева Н. М., Шамин А. А. О роли клубеньковых бактерий в азотном питании бобовых растений // Агробиология. 1960. № 4. С. 594—602.

Дохунаев В. Н. К экологии корневых систем некоторых растений Центральной Якутии // Уч. зап. Якутского гос. ун-та. 1958. Вып. 4. С. 111—122.

Дохунаев В. Н. Об эколого-морфологических особенностях корневых систем некоторых растений Центральной Якутии // Уч. зап. Якутского гос. ун-та. Серия биол. и хим. наук. 1962. Вып. 12. С. 5—35.

Дохунаев В. Н. Исследование корневых систем некоторых растений Центральной Якутии в разных экологических условиях. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1963. 23 с.

Дохунаев В. Н. Исследования корневых систем некоторых культурных растений Центральной Якутии в разных экологических условиях // Тезисы докл. 2-й межвузов. научно-отчетн. конф. Университеты — сельскому хозяйству. Л., 1963а. С. 295—298.

Дохунаев В. Н. Исследования корневых систем некоторых растений Центральной Якутии в разных экологических условиях // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1963б. 21 с.

Дохунаев В. Н., Коровин А. И. Некоторые данные о проникновении в почву корневых систем дикой и культурной растительности в районе г. Якутска // Уч. зап. Якутского гос. учит. и пед. ин-тов. 1954. Вып. 3. С. 88.

Дохунаев В. Н., Коровин А. И., Ильина И. В. К вопросу о характере заглубления корней зерновых культур в различных районах Севера // Уч. зап. Якутского гос. ун-та. 1962. Вып. 12. С. 43—49.

Дояренко А. Г. Факторы жизни растений. М.: Колос, 1966. 280 с.

Дударев М. А., Трухманов С. В. Влияние глубины обработки почвы на развитие корневой системы сеянецов при различных условиях минерального питания в лесном питомнике // Сб. научн. раб. Саратов. с.-х. ин-та. Лесоводство и лесомелиорация Саратов 1976. Вып. 79. С. 99—114.

Дудченко Л. Г., Сытник К. М. Фосфорный обмен в зонах роста корня тыквы // Укр. ботан. журнал. 1966. Т. 23. № 6. С. 14—18.

Егоров М. А. Развитие корневой системы овса и ее отношение к питательным веществам // Дневник XII съезда русских естествоиспытателей и врачей в Москве с 28 декабря 1909 г. по 6 января 1910 г. Отд. 1. М., 1910. С. 666—667.

Елагина И. Н. Влияние глубины заделки семян и прикатывания почвы на повышение урожайности гречихи // Докл. ВАСХНИЛ. 1967. № 8. С. 17—18.

Елеусенова Н. Г. Микориза эфемеров и эфемероидов песчаного массива Таукумы // Пастбища и сенокосы Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1970. С. 101—111.

Елеусенова Н. Г., Селиванов И. А. Микотрофность растений во флоре северных пустынь Казахстана // Уч. зап. Перм. гос. пед. ин-та. 1973. Т. 112. С. 100—111.

Енкен В. Б. Соя. М.: Сельхозгиз, 1959. 622 с.

Ермилов Г. Е. О причинах угнетения одних видов растений другими // Тр. Новосибир. с.-х. ин-та. 1946. Вып. 5. С. 71—78.

Еремченко В. Е. Водный режим и развитие корневой системы хлопчатника // Хлопководство. 1951. № 11. С. 26—34.

Ержанов Т. Н. Структура и продуктивность кустарниковых степей Казахского мелкосопочника // Известия АН КазССР. Серия биол. 1977. № 1. С. 18—24.

Ершов Л. А. Лохолистная груша — перспективный подвой для груши // Агробиология. 1965. № 2. С. 311—314.

Ефейкин П. К. О роли меристемы в онтогенезе у семенных растений // Ботан. журнал. 1957. Т. 42. № 3. С. 337—362.

Жданова Л. П. К вопросу о синтетической деятельности корневых систем // Докл. АН СССР. 1954. Т. 94. № 2. С. 337—340.

Желобова З. П. Влияние сроков подрезки корней на их отрастание у лиственных сибирской и березы бородавчатой // Бюл. научно-техн. информ. Всесоюз. н.-и. ин-та агролесомелиорации. М., 1958. № 4—5. С. 38—41.

Жизневская Г. Я., Дмитриева М. И., Ягодин Б. А., Васильева А. В. Действие меди и кобальта на содержание гемоглобина в клубеньках люпина и кормовых бобов. Изв. АН СССР. Сер. биол. 1967. № 2. С. 203—209.

Журбицкий З. О., Штраусберг Д. В. Влияние температуры на поглощение фосфора и кальция растениями // Докл. АН СССР. 1954. Т. 96. № 5. С. 1065—1067.

Задонцев А. И., Бондаренко В. И. Влияние условий выращивания на развитие корневой системы и продуктивность кукурузы // Агробиология. 1965. № 2. С. 216—224.

Задонцев А. И., Бондаренко В. И., Самошкин А. А. Возрастные изменения в формировании активно поглощающей поверхности корневой системы озимой пшеницы // Физиол. и биохимия культурных растений. 1970. Т. 2. № 3. С. 254—258.

Зайдельман Ф. Р. Распространение корневых систем растений в почвах, подстилаемых галечником, и некоторые особенности их орошения // Почвоведение. 1958. № 6. С. 56—63.

Зак Г. А., Церлинг Г. И. Роль микоризы в проявлении физиологической активности корня лиственницы. Сообщ. 2. Различия в анатомическом строении немикоризных и микоризных укороченных («сосущих») корневых окончаний // Известия Куйбышевск. с.-х. ин-та. 1967. № 21. С. 274—284.

Заплатин П. И. Особенности развития корневой системы на черноземах // Кукуруза. 1963. № 4. С. 21—22.

Запрыгаева В. И. О некоторых особенностях корневых систем растений в высокогорном кленовишке // Сообщение Тадж. фил. АН СССР. 1948. Вып. 7. С. 18—20.

Запрыгаева В. И. Корневая система туркестанского клена // Сообщен. Тадж. фил. АН СССР. 1951. Вып. 31. С. 33—37.

Запрыгаева В. И. Корневые системы некоторых дикорастущих плодовых Таджикистана // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1952. Т. 57. Вып. 3. С. 32—48.

Запрыгаева В. И. Корневые системы эдификаторов и доминантов лесной растительности Памиро-Алая // Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы. (Международный симпозиум в СССР). Л.: Наука, 1968. С. 60—66.

Запрыгаева В. И. Ботанико-географические основы лесного хозяйства и плодородства Северного Таджикистана // Сборник докладов объединенных научных сессий, посвящ. 50-летию Великой Октябрьской социал. рев. (Куляб, Ленинабад, Хорог, 1967 г.). Душанбе: Изд. АН ТаджССР, 1969. С. 88—104.

Заремба В. П. Распространение азотобактера в ризосфере пшеницы и эффективность применения азотобактерина // Роль микроорганизмов в питании растений. М., 1953. С. 79—83.

Закревский Б. С., Коровин Е. П. Экологические особенности главных растений Бетпак-Дала // Тр. САГУ. Серия 8 Ботаника. 1935. Вып. 23. С. 326—334.

Захарченко Г. Г. Про пагромадження органічних речовин у ґрунті в зернобураковій сімплі // Укр. акад. сільськогоспод. наук. 1959. № 4. С. 8—11.

Згуровская Л. Н. Анатомо-морфологическое исследование всасывающих, ростовых и проводящих корней древесных пород // Тр. Ин-та леса АН СССР. 1958. Т. 41. С. 5—32.

Згуровская Л. Н. Анатомо-физиологические особенности активной части корневых систем ели (*Picea excelsa*) и березы (*Betula pubescens*) в зависимости от почвенных условий и возраста корней // Тр. Ин-та леса и древесины Сиб. отд. АН СССР. 1962. Т. 53. С. 136—163.

Золотов В. И. Особенности роста корней кукурузы при квадратно-гнездовом способе посева // Агробиология. 1954. № 3. С. 110—113.

Зозулин Г. М. Подземные части основных видов травянистых растений и ассоциации плакаров среднерусской лесостепи в связи с вопросами формирования

растительного покрова. //Тр. Центр. Чернозем. госзаповедника им. проф. В. В. Алексина. Курск. 1959. Вып. 5. С. 3—314.

Зозулин Г. М. Система жизненных форм высших растений //Ботанич. журнал. 1961. Т. 46. № 1. С. 3—20.

Зряжевский М. Н. Корневое азотное питание и продуктивность озимой пшеницы //Корневое минеральное питание и продуктивность растений. Киев.: Изд. Наукова думка, 1976. С. 32—56.

Зув Л. А., Голубева П. Ф. Влияние условий калийного питания проростков пшеницы на поглощение и обмен фосфора //Научн. докл. высш. школы. Биолог. н., 1962. № 4. С. 180—185.

Иванов П. К. Влияние многолетних трав на структуру и водный режим почвы //Почвоведение. 1950. № 1. С. 3—11.

Иванов В. В. К экологии солодки //Бюл. МОИП. Отд. биол. 1953. Т. 58. Вып. 5. С. 75—79.

Иванов Л. А. Что сделано и следует сделать в России по изучению физиологии и экологии древесных пород //Лесное дело. Сб. с.-х. статей. Л.; М., 1924. С. 3—11.

Иванов В. П. Взаимовлияние кукурузы и кормовых бобов через корневые системы при их совместном посеве //Физиологии растений. 1962. Т. 9. Вып. 2. С. 179—188.

Иванов В. П. Экспериментальные исследования в области аллелопатии и их практическое значение для растениеводства //Материалы 1-го Всесоюз. симпозиума по физиол.-биол. основам формиров. рас. сообщ. (фитоценозов). М. Наука, 1966. С. 38—50.

Иванов В. П. Корневые выделения растений и их значение в жизни фитоценозов //Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1972. 38 с.

Иванов Л. А. Об анатомическом строении корневых окончаний у сосны //Известия Импер. СПб., лесн. ин-та. 1916. Вып. 30. С. 151—162.

Иванов Н. Н., Шевченко В. Е. Влияние минеральных удобрений на рост и развитие корневой системы кукурузы //Науч. тр. НИИ с.-х. центр. чернозем. полосы. М.: Россельхозиздат. 1966. Т. 4. С. 62—65.

Иванов П. К. Корневая система и засухоустойчивость различных сортов яровой пшеницы //Соц. зерновое хоз-во. 1938. № 6. С. 129—141.

Иванов П. К., Семенова А. Б. Влияние корневых остатков различных культур на урожай растений //Тр. Саратов. с.-х. ин-та. Растениеводство. 1966. Т. 2(13). С. 21—28.

Иванов А. Е., Зейферт О. А. Люцерна на песчаных землях засушливого юго-востока //Животноводство. 1964. № 2. С. 18—20.

Ивашевич К. А. Особенности развития корневых систем основных пород деревьев и кустарников в снегозащитных посадках на светло-каштановой солонцеватой почве //Тр. Всесоюз. НИИ ж.-д. трансп. 1960. Вып. 204. С. 127—140.

Ивонина Л. Н. Поглотительная деятельность корневой системы тонковолокнистого хлопчатника //Сельское хозяйство Туркменистана. 1967. № 9. С. 30—32.

Ивонина Л. Н. Поглотительная деятельность корневой системы тонковолокнистого хлопчатника //Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ашхабад, 1968. 21 с.

Ивушкин И. Ф. Взаимодействие между актиномицетами, клубеньковыми бактериями и азотобактером, выделенными из ризосферы люцерны //Микробиол. журнал УРСР. 1966. Вып. 2. С. 14—18.

Израильский, Рунов, Бернард Клубеньковые бактерии и нитрагин. М.; Л.: Сельхозгиз. 1933. 231 с.

Ильин Г. С. Роль корня табака в синтезе никотина //Физиология растений. 1955. Т. 2. Вып. 6. С. 573—577.

Ильин С. С. 50 лет опытной работы с удобрениями в Татарской АССР. Ульяновск 1947.

Ильин С. С. Накопление поживных остатков растений на дерново-подзолистых и черноземных почвах //Почвы Башкирии и пути рационального их использования Уфа, 1960а. Вып. 2.

Ильин С. С. Корневая система растений в дерново-подзолистых и чернозем-

ных почвах // Почвы Южного Урала и Поволжья. Башкирский филиал Ин-та биологии. Башкир. отд. Всесоюз. об-ва почвоведов. Уфа. 1960б. Вып. 4. С. 193—205.

Ильин С. С. Содержание азота, фосфора и калия в корневых остатках // Вестник с.-х. наук. 1965. № 11. С. 52—55.

Инфангьев В. И. Результаты изучения лесного фонда Алма-Атинского государственного заповедника // Тр. Алма-Атин. зап-ка. Алма-Ата, 1947. Вып. 4. С. 3—13.

Иовенко Н. Г. Влияние культуры рыхлокустовых трав и бобовых растений на водно-физические свойства каштановых почв // Почвоведение. 1939. № 6. С. 37—46.

Июффе Р. Я. К вопросу восстановления плодородия почвы при культуре люцерны. Ташкент: Изд. НИХИ, 1930. 21 с.

Исакова А. А. Исследование воздействия бактериозных микробных комплексов на корнеобразование у различных растений // Докл. АН СССР. 1937. Т. 17. № 3. С. 147—149.

Исакова А. А. К вопросу о воздействии бактериоза на растения и об его сущности. Корневые выделения и их значение // Тр. Ин-та физиол. раст. им. К. А. Тимирязева. 1957. Т. 2. Вып. 2. С. 5—68.

Исакова А. А., Анискина З. Н. Микробиологические процессы в ризосфере и бактериозе многолетних трав и способы управления этими процессами // Советская агрономия. 1950. Т. 1 № 12. С. 35—48.

Каблучко Г. А. Плодоводство Приднестровья Молдавии. Кишинев: Госиздат. Молдавии, 1955. 224 с.

Казакевич Л. И. Материалы к биологии растений юго-востока России. 1. Главнейшие типы вегетативного возобновления и размножения травянистых многолетников // Отд. оттиск из Известий Саратов. обл. с.-х. опытной станции. 1921. Т. 3. Вып. 2—3.

Казакевич Л. И. Материалы к биологии растений юго-востока России // Известия Саратов. опыт. с.-х. станции. 1922. Т. 3. Вып. 3—4.

Казакевич Л. И. Экология корневых систем // Краткий отчет о работе отдела прикладной ботаники за 1924 г. Саратовс. обл. с.-х. опытн. станции. Саратов. 1925. С. 3—12.

Казакевич Л. И. Некоторые типы корневых систем Нижнего Поволжья // Дневник Всесоюз. съезда ботаников в Ленинграде. Январь. 1928. Изд. Гос. русск. общ-ва. Л., 1928. С. 231—232.

Казаков В. Е. Создание мощного травянистого пласта в зоне сухих степей юга Казахстана Алма-Ата: Казгосиздат, 1951. 250 с.

Казарян В. О. О качественных изменениях, протекающих в корнях древесно-кустарниковых растений // Докл. АН АрмССР. 1956. Т. 22. № 1. С. 35—40.

Казарян В. О. Биологические особенности развития и старения кустарниковых и полукустарниковых форм // Научн. тр. Ереван. ун-та. 1958. Т. 64. Серия биол. наук. Вып. 7. С. 25—42.

Казарян В. О. Физиологические основы онтогенеза растений. Ереван: Изд-во АН АрмССР. 426 с.

Казарян В. О. Старение высших растений как онтогенетическое затухание корне-листовой связи // Докл. Ереванского симпозиума по онтогенезу высших раст. Ереван. 1966.

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

Казарян В. О., Абрамян А. Г., Вартанян Г. Е. О роли корней в переработке продуктов обмена листьев // Биологический журнал Армении. 1971. Т. 24. № 12. С. 11—19.

Казарян В. О., Абрамян А. Г., Вартанян Г. Е. К вопросу о зависимости выделения аммиака в листьях от жизнедеятельности корневой системы растений // Докл. АН АрмССР. 1972. Т. 54. № 5. С. 262—267.

Казарян В. О., Балагезян Н. В. Партикуляция — основная причина старения и отмирания многолетних и стержнекорневых трав // Известия АН АрмССР. Биол. науки. 1960. Т. 13. № 9. С. 17—27.

Казарян В. О., Давтян В. А. О корреляции между метаболической активностью корней и величиной листовой площади растений // Докл. АН АрмССР. 1966. Т. 42. С. 112—116.

Казарян В. О., Давтян В. А. О зависимости активности фотосинтеза растений от мощности и метаболической деятельности корней // Биологический журнал Армении. 1967. Т. 20. № 11. С. 49—58.

Казарян В. О., Карапетян К. А. О выделении аминокислот корнями растений // Докл. АН АрмССР. 1961. Т. 32. № 3. С. 159—161.

Калинин М. И. О характере видовых чисел корней сосны обыкновенной и использование их для определения запасов древесных корней // Известия высш. учеб. заведений. Лес. яз. 1976. № 6. С. 28—31.

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

Калинины А. Д. Межвидовые взаимоотношения клубеньковых бактерий в почве и в ризосфере бобовых // Тр. Ин-та микробиологии АН ЛатССР. Вып. 11. Вопросы с.-х. микробиологии. № 4. 1960. С. 71—83.

Кальянов Д. Г. Причины гибели многолетних трав в зависимости от сроков их посева // Кормовая база. 1952. № 1. С. 32—36.

Каменский Ф. М. О явлении симбиоза в растительном царстве. Одесса. 1891. С. 17.

Канивец И. И. Почвенные условия и рост яблони. Кишинев: Госиздат Молдавии. 1958. 498 с.

Канивец И. И. О «зонах» взаимодействия корневых систем и микроорганизмов в почве в связи с процессами структурообразования // Сб. памяти акад. В. Р. Вильямса. М.; Л., 1942. С. 155—175.

Каплина Г. Т. Рассада и ранние овощи // Алма-Ата. Капнар, 1968. 187 с.

Карасев Г. М. Роль люцерны и агротехники ее возделывания на солонцеватых почвах крайнего юга Украинской ССР // Тр. ВНИИГиА животных. 1953. Т. 5. С. 66—72.

Карпов В. Г. О конкуренции между древостоем и подростом в насаждениях засушливой степи // Ботанический журнал. 1955. Т. 40. № 3. С. 376—401.

Карпов В. Г. О факторах, регулирующих взаимоотношения между древостоем и травостоем в насаждениях засушливой степи // Акад. В. Н. Сукачев к 75-летию со дня рождения. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. С. 263—274.

Карпов В. Г. Конкуренция корней древостоя и строения древесно-кустарникового яруса в таежных лесах // Докл. АН СССР. Нов. серия. 1958. Т. 119. № 2. С. 375—378.

Карташова С. А. Корневая система бахчевых растений // Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1925. Т. 14. Вып. 2. С. 79—87.

Касиль В. Я. Влияние инокуляции фасоли клубеньковыми бактериями на качество зерна (Вплив інокуляції квасолі бульбичковими бактеріями на якість зерна) // Землеробство. 1970. Вып. 22. С. 105—108.

Кауров И. А., Рахтеенко И. Н. О росте и взаимодействии корневых систем ели и лиственницы в чистых и смешанных насаждениях // Геоботанические исследования. Минск: Наука и техника. 1966. С. 123—131.

Качинский Н. А. Корневая система растений в посевах подзолистого типа: (Исследование в связи с водным и питательным режимом почв). Ч. 1. (Тр. Моск. обл. с.-х. опытной станции). М., 1925. Вып. 7. С. 89.

Качинский Н. А. Изучение физических свойств и корневых систем растений при территориальных почвенных исследованиях // Программы и методика работ. М.: Сельхозгиз, 1930. 100 с.

Кашкарова А. Влияние поливов на корневую систему люцерны и травосмеси // Соц. сельское хозяйство Узбекистана. 1938. № 5. С. 37—42.

Квасников Б. В. Вегетативное размножение цикория с помощью регенерации как метод ускоренной селекции // Известия АН СССР. Отдел матем. и естеств.-хим. наук. 1937. № 2. С. 333—392.

Кварацхелия Т. А. Экология корневой системы культурных растений // Тр. Ордена Трудового Красного Знамени Грузинского с.-х. ин-га. 1947. Т. 27. С. 49—94.

Келлер Б. А. Очерки и заметки по флоре юга Царицынского уезда // Н. А. Димо и Б. А. Келлера. В области полупустыни. Саратов. 1907.

Кефели В. И. Природные ингибиторы роста и фитогормоны. М.: Наука, 1974. С. 253.

Кириченко Ф. Г. Влияние отбора растений по мощности корневой системы на повышение урожая и улучшение его качества в потомстве // Вестник с.-х. наук. М., 1963. № 4. С. 3—20.

Кириченко Ф. Г., Гешеле Э. Э., Оверчук В. И. Мощное развитие корневой системы сахарной свеклы как показатель большей устойчивости ее к корнесуду // Докл. ВАСХНИЛ 1963. Вып. 1. С. 8—10.

Кириченко Ф. Г., Костенко А. И. Отбор растений озимой пшеницы по регенерационной способности вторичного отрастания корневой системы из узла кушения // Вестник с.-х. наук. 1966. № 8. С. 52—60.

Кириченко Ф. Г., Оверчук В. И. Влияние отбора растений сахарной свеклы по корневой системе на количество и качество урожая в потомстве // Вестник с.-х. наук. М., 1963. № 12. С. 65—72.

Кияшко П. И. Влияние обрезки на физиологические процессы у плодовых деревьев // Сад и огород. 1951. С. 24—25.

Кларксон Д. Транспорт ионов и структура растительной клетки. М.: Мир, 1978. 368 с.

Клишевская М. С. Зависимость развития ризосферной микрофлоры от корневого и внекорневого питания кукурузы // Исследования по физиологии и биохимии растений. Т. 44. Киев. 1966. С. 43—46.

Коеджиов Хр. Корневая система на твердая пшеница // Пробл. биол. тверд. пшеница. София. 1966. С. 7—58.

Коеджиов Х., Божидаревич А. Ролята на отделните етажи корени на царевича за снабдяването и с вода // Селекостопанска мисъл. 1958. Кн. 1. С. 23—36.

Коеджиов Х., Божидаревич А. Особенности корневой системы кукурузы и ее агротехника // Международный с.-х. журнал. (Болгария). 1961. № 5. С. 111—117.

Кокушника Р. П. Динамика роста и строение корневой системы тыквы при различных площадях питания: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Саратов, 1952. 21 с.

Колесников В. А. К изучению корневых плодовых деревьев // Тр. Всесоюз. генетического съезда в г. Ленинграде, 1929. Т. 3. С. 304—318.

Колесников В. А. Методика изучения архитектоники и периодов роста корневой системы плодовых растений // Тр. Крымск. с.-х. ин-та. 1952. Т. 3. С. 181—206.

Колесников В. А. Влияние корневой системы на повышение урожайности плодовых деревьев. М., 1954. 36 с.

Колесников В. А. Методы и результаты изучения корневых систем плодовых культур // Известия ТСХА 1955. Вып. 2(9). С. 35—48.

Колесников В. А. Динамика роста корневой системы плодовых растений // Докл. советских ученых к 16 Междунар. конгрессу по садоводству. М., 1962. С. 244—249.

Колесников В. А. Корневая система плодовых и ягодных растений. М.: Колос, 1974. С. 510.

Колесник И. Д. Летние посевы люцерны и эспарцета // Агробиология. 1951. № 1. С. 40—44.

Колосов И. И. К вопросу о механизме поглощения веществ корневыми системами растений // Конференция мол. ученых по вопросам удобрения, агротехники и агропочвоведения. М., С. 70—80.

Колосов И. И. О механизме поглощения веществ корневыми системами растений // Химизация соц. земледелия. 1939. № 8. С. 26—34.

Колосов И. И. Новый способ определения поглощающей поверхности корней и его применение // Тезисы докл. совещ. по физиол. раст. (28/I—3/II—1940 г.). М.; Л., 1940. С. 95—97.

Колосов И. И. Установление поглощающей зоны и роли корневых волосков в поглощении веществ // Сов. агрономия. 1937. № 5. С. 43—48.

Колосов И. И. Способ определения поглощающей поверхности корней // Сов. агрономия. 1939а. № 12. С. 46—53.

Колосов И. И. Установление поглощающей зоны корней и роли корневых волосков в поглощении веществ // Сов. агрономия. 1939б. № 5. С. 43—48.

Колосов И. И. О механизме поглощения анионов корневыми системами растений // Известия АН СССР. Серия биол. 1945. № 5. С. 529.

Колосов И. И. Формирование корня как органа поглощения в процессе развития растений // Докл. АН СССР. 1947а. Т. 58. № 6. С. 1197—1200.

Колосов И. И. О роли элементов N, P, K в формировании корня как органа поглощения // Докл. АН СССР. 1947б. Т. 58. № 7. С. 1517—1520.

Колосов И. И. Влияние условий минерального питания на формирование корня как органа поглощения // Сборник, посвящ. памяти акад. Д. Н. Прянишникова, М.; Л., 1950. С. 67—82.

Колосов И. И. Изучение поглощения фосфора и распределения его в растениях в целях обоснования приемов внесения удобрений // Тр. Ин-та физиологии растений им. Тимирязева. 1954. Т. 8. Вып. 2. С. 59—99.

Колосов И. И. Поглощительная деятельность корневых систем растений М.: Изд-во АН СССР. 1962. 388 с.

Колосов И. И., Теулин Л. Влияние сроков и способов внесения минеральных удобрений на развитие корневых систем растений // Химизация соц. земледелия. 1941. № 4.

Колосов И. И., Ухина С. Ф. О роли корневой системы в усвоении минеральных веществ растениями // Физиология растений. 1954. Т. 1. С. 37—46.

Колясов Ф. Е. Метод определения водных свойств почвы по кривым скорости сушки почвенных образцов // Бюл. НИИ по агрономической физике (Агрофизический НИИ). 1957. № 3. С. 18—22.

Колясов Ф. Е. Некоторые агрохимические пути повышения устойчивости сельскохозяйственной культуры к почвенной засухе // Физиология устойчивости растений (Тр. конференции 3—7 марта 1959 г.). АН СССР Ин-т физиологии раст. им. К. А. Тимирязева М., 1960. С. 562—567.

Комаров Б. А. Формирование корневой системы риса в условиях Саратовской области // Тр. Саратов. с.-х. ин-та. 1966. Т. 15. № 1. С. 125—129.

Комиссаров Д. А. Влияние ростовых веществ на ускорение черенков сосны и других древесных пород М.: Изд-во АН СССР. 1938. 461 с.

Комиссаров Д. А. Применение ростовых веществ при вегетативном размножении древесных растений черенками Л., 1946. 120 с.

Кондратьева-Мельвиль Г. А. Образование корневых отпрысков у некоторых травянистых двудольных // Вестник Ленингр. ун-та. 1957. Серия биол. № 3. Вып. 1. С. 22—37.

Кондратьева-Мельвиль Г. А., Водолазский Л. Е. О взаимосвязи в развитии корневой системы и надземной части растений // Вестник ЛГУ. Л.: Изд. ЛГУ. 1976. Биология. Вып. 2. С. 57—62.

Конькова Е. А., Анисимов А. А., Корчагина Л. Е. Интенсивность фотосинтеза при внесении в почву бикарбоната калия в качестве дополнительного источника почвенной углекислоты // Физиология растений. 1956. Т. 3. № 6. С. 534—538.

Копелькиевский Г. В. Донник — ценное кормовое и медоносное растение для освоения солонцовых почв // Тр. НИИ пчеловодства. 1966. Т. 10. С. 236—255.

Коровин А. И. За высокие урожаи на севере. (Из работ Соликам. с.-х. опытной станции) Молотов, 1954. 28 с.

Коровин Е. П. Динамика растительности Бетпак-Далы // Тр. Среднеаз. ун-та. 1935. Серия 8б. Ботаника. Вып. 26. С. 89—92.

Коровин Е. П. Биологические формы и потребность в воде растительных видов аридной зоны // Тр. Среднеаз. ун-та им. В. И. Ленина. 1958. Нов. серия. Вып. 136. Биол. науки. Кн. 22. Ботаника. С. 79—95.

Коровин А. И., Дохуняев В. Н. Некоторые данные о проникновении в почву корневых систем дикой и культурной растительности в районе г. Якутска // Уч. зап. Якутского пед. и учит. ин-тов. 1954. Вып. 3. С. 93—111.

Коровин А. И., Сычева З. Ф., Быстрова З. А. Влияние температуры почвы на усвоение растениями фосфора // Докл. АН СССР. 1961. Т. 137. № 2. С. 458—461.

Корчагин А. А. К вопросу о характере взаимоотношений растений в сообществе // Академику В. Н. Сукачеву к 85-летию со дня рождения. М.; Л.: Изд. АН СССР. 1956. С. 306—320.

Косинский В. С. Райграс французский в смеси с люцерной // Советская агрономия. 1946. № 11—12. С. 78—80.

Коссович П. С. Развитие корней в зависимости от температуры почвы в пер-

вый период роста растений // Журнал опытно-агрономич. 1903. Кн. 4. Вып. 4. С. 14.

Коссович П. С. О растворяющей роли корневых выделений и об участии в этом процессе выделяемой ими углекислоты // Сообщение 18 из Бюро по земледелию и почвоведению Ученого комитета Главного землеустройства и земледелия (Отдельный отпечаток из юбилейного сборника в честь К. А. Тимирязева). М., 1914.

Коссович П. С. О растворяющей роли корневых выделений и об участии в этом процессе выделенной ими углекислоты // Сб. статей, посвящ. К. А. Тимирязеву его учениками. М., 1916. С. 150—166.

Коссович Н. А. Физиологический анализ в рубках ухода за лесом // Лесное хозяйство и лесозащита. 1936. № 10. С. 44—48.

Котт С. А. Биологические типы сорных растений // Агробиология. 1962. № 5. С. 722—728.

Кочергина Н. А. Развитие корневой системы и листового аппарата у сортов яровой пшеницы в зависимости от различных условий выращивания Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук Ленинград, Пушкин, 1959. 16 с.

Кочергина Н. А. Корневая система яровой пшеницы на почвах разного механического состава // Тр. Бурятского с.-х. ин-та. 1961. Вып. 16. Ч. 1. С. 23—28.

Кощеев А. Л. Лесоводственное значение придаточных корней древесных пород в условиях заболачивания лесосек // Тр. Ин-та леса АН СССР. 1953. Т. 13. С. 116—129.

Кошелева Р. В. Результаты изучения корневой системы яблони в Прикопет-дагских районах // Бюл. НТН ТуркменНИИ земледелия. 1962. С. 37—42.

Кравцов М. Н. Опыты по изучению корневой системы яровой пшеницы // Научн. агрономич. журнал. 1928. Т. 5. № 2. С. 80—93.

Красильников Н. А. Очаговое распространение микроорганизмов в почве // Изв. АН СССР. Серия биол. 1936. № 1. С. 193—213.

Красильников Н. А. Влияние почвенных бактерий на рост пшеницы // Микро-биология. 1939. Т. 8. Вып. 5. С. 523—532.

Красильников Н. А. Выделение ферментов корнями высших растений // Докл. АН СССР 1952. Т. 87. № 2. С. 309—312.

Красильников Н. А. Усвоение корнями растений продуктов жизнедеятельности микробов // Докл. АН СССР. 1951. Т. 79. № 5. С. 879—882.

Красильников Н. А. Микроорганизмы почвы и высшие растения М.: Изд-во АН СССР. 1958. 463 с.

Красильников П. К. К вопросу о классификации подземных органов деревьев и кустарников // Пробл. ботаники М.; Л. Изд-во АН СССР, 1962. Т. 6. С. 277—282.

Красильников П. К. О классификации корневых систем деревьев и кустарников // Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы. (Междунар. симпозиум СССР). Л.: Наука. 1968. С. 107—116.

Красильников П. К. Классификация корневых систем деревьев и кустарников // Лесоведение 1970. № 3. С. 35—44.

Красильников Н. А., Рыбалкина А. В., Габриэлян М. С., Кондратьева Т. М. К микробиологической характеристике почв Заволжья // Тр. комиссии по пригации. 1934. Вып. 3. С. 141—194.

Красильников Н. А., Крисс А. П., Литвинов М. А. Микробиологическая характеристика ризосферы культурных растений // Микробиология. 1936а. Т. 5. Вып. 1. С. 87—97.

Красильников Н. А., Крисс А. П., Литвинов М. А. Влияние корневой системы на микроорганизмы почвы // Микробиология. 1936б. Т. 5. № 2. С. 270—286.

Красильников Н. А., Коренько А. И. Влияние почвенной микрофлоры на вирулентность и активность клубеньковых бактерий // Микробиология. 1944. Т. 13. Вып. 1. С. 39—44.

Красильников Н. А., Разница Е. А. Бактериальный метод борьбы с фузариозом семян сосны // Агробиология. 1946. № 5—6. С. 109—121.

Красильникова А. И., Есырева В. И., Порошина М. А. Некоторые данные о строении корней и клубеньков // Ботанический журнал. 1967. № 5. С. 686—689.

Краснов Н. А. О корневой конкуренции деревьев и трав // Охрана среды и рациональн. использ. растит. ресурсов. М.: Наука, 1976. С. 160—161.

Красовская И. А. Корневая система растений и рост ее в зависимости от внешних факторов //Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1925а. Т. 15. С. 57—114.

Красовская И. В. Физиологическая деятельность зародышевых и узловых корней хлебных злаков //Зап. Ленингр. с.-х. ин-та 1925б. Т. 2. С. 118—164.

Красовская И. В. Физиологическая деятельность зародышевых и узловых корней хлебных злаков //Зап. Ленингр. с.-х. ин-та. 1927. Т. 4. С. 175—222.

Красовская И. В. Обзор работ по морфологии и физиологии корней //Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. Л., 1928. Т. 18. Вып. 5. С. 3—121.

Красовская И. А. Корневая система различных сортов льна //Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1929. Т. 12. Вып. 1.

Красовская И. В. К вопросу о соревновании первичных и вторичных культур в совместных посевах //Тр. по приклад. ботанике, генетике и селекции. 1930—1931. Т. 25. Вып. 3. С. 273—317.

Красовская И. В. Предельная влажность почвы для развития узловых корней хлебных злаков //Тр. по приклад. ботанике, генетике и селекции Серия 3. 1935а. № 8. С. 5—30.

Красовская И. В. Физиологическая деятельность зародышевых и узловых корней хлебных злаков //Научно-агрономический журнал. 1935б. № 7—8.

Красовская И. В. Оценка корневой системы при помощи «плача» //Докл. АН СССР. 1947. Т. 55. № 5. С. 457—460.

Красовская И. В. О размножении древесных пород корневыми черенками //Ботанический журнал. 1951. Том 36. № 5. С. 453—467

Красовская И. В. Анатомо-морфологические закономерности в ходе заложения и в строении корневой системы хлебных злаков //Уч. зап. СГУ. 1952. Т. 35. Вып. ботанич. С. 15—87.

Красовская И. В. О развитии корневой системы при различных условиях почвенного питания //Тр. Ин-та леса (АН СССР). 1955. Т. 24. С. 216—239.

Красовская И. В., Вуколова А. М. Углубление пахотного слоя и удобрение как мера борьбы с засухой //Советская агрономия. 1939. № 9. С. 46—51.

Красовская И. В., Кроткина М. А. Влияние пересадки и сроков посева на развитие надземных частей и корней озимых и яровых хлебных злаков //Тр. по приклад. ботанике, генетике и селекции. Серия 3. 1933. № 3(5). С. 31—82.

Красовская И. В., Кумаков В. А. Взаимоотношение главных и боковых побегов яровой пшеницы //Тр. Ин-та физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР. 1951. Т. 7. Вып. 2. С. 193—211.

Красовская И. В., Шустова Е. И. Влияние α -нафтилуксусной кислоты на корнеобразование у яровой пшеницы //Тр. Ин-та физиологии растений им. К. А. Тимирязева. М.; Л., 1949. Т. 6. Вып. 2. С. 138—142.

Кремнина А. Н., Пронин В. А. Корневые выделения кукурузы и их влияние на некоторые стороны жизнедеятельности растений сои //Физиология растений. 1965. Т. 12. Вып. 5. С. 847—853

Кренке Н. П. Регенерация растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 676 с.

Кресль Д. Я. Влияние углубления пахотного слоя на развитие микроорганизмов в дерново-подзолистых почвах //Тр. Ин-та микробиологии АН ЛатвССР. Вып. 2. Вопросы с.-х. микробиологии. 1960а. № 4. С. 3—19.

Кресль Д. Я. Влияние известкования и внесение торфа на количество микроорганизмов и в дерново-подзолистых почвах //Тр. Ин-та микробиологии АН ЛатвССР. Вып. 2. Вопросы с.-х. микробиологии. 1960б. № 4. С. 21—28.

Кретович В. Л., Евстигнеева З. Г., Асеева К. Б. Ассимиляция чеченого корня аммония из почвы корневой системой //Биохимия. 1960. Т. 25. № 3. С. 476—481.

Кретович В. Л., Евстигнеева З. Г., Асеева К. Б., Савкина И. Г. Об азотистых веществах пасоки тыквы //Физиология растений. 1959. Т. 6. Вып. 1. С. 13—20.

Кройцер К. Корневая система *Alnus glutinosa*. Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы //Междунар. симпозиум СССР. Л. Наука, 1968. С. 116—120.

Кроткина Е. Е. Роль внутренних и внешних факторов в суточном ритме синтеза аминокислот корнями подсолнечника //Корневое питание в обмене веществ

и продуктивности растений. (Тезисы докладов конф. 6—10 февраля 1961). М.: Изд. АН СССР. 1961. С. 87—88.

Кружилин А. С. Влияние орошения на развитие корневой системы яровой пшеницы // Соц. зерновое хозяйство. 1934. № 4. С. 42—44.

Кружилин А. С. Влияние дождевания на развитие корневой системы яровой пшеницы // Соц. зерновое хозяйство. 1935. № 2. С. 45—52.

Кружилин А. С. Развитие корневой системы яровой пшеницы при орошении // Тр. Всесоюз. ин-та зернового хоз-ва. Саратов, 1936. Т. 7. С. 109—121.

Кружилин А. С. Борьба с вырождением картофеля на юго-востоке // Соц. зерновое хоз-во. 1939. № 1. С. 98—114.

Кружилин А. С. Анализ условий зимовки озимой пшеницы при орошении в Заволжье // Соц. зерновое хоз-во. 1940. № 4. С. 60—78.

Кружилин А. С. Физиология орошаемых полевых культур. М.: Сельхозгиз. 1944. 280 с.

Кружилин А. С. Биологические особенности орошаемых культур. М.: Сельхозгиз, 1954. 383 с.

Кротова Н. Г. Влияние географического происхождения семян на рост сосновых насаждений // Докл. ТСХА. 1963. Вып. 89. С. 513—516.

Крюгер Л. В. Некоторые данные о микоризе луговых растений, произрастающих на аллювиальной почве // Микробиология. 1957. Т. 26. Вып. 1. С. 60—65.

Крюгер Л. В. Характеристика некоторых естественных фитоценозов Центрального Предуралья в связи с экологией микоризообразования у травянистых растений // Ботанический журнал. 1960. Т. 45. № 10. С. 1409—1417.

Крюгер Л. В. Динамика микоризообразования у некоторых луговых злаков // Агробиология. 1961. № 2. С. 226—230.

Крюгер Л. В., Баркова Т. А. Некоторые данные о микоризе кукурузы // Микробиология. 1959. № 1. С. 137—138.

Кузин А. М., Меренова В. И., Мамуль Я. В. Об усвоении угольного ангидрида корнями растений // Докл. АН СССР. 85. № 3. 1952. С. 645—647.

Кузьмин В. П. Селекционная обработка яровой пшеницы // Селекция и семеноводство 1949. № 11. С. 29—36.

Кузьмин В. П. Селекция и семеноводство зерновых культур в Целинном крае Казахстана. М.: Колос, 1965. 199 с.

Кузьмин В. П. Селекция яровой пшеницы на засухоустойчивость в Северном Казахстане // Повышение засухоустойчивости зерновых культур. М.: Колос. 1970. 223 с.

Кулаева О. Н. К вопросу о влиянии корневой системы на обмен веществ листа // Корневое питание в обмене веществ и продуктивности растений. (Тезисы докладов конференции 6—10 февраля 1961). М.: Изд-во АН СССР. С. 89—91.

Кулаева О. Н., Силина Е. И., Курсанов А. Л. Пути первичного усвоения аммонийного азота в корнях тыквы // Физиология растений. 1957. Т. 4. Вып. 6. С. 520—528.

Куликова Л. И. Влияние питательных элементов на развитие зародышевой корневой системы // Тр. Омского с.-х. ин-та. Т. 20. 1941—1946. С. 145—164.

Куперман Ф. М. Современное состояние теории стадийного развития // Стенограмма лекции, прочитанной на Всесоюз. совещании руковод. биол. и с.-х. секций. М.: Знание. 1959. 24 с.

Куперман Ф. М., Ржанова Е. И. Биология развития растений // М., Высш. школа. 1963. 424 с.

Купrevич В. Ф. Внеклеточные ферменты корней высших автотрофных растений // Докл. АН СССР. 1949. Т. 68. № 5. С. 953—956.

Купrevич В. Ф. Воздействие высших растений на субстрат с помощью ферментов выделяемых корнями // Вопросы ботан. 1954. Т. 1. С. 91—99.

Купrevич В. Ф. Об усвоении растением углекислоты почвенного раствора в процессе фотосинтеза // Сов. ботаника. 1940. № 1. С. 70—71.

Куприянов И. М. Новые данные по развитию корневой системы хлопчатника // Сов. агрономия. 1939. № 5. С. 83.

Куракина Л. И. Влияние влажности почвы на рост и развитие сеянцев *Larix sibirica* // Ботанический журнал. 1958. Т. 43. № 11. С. 1627—1630.

Курсанов А. Л. Значение изотопов и других новейших методов исследования в биологии для решения вопросов сельского хозяйства // Вестник АН СССР. Серия биол. № 12. 1953. С. 26—38.

Курсанов А. Л. Круговорот органических веществ в растении и деятельность корневой системы // Вопросы ботан. 1954. Т. 1. С. 131—141.

Курсанов А. Л. Усвоение растениями углекислоты через корневую систему // Тр. Ин-та физиологии растений им. Тимирязева. 1955. Т. 10. С. 150—155.

Курсанов А. Л. Корневая система растений как орган обмена веществ. // Известия АН СССР. Серия биол. 1957. № 6. С. 689—705.

Курсанов А. Л. Корневая система как орган обмена веществ // Делег. съезд Всесоюз. бот. об-ва (9—15 мая 1957 г.). Тезисы докладов. Секция физиол. раст. Л., 1958. Вып. 2. С. 89—92.

Курсанов А. Л. Взаимосвязь физиологических процессов в растениях. М.: Изд-во АН СССР. 1960. 44 с.

Курсанов А. Л. Метаболизм первичной ассимиляции ионов и теория клеточных переносчиков // Изв. АН СССР Сер. биол. 1962. С. 740—753.

Курсанов А. Л., Выхребенцева Э. И. Первичное включение фосфата в метаболизм корней // Физиология растений. 1960. Т. 7. № 3. С. 276—286.

Курсанов А. Л., Туева О. Ф., Верещагин А. Г. Углеводно-фосфорный обмен и синтез аминокислот в корнях тыквы // Физиология растений. 1954. Т. 1. № 1. С. 12—20.

Курсанов А. Л., Кузина А. М., Мамуль Я. В. О возможности ассимиляции растений карбонатов, поступающих с почвенным раствором // Докл. АН СССР. 1951. Т. 79. № 4. С. 685—687.

Курсанов А. Л., Крюкова Н. Н., Выхребенцева Э. И. Продукты темновой фиксации CO₂, образующиеся в растении при питании углекислотой через корни // Биохимия. 1953. Т. 18. Вып. 5. С. 682—687.

Курсанов А. Л., Кулаева О. Н. Обмен органических кислот в корнях тыквы // Физиология растений. 1957. Т. 4. Вып. 4. С. 322—331.

Курсанов А. Л., Туркина М. В. Дыхание сосудисто-волокнистых пучков // Докл. АН СССР. 1952. Т. 84. № 5. С. 1073—1076.

Лавренко Е. М. Вопрос о взаимоотношениях степи и леса на новом этапе // Проблемы физической географии. М.: Изд-во АН СССР. 1951. Т. 16. С. 124—132.

Ладонина Т. П. Влияние минеральных удобрений на рост корней // Агрохимия. 1966. № 9. С. 136—139.

Ладонина Т. П. Влияние условий минерального питания на поглощательную деятельность корневой системы // Автореф. дис. М., 1967. 21 с.

Лазарев Н. Современная медицина и ботаника // Тр. Ботанического ин-та им. Комарова. 1959. Серия 6. Вып. 7. С. 53—59.

Лактионов Б. И. Солонцеватость почв и солонцустойчивость растений // Физиология устойчивости растений. (Тр. конф. 3—7 марта 1953 г.). М., 1960. С. 762—766.

Ларин И. В. Перспективы использования лугово-пастбищной флоры СССР в связи с травопольной системой земледелия // Проблемы ботаники. 1950. Вып. 1. С. 513—522.

Ларин И. В. Шаир (*Ferula paniculata* Ledeb.) как кормовое и смолоносное растение // Докл. Всесоюз. Академии с.-х. наук им. В. И. Ленина. Растениеводство. 1940. Вып. 18. С. 3—8.

Ларин И. В. О значении многолетних и однолетних трав в районах освоения целинных и залежных земель // Земледелие. 1956. № 1. С. 37—43.

Ларин И. В., Васильченко И. Т. Люцерна // Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР. М.; Л., 1951. Т. 2. 948 с.

Ларин И. В., Ширкина М. Ф. Особенности биологии и агротехники люцерны в Ленинградской области // Кормовая база. 1953. № 1. С. 60—62.

Ларин И. В., Агабан Ш. М., Работнов Т. А., Любская А. Ф., Ларина В. К., Касименко М. А., Говорухин В. С., Зафрен С. Я. Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР. М.; Л.: Сельхозгиз. 1959. Т. 1. 688 с.

Лаузня Э. Я. Влияние поверхности удобрения на микрофлору луговых почв

//Тр. Ин-та микробиологии АН ЛатвССР. Вып. 11. Вопросы с.-х. микробиологии. 1960. № 4. С. 29—47.

Лебедев П. В. Биологические особенности лугопастбищных трав в условиях Зауралья //Зап. Свердловского отд. Всесоюз. ботанического об-ва 1960 Вып. 1. С. 57—65

Лебедев П. В. Влияние азотного питания и интенсивности света на коррелятивные связи в росте побегов и корней луговых злаков //Физиология растений. 1963. Т. 10. Вып. 3. С. 358—365.

Лебедев П. В. Морфогенез луговых злаков и условия внешней среды. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Пермь. 1966.

Леваковский Н. Ф. О влиянии некоторых внешних условий на форму корней. Казань. 1868.

Либберт Э. Физиология растений. М.: Мир. 1976. 576 с.

Линьков А. С. Важнейшие вопросы агротехники многолетних трав на поливных землях Джамбулской области //Тр. Ин-та земледелия им. В. Р. Вильямса Каз. филиала ВАСХНИЛ. 1955. Т. 4. С. 41—72.

Лисовский Г. М., Ведров Н. Г. Эффективность отбора гибридов пшеницы по зародышевым корням //Селекция и семеноводство. 1968. № 1. С. 67—68

Листопадов И. Н. Биологические основы агротехники кормового арбуза. //Научная конференция по рациональному кормлению и содержанию продуктивных животных. Тез. докл. М., 1956. Вып. 3. С. 56—58.

Листопадов И. Н. Корневая система и площади питания кормового арбуза //Сельское хозяйство Поволжья. 1957. № 5. С. 50—53.

Листопадов И. Н. Биологические основы агротехники кормового арбуза //Научная конф. по рациональному кормлению и содержанию продуктивных животных. (Тезисы докладов). М., 1965. Вып. 3. С. 56—58.

Листопадов И. Н. Строение корневой системы арбузов //Научные тр. НИИ овощного хозяйства. М., 1965. Т. 3. С. 92—96.

Литвинов Л. С. О корневом сосании //Сб. научно-исследовательских работ Пермского с.-х. ин-та. 1937. Т. 6. С. 99—131.

Литвинов Л. С. К вопросу о химизме пасоки растений. Об органических веществах летней пасоки тыквы //Известия биол. и НИИ при Пермском университете. 1927. Т. 5. Вып. 7—8. С. 6—9.

Лихарь Д. О. О корневой системе конопля // Лен и конопля. 1938. № 7. С. 42—47.

Лобанов И. Н. Микотрофность древесных растений. М.: Советская наука. 1953. 232 с.

Логинова В. Г., Селиванов И. А. Микотрофность растений в некоторых высокогорных растительных сообществах Гиссарского хребта //Уч. зап. Пермского гос. пед. ин-та. 1975. Т. 152. С. 124—142.

Лошак И. Ф., Логачев Н. Д. Особенности селекции ярового ячменя на устойчивость к засухе в Северном Казахстане //Повышение засухоустойчивости зерновых культур. М.: Колос, 1970. С. 172—176.

Лубенец П. А. Люцерна. М.; Л.: Сельхозгиз, 1956. 240 с.

Лубенец П. А. Люцерна. М., 1966.

Лупінович І. С. Аб развіцці каранёва сістэмы сельскагаспадарчых раслін на меліяраваных тарфяных глебах //Весці АН Беларускай ССР. 1950. № 5. С. 60—79.

Любарский Е. Л. Об эволюции вегетативного возобновления и размножения травянистых поликарпиков //Ботанический журнал. Т. 46. № 7. С. 959—968.

Любич Ф. П. Взаимоотношение корневых систем особей дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) и других древесных пород при гнездовом способе культуры //Докл. АН СССР. 1954. Т. ХСУП. № 3. С. 535—538.

Любич Ф. П., Арбузова Л. Я. Биологическое значение водных придаточных корней у *Phragmites communis* Trin. //Ботанический журнал. 1964. Т. 49. № 9. С. 1299—1301.

Лященко И. Ф. Изменение растений альбиносов подсолнечника под влиянием прививок //Докл. АН СССР. 1955. Т. 103. № 4. С. 713—714.

Мазель Ю. Я. Влияние одновалентных и двухвалентных катионов на погло-

шение кальция отделенной корневой системой растений // Докл. ТСХА. Агрохимия. Физиология растений. Почвоведение. 1965. Вып. 103. С. 295—299.

Мазитова В. В. Развитие корневой системы у сортов среднеазиатских дынь и их культура в условиях Алма-Атинской области (Ауыл шаруашылык ғылымынын хабаршысы) // Вестник с.-х. наук. 1969. № 12. С. 21—24

Маздулов А. Л. Методы и результаты работ по селекции сахарной свеклы // Агробиология. 1947. № 5. С. 23—40.

Майстренко Г. Г. Некоторые свойства возбудителей корневых клубеньков облипихи (*Hipporhæ rhamnoides* L.) // Микроорганизмы и зеленые растения. Новосибирск: Наука, 1967. С. 38—43.

Майстренко Г. Г. О формах и расположении корневых клубеньков облипихи // Перспективные полезные растения флоры Сибири. Сибир. отд. Новосибирск: Наука, 1973. С. 221—227.

Макаревич В. Н. Индивидуальная изменчивость *Medicago sativa* L., *Arrhenatherum elatius* (L.) M. et K., *Bromis inermis* Leyss в первые недели их жизни // Ботанический журнал. 1959. Т. 44. № 11. С. 1599—1605.

Макарова Л. И., Фартушина М. М. Подземная фитомасса степных и пустынных сообществ // Материалы по флоре и растит. Сев. Прикаспия. Ч. 1. Л., 1972. Вып. 6. С. 91—99.

Макаков А. А. Развитие корневой системы у некоторых образцов яровых пшениц // Сб. трудов аспирантов и молодых научн. сотрудников ВИР. 1963. Т. 3 (7). С. 171—176.

Максимов Н. А. Краткий курс физиологии растений. М., 1935.

Максимов Н. А. Влияние засухи на физиологические процессы в растениях // Сб. работ по физиол. растений памяти К. А. Тимирязева. М.; Л., 1941. С. 299—309.

Максимов Н. А., Лебединцева Е. В., Красносельская-Максимова Т. А. О влиянии условий освещения на развитие и деятельность корневой системы // Известия Главного бот. сада. 1925. Т. 22. Вып. 1. С. 1—9.

Малютин Н. И. Изучение первичной корневой системы яровой пшеницы, как показателя жизнеспособности проростков // Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Омск, 1963. 16 с.

Малынов А. П. Физические свойства почв и корневые системы растений Башкирии в пределах Юго-Западного Предуралья // Уч. зап. МГУ. М.; Л., 1937. Т. 12. С. 59—203.

Мамлина Т. Д. Опыт выращивания в культуре некоторых видов многолетних бобовых трав // Сб. научных работ. Курганский с.-х. ин-т. 1956. Вып. 3. С. 178—187.

Мартыросов С. М. Бионасосы — роботы клетки. М.: Радио и связь. 1981. 144 с.

Масалкина Г. П. Влияние агротехнических приемов на развитие корневых систем многолетних трав в чистом виде и смеси // Сов. агрономия. 1952. № 3. С. 52—55.

Масалкина Г. П. О длине корней многолетних кормовых трав, высеянных в чистом посеве и в смеси // Земледелие. 1954. № 1. С. 52—55.

Медведев П. Ф. Новые кормовые культуры СССР. М.; Л.: Сельхозгиз, 1948. 328 с.

Меерсон Г. М. Корневая масса люцерны и травосмесей в условиях орошаемого земледелия // Сов. агрономия. 1939. № 7. С. 35—43.

Межраупе В. А. Влияние корневого сока многолетних злаковых трав на развитие клубеньковых бактерий // Тр. Ин-та микробиологии АН ЛатвССР. Вопросы с.-х. микробиологии. 1960. Вып. 11. № 4. С. 102—128

Мейер К. И. Морфология и систематика высших растений Ч. 1. Археогонимные растения. М.: Советская наука. 1947. 324 с.

Мейер К. И. К эмбриологии дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) // Вестник МГУ. Серия биол., почвовед., геологии, географии. 1958. № 4. С. 9—18.

Метелев В. Я., Хуан Вень-Уй. Масса и длина корней сельскохозяйственных культур на темноцветных почвах впадин полупустыни Волго-Уральского междуречья // Вестник с.-х. наук. 1958. № 11. С. 135—138.

Мечетный Н. С. Особенности роста и развития яровой пшеницы в условиях 1959 г. //Тр. Харьковского с.-х. ин-та. 1960. Т. 29. С. 99—107.

Мечетный Н. С. Изменчивость корневой системы и продуктивность яровой пшеницы в зависимости от сроков посева //Тр. Харьков. с.-х. ин-та. 1962. Т. 37. С. 119—124.

Мечетный Н. С. Изменение корневой системы и площади листовой поверхности яровых пшениц в зависимости от условий произрастания: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Харьков, 1963. 21 с.

Мечетный Н. С. Значение отдельных типов корней в формировании урожая пшеничного растения //Тр. Луганского с.-х. ин-та. 1969. Т. 12. С. 16—22.

Мигунов В. С. Влияние плотности почвы на рост корней сои //Пробл. с.-х. Приамурья. Благовещенск, 1969. Т. 2. С. 15—16.

Мизгирева О. Ф. О перспективах использования эфемеров для создания естественной мульчи в плодовых насаждениях //Известия АН ТуркмССР. 1955. № 5. С. 50—56.

Микеладзе Э. Г. К познанию альпийских ковров юга Осетии //Проблемы биологии. 1960. Т. 5. С. 170—181.

Мишина Е. Г. Физиологические основы техники внесения удобрений //Тр. ВИАУ. Физиология растений. 1935. Вып. 8. С. 75—133.

Минько И. Ф. О передаче P^{32} от одного растения другому в чистых и смешанных посевах вики и овса //Известия АН БССР. Серия биол. 1971. № 3. С. 20—24.

Миронов Ю. В. Корневая система сахарной свеклы при орошении //Сахарная свекла. 1968. № 5. С. 33—36.

Мирошниченко К. Г. О влиянии корневой системы на рост стеблей //Докл. АН СССР. 1952. Т. 83. № 6. С. 933—935.

Митюшова Н. М. О содержании азота в пасоке растений фасоли с клубеньками и без клубеньков //Уч. зап. Ленингр. ун-та. Серия биол. наук. 1955. Вып. 39. № 186. С. 233—240.

Михайловская И. С. Формирование внутренних структур корней у травянистых бобовых растений //Морфогенез растений. М.: Москов. ун-т, 1961. Т. 1. С. 639—643.

Михайловская И. С. О придаточных корнях на корнях травянистых многолетних бобовых //Вопросы биологии и экологии доминантов и эдификаторов растительных сообществ: (Уч. зап. Пермского гос. пед. ин-та и Пермск. отд. бот. об-ва СССР). 1968. Т. 64. С. 112—117.

Михайловская И. С. Корни и корневые системы растений. М., 1981. 136 с.

Мичурин И. В. Принципы и методы работы //Соч. Т. 1. М.: Сельхозгиз. 1948. 716 с.

Мичурин И. В. Принципы и методы работы. М.: Сельхозгиз. 1957. 95 с.

Мишустин Е. Н. Микробиологический фактор в развитии растений и проблема урожайности //Вестник АН СССР. 1953. № 4. С. 30—42.

Мишустин Е. Н. Микроорганизмы и плодородие почвы. М.: Изд-во АН СССР. 1956. 247 с.

Мишустин Е. Н., Прокашев В. Н. Изменение состава почвенной микрофлоры в результате длительного применения удобрений //Микробиология. 1949. Т. 18. Вып. 1. С. 30—41.

Мишустин Е. Н., Петрова А. Антагонистические взаимоотношения микроорганизмов ризосферы и эффективность азотобактерина //Тр. совещания по вопросам б-кт. удобрений. Киев. 1958. С. 29—37.

Модестов А. П. Метрические различия корневых систем у разных форм культурных полевых растений //Тр. селекц. станции при Москов. с.-х. ин-те. 1915. С. 101—104.

Модестов А. П. Материалы к познанию корневых систем травянистых растений. Сообщ. 1. Метрические различия корневых систем у различных форм культурных полевых растений //Тр. опыт. станц. при Москов. с.-х. ин-те 1915а. № 5. С. 116—149.

Модестов А. П. Мощность залегания корней в естественных условиях произ-

растания //Сб. статей, посвящ. К. А. Тимирязеву его учениками. М., 1916. С. 325—356.

Модестов А. П. Норы и корни больших глубин //Тр. Петровской с.-х. акад. 1918. Т. 11. Вып. 1. С. 140—176.

Модестов А. П. Метрические различия корней всходов льна //Тр. Петровской с.-х. акад. 1920. Вып. 3. С. 87—92.

Модестов А. П. Правда о корнях. М., Л.: Сельхозгиз, 1932. 80 с.

Моисеев И. Г. Рациональное применение органических и минеральных удобрений в севооборотах — основа повышения урожайности сельскохозяйственных культур //Известия АН БССР. 1953. № 6. С. 37—47.

Мокеева Е. А. К биологии пустынной полыни //Бюл. САГУ. 1945. Вып. 23.

Мокеева Е. А. Люцерна синяя (*Medicago sativa* L.). Строение и развитие //Тр. САГУ им. В. И. Ленина. 1957. Вып. 100. Кн. 4. 162 с.

Молотковский Г. Х. О полярности органообразования корнеплодов свеклы //Докл. АН СССР. 1961а. Т. 141. № 6. С. 1490—1492.

Молотковский Г. Х. Раздвоение функций и структуры корнеплодов свеклы на листостебле и корнеобразовательные способности — основа его развития //Морфогенез растений. М., 1961б. Т. 2. С. 99—103.

Морицугу М., Кавасаки Т. Влияние низкого значения рН питательной жидкости на развитие, форму и неорганический состав корня //Журнал Японского научного общества по вопросам удобрений. 1981. Т. 52. № 2. С. 125—131.

Морозов Г. Ф. Пособие для изучения леса //Коллекция, составленная проф. Морозовым Г. Ф. (Педагогический музей военно-учебн заведений). СПб., 1912. 13 с.

Морозов Г. Ф. Очерки по возделыванию сосны //Изб. труды. М.: Лесная промышленность. 1971. С. 361—454.

Морозов Г. Ф. Очерки по лесокультурному делу. М.; Л., 1930. 235 с.

Морозов П. В. О влиянии температуры почвы на рост корневой системы яровой пшеницы в период посев — всходы //Докл. АН СССР 1951. Т. 76. № 2. С. 293—294.

Мосин В. К. Взаимозависимость накопления урожая картофеля и развитие его корневой системы в связи с действием удобрения на дерново-подзолистых почвах различной окультуренности //Тр. Горьковск. с.-х. ин-та. 1971. Т. 40. С. 33—45.

Мосин В. К. Влияние механического повреждения корней на урожай и качество картофеля //Тр. Горьковск. с.-х. ин-та. 1971. Т. 40. С. 81—89.

Мосин В. К., Шафранов О. Д. Корневая система и урожай картофеля //Земледелие. 1968. № 1. С. 44—45.

Мосин В. К., Шафранов О. Д. Зависимость развития корневой системы картофеля от приемов предпосадочной и междурядной обработки почвы //Тр. Горьковск. с.-х. ин-та, 1971а. Т. 40. С. 66—80.

Мосин В. К., Шафранов О. Д. Влияние приемов весенней обработки почвы и рыхления междурядий с наименьшими повреждениями корневой системы на урожай и качество картофеля при разном уровне удобрений //Тр. Горьковск. с.-х. ин-та. 1971б. Т. 40. С. 101—117.

Мосин В. К., Шафранов О. Д. Зависимость развития корневой системы картофеля от приемов предпосадочной и междурядной обработки почвы //Тр. Горьковск. с.-х. ин-та. 1972. Т. 40. С. 66—80.

Мосолов В. П. Выращивание кукурузы в северных районах. М.: Сельхозгиз. 1951. 40 с.

Мосолов В. П. Сочинения. Т. 4. Углубление пахотного слоя. М.: Сельхозгиз. 1954. 568 с.

Мосолова Л. В. Распределение корневой системы растений в зависимости от обработки почвы и удобрений //Земледелие. 1956. № 10. С. 46—49.

Мосолов И. В., Панова А. В. К вопросу о роли первичных и вторичных корней в питании кукурузы //Докл. АН СССР. 1958. Т. 21. С. 378—381.

Мостинская С. Б. Особенности расходования почвенной влаги многолетними

травмами // Динамическая и с.-х. метеорология. (Информ. сб.). 1951. № 1 С. 109—124.

Мошков Б. С. Физиологическая природа фотопериодической реакции листа // Проблемы ботаники. М.: Изд-во АН СССР. 1950. С. 367—465.

Муромцев И. А. Развитие и деятельность корневой системы в условиях нормальной и недостаточной аэрации // Тр. Плодоовощ. ин-та им. И. В. Мичурина. 1955. Т. 8. С. 183—210.

Муромцев И. А. Активная часть корневой системы плодовых растений Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1963. 29 с.

Муромцев И. А. Активная часть корневой системы плодовых растений. М.: Колос, 1969. 247 с.

Мусатов Г. И., Новак В. Г. Особенности развития корневой системы кукурузы, зернобобовых и тыквенных культур в чистых и уплотненных посевах // Корневая система и продуктивность с.-х. растений. Киев. 1967. С. 160—165.

Мчедлишвили Г. И. Корневая система медоносов // Пчеловодство. 1962 № 1. С. 29—31.

Навашин М. С. Об укоренении корней // Тр. Ботанич. ин-та АН СССР. 1952. Сер. 8. Вып. 3. С. 226—240.

Нагаи, Матано. Возделываемые сорта риса с точки зрения особенностей их корней. IV. Взаимодействия между активностью корня, образованием железистой оболочки и емкостью поглощения // Proc. Cosp. Sci. Soc. Japan. 1959. 28. № 2. С. 208—210.

Назибин Я. К., Литвинов В. Н., Карамхудоев Л. Особенности развития системы сорго в условиях обеспеченной осадками богары Таджикистана // Известия АН ТаджССР. Отд. биол. наук. 1964. № 2(16). С. 33—38.

Надьярный Ф. М. Некоторые данные к изучению корневых систем трав и травосмесей // Сов. агрономия. 1939. № 5. С. 19—57.

Надьярный Ф. М. Роль многолетних трав в накоплении корневой массы и азота в условиях степи // Сов. агрономия. 1940. № 8—9. С. 22—29.

Наконечный М. Ф. Влияние ширины междурядий на развитие корневой системы люцерны и восстановление плодородия почвы // Опытная агрономия. 1941. № 1. С. 72—76.

Наливкин А. А. Корневая система сортов яровой пшеницы на фоне углубления и удобрения // Тр. Саратов. с.-х. ин-та. 1941. Т. 12. С. 161—167.

Незабудкин Г. К. Деформирование корней в культурах // Лесное хозяйство. 1940. № 2. С. 27—31.

Неклюдов А. Ф. Условия образования вторичной корневой системы яровой пшеницы // Вопр. сиб. земледелия. Омск, 1972. С. 24—25.

Неунылов Б. А. Окислительно-восстановительные процессы в почвах рисовых полей и методы управлений ими с целью повышения урожайности // Сб. науч. работ с.-х. опыт. исслед. учреждения Приморского края. 1948. Вып. 1 С. 19—23.

Нечаева Н. Т. Материалы к биологии полыни *Artemisia heiba alba* Asso. // Ботанический журнал. 1949. Т. 34. № 1. С. 95—99.

Нечаева Н. Т., Василевская К. В., Антонова К. Г. Жизненные формы растений пустыни Каракумы. М.: Наука, 1973. 243 с.

Нечаева Н. Т., Приходько С. Я. Искусственные зимние пастбища в предгорных пустынях Средней Азии. Ашхабад: Туркменистан, 1966. 227 с.

Нечаева Н. Т., Приходько С. Я. Биология полыни бадхызской и результаты введения ее в культуру // Ботанический журнал. 1956. Т. 41. № 6. С. 836—854.

Нефедов А. В. Использование признаков корневой системы в селекции твердой пшеницы: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Л., 1967. 24 с.

Нефедов А. В., Зыкин В. А. Рост и развитие корневой системы твердой пшеницы на севере Казахстана // Вестник с.-х. наук. 1966. № 12. С. 21—26.

Ника Н. Н. Влияние условий жизнедеятельности корневой системы на обмен веществ баклажанов // Исслед. по физиол. питания плод. и овощ. раст. Кишинев: Карта Молдавии. 1969. С. 28—37.

Никитин И. Н. Срастание деревьев и зеленое строительство // Тр. Ленингр. лесотехн. акад. им. С. М. Кирова. 1957. Вып. 82. Ч. 1. С. 3—10.

Никитин И. Н. Из области срастания корней лесных пород //Тр. Ленинград. лесотехн. акад. 1959. Вып. 89. С. 49—56.

Николаев Г. В. Передвижение фосфора, кальция и серы от одних растений к другим через их корневые системы //Физиология растений. 1963. Т. 10. Вып. 4. С. 441—446.

Николаев Г. В. Влияние внешних условий на выделительную и поглощательную функции растений //Материалы 1-го Всесоюз. симпозиума по физiol., и биохим. основам формирования раст. сообществ (фитоценозов). М.: Наука. 1966. С. 91—101.

Николаевський В. Г., Николаєвська Л. Д. Коррелятивний зв'язок між відносним розвитком деяких тканин у стеблах злаків //Український ботанічний журнал. 1967. Т. 24. № 6. С. 19—23.

Николаевская Л. Д., Николаевский В. Г. Анатомическое строение корней злаков разных экологических групп //Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1968. № 5. С. 93—96.

Никольский В. В. Междурядная обработка хлопчатника. Ташкент: Изд. АН УзССР. 1952. 30 с.

Николок В. Ф. Влияние корневой системы хлопчатника на почвенных простейших //Докл. АН УзССР. 1949. Т. 4. С. 22—24.

Николок В. Ф. Влияние корневых систем диких и культурных растений на простейших в почвах Узбекистана //Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов в ризосфере. (Международный симпозиум СССР). Л.: Наука. 1968. С. 127—131.

Никулин А. Особенности развития корневой системы кукурузы //Сб. студ. н.-и работ Воронеж. с.-х. ин-та. 1962. Т. 1. Вып. 1. С. 55—59.

Новиков Г. И. О формах размножения кустарников и полукустарников //Сов. ботаника. 1943. № 2.

Новикова-Иванова Л. Н. Водоросли в ризосфере «Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы». Междунар. симпозиум СССР. Л.: Наука, 1968. С. 131—135.

Носатовский А. И. Пшеницы. М.: Сельхозгиз, 1950. 408 с.

Носатовский А. И., Вергелс М. П. Опыт выращивания яровой пшеницы в отсутствии осадков //Сб. н.-и. работ Сов. Кавказ. зерн. ин-та. 1933. № 1. С. 56—77.

Носгев В. П. Клубеньки на корнях луговогоlixохвоста (*Alopecurus pratensis* L.). их происхождение и физиологическая функция //Ботанический журнал. 1938. Т. 23. № 2. С. 145—150.

Нухимовский Е. Л. Строение подземных органов и экологические особенности некоторых растений-гидроиндикаторов //Вестник Моск. ун-та. Биология, почвоведение. 1967. № 2. С. 44—53.

Нухимовский Е. Л. О строении корневых систем и экологических особенностях некоторых растений-гидроиндикаторов низовья Иргиза Актюбинской области: (Автореф. докл., прочит. на засед. секц. ботаники МОИП 24 февр. 1965 г.) //Бюл. МОИП. Отд. биол. 1967. Т. 72. Вып. 4. С. 142.

Образцов А. А. Почва и ее обработка. Новосибирск, 1949. 48 с.

Образцов А. А., Петренко М. Б., Клишевская М. С. Участие микроорганизмов ризосферы в питании и развитии сельскохозяйственных растений на мощном черноземе //Микроорганизм и эффективное плодородие почвы. (Тр. Ин-та микробиологии). 1961. Вып. 11. С. 81—90.

Обручева Н. В. Физиология растущих клеток корня. М.: Наука 1965 111 с.

Огиевский В. В. Влияние условий местопроизрастания на строение корневых систем в 17—20-летних культурах сосны (*Pinus silvestris* L.) Ленинградской области //Ботанический журнал. 1958. Т. 43. № 11. С. 1613—1618.

Олейник А. А. Особенности развития корневой системы ярового ячменя и использование их в селекции на Севере Казахстана: Автореф. дис. ... канд. сельскохозяйств. наук. Л., 1974. 21 с.

Оловянная И. Н. Взаимоотношения древесной и травяной растительности в лесных насаждениях на южных черноземах Балашовской области //Тр. Ин-та леса. 1958. Т. 13. С. 5—79.

Ольшанская Б., Рачинский В. В. Кинетика поглощения мочевины корнями

растений. Опыты с мочевиной меченной C^{14} // Доклады ТСХА, 1965. Вып. 103. Агрохимия, физиология растений, почвоведение. С. 309—314.

Онищенко И. А. О глубине распространения корней картофеля // Агробиология. 1950. № 4. С. 157—161.

Онищенко И. А. Распространение корней картофеля в зависимости от способов посадки // Агробиология. 1952. № 3. С. 138—140.

Опарин А. И. Проблемы происхождения жизни в современном естествознании // Философские вопросы современной биологии. М.: Изд-во АН СССР. 1951. 399 с.

Орлов А. Я. Распределение сосущих корней в толще переувлажненных почв еловых лесов в связи с условиями аэрации // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1959. Т. 64. Вып. 1. С. 78—89.

Орлов А. Я. Рост и возрастные изменения сосущих корней ели *Picea excelsa* Zink. // Ботанический журнал. 1960. Т. 45. С. 888—896.

Орлов А. Я. Формирование и продолжительность жизни сосущих корней сосны // Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы. (Международный симпозиум СССР). Л.: Наука. 1968. С. 150—156.

Орловский Н. В. Корневые системы в каштановой зоне в связи с влиянием орошения // Отчет Уральского опытной станции за 1928 г. Уральск, 1929. С. 3.

Орловский Н. В. Основы биологии сахарной свеклы. Киев.: Госкомсельхозиздат. УССР, 1961. 323 с.

Орловский Н. В. Основные моменты в использовании и улучшении солонцовых и солонцеватых почв Западной Сибири // Химизация соц. земледелия. 1937. № 6. С. 38—59.

Орловский Н. В., Афанасьев А. Л. Корневые системы культурных и диких растений в каштановой зоне (в связи с влиянием орошения). Уральск, 1929. Вып. 2. 112 с.

Осипова А. М., Юферева М. В. К вопросу об экзосмозе сульфат и фосфатионов из корневых систем // Известия Биол. НИИ при Пермском гос. ун-те. 1926. Т. 4. Вып. 10.

Пангалло К. И. О туркменских дынях // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1925. Т. 4. С. 20—24.

Пангалло К. И. Бахчеводство СССР. Л., 1933. 97 с.

Пангалло К. И. Дыни. Кишинев, 1958. 299 с.

Папеско К. Превращение однолетнего подвоя в многолетнее растение // Яровизация. 1940. № 4(31). С. 103—104.

Паршиков В. Н. Нитратное питание растений в связи с действием света и углекислоты // Корневое питание в обмене веществ и продуктивности растений. (Тезисы докл. конф. 6—10 февр. 1961 г.). М.: Изд-во АН СССР. 1961. С. 112—113.

Пацка Д. І. Обьем, поверхность и поглощающая активность корневых систем кукурузы и их изменчивость в связи с охлаждением. Обім, поверхня і вбирна активність корневих систем кукурудзи та їх змінність у зв'язі з охолодженням // Рослиництво. 1966. Вип. 2. С. 17—25.

Пацка Д. И., Юрьев В. Я. Заложение и структура вторичной корневой системы у кукурузы // Сб. науч. работ НИИ с.-х. Центр. чернозем. полосы. 1969. Т. 6. № 1/2. С. 155—159.

Пашков Г. Д. О морфологической природе корневого влагалища злаков // Ботанический журнал. 1951. Т. 36. Вып. 6. С. 11—16.

Певнев Д. С. Засухоустойчивость бахчевых культур. М., 1938. 72 с.

Пельцих И. А. Изучение корневой системы пшениц различного географического происхождения // Сб. трудов аспирантов и молодых научн. сотруд. ВИР. 1963. Т. 3(7). С. 41—47.

Перетягко А. И. Особенности роста корневой системы семян ясеня зеленого в годы разного увлажнения // Сб. науч. работ Саратовск. с.-х. ин-та. 1976. Вып. 79. С. 93—99.

Перетягко А. И. О росте корневой системы однолетних семян клена ясенелистного // Сб. науч. работ Саратовск. с.-х. ин-та. Лесоводство и лесомелиорация. Саратов. 1977. Вып. 97. С. 25—32.

Першина М. Н., Авдеева Л. А. Закономерности распределения корней и растительных остатков сельскохозяйственных культур по профилю каштановых почв

//Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы. (Международный симпозиум СССР). Л.: Наука, 1968. С. 156—162.

Перлова Р. Л. Поведение диких и культурных видов картофеля в разных географических районах Советского Союза. М.: Изд-во АН СССР. 1958. 238 с.

Петербургский А. В. Корневое питание растений. М., Сельхозгиз, 1957. 171 с.
Петербургский А. В., Тарабин Г. А. О выделении корнями растений ионов водорода //Докл. ТСХА. 1960. Вып. 57. С. 71—76.

Петинов Н. С. Физиология орошаемой пшеницы. М.: Изд-во АН СССР. 1959. 554 с.

Петинов Н. С., Волков И. А., Пешехонова Н. Ф. Развитие корневой системы яровой пшеницы при подпочвенном орошении //Орошение сельскохозяйственных культур в Центр. черноземной полосе РСФСР. М.: Изд-во АН СССР 1956. Вып. 2. С. 296—304.

Петинов Н. С., Берко Н. Ф. Влияние водного режима на поглотительную деятельность и интенсивность дыхания корневой системы кукурузы //Физиология растений. 1961. Т. 8. Вып. 1. С. 51—57.

Петинов Н. С., Коршунова К. М. О роли корневой системы в продуктивности листового аппарата кукурузы при орошении //Физиология растений. 1957. Т. 4. Вып. 4. С. 365—371.

Петинов Н. С., Павлов А. Н. О взаимосвязи между поглощением минеральных веществ и воды у кукурузы //Корневое питание в обмене веществ и продуктивности растений. (Тезисы докл. конф. 6—10 февр. 1961 г.). М.: Изд-во АН СССР. 1961. С. 116—117.

Петинов Н. С., Харанян Н. Н. Физиологические особенности корневой системы риса и его азотного питания //Агрохимия. 1964. № 5. С. 144—160.

Петренко М. Б., Карасева Л. В. Изменение содержания углеводов в сахарной свекле под влиянием ризосферных бактерий //Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1969. № 8. С. 89—93.

Петров Г. Г. Усвоение высшими растениями азота в темноте в связи с дыханием //Сборник, посвящ. К. А. Тимирязеву. М., 1916.

Петрунин В. М. Развитие корневой системы и урожай кукурузы в условиях орошения //Вестник с.-х. науки. 1963. № 4. С. 34—39.

Пирогов В. С. Структура корней литофитов из рода *Draaba* и некоторых других скальных растений //Ботанический журнал. 1968. Т. 53. № 3. С. 350—357.

Писарев В. Е. Пшеница в Иркутской губернии //Тр. Восточ.-Сибирск. опыг. с.-х. ст. 1922. Вып. 1.

Позребняк П. С. Общее лесоводство. М.: Колос. 1968. 440 с.

Полякова С. В. Особенности развития и распределения корневой системы люцерны //Науч. тр. Омского с.-х. ин-та им. С. М. Кирова. 1970. Т. 78. С. 178—181.

Пономарев А. Н. Корневые системы степной люцерны *Medicago falcata* L. в различных экологических условиях //Известия биол. НИИ и биол. станции при Пермском гос. ун-те. 1930. Т. 7. Вып. 1. С. 43—57.

Понятовская В. М. Корневая система важнейших корневых злаков и бобовых Калининградской области //Тр. БИН. Серия 3. Геоботаника. 1955. Вып. 10. С. 102—153.

Попазов Д. И., Френкель Е. М. Корневая система растений в связи с избирательной поглотительной способностью //Докл. ТСХА. 1959. Вып. 42. С. 109—114.

Попова Г. М., Кочергина Н. А. Развитие корневой системы и листового аппарата у яровой пшеницы при разных сроках посева //Наука и передовой опыт в сельском хозяйстве. 1959. № 11. С. 27—34.

Попова М. Г., Кочергин Н. А. Влияние условий воспитания на развитие надземных частей корневой системы яровой пшеницы //Направленная изменчивость с.-х. растений. (Зап. Ленингр. с.-х. ин-та). 1964. Т. 90. Вып. 6. С. 38—42.

Попович Ф. Я. Корневые системы растений солонцово-солончакового комплекса Присивашья //Ботанический журнал. 1937. Т. 22. № 5. С. 435—450.

Потапов А. И. Развитие корневой системы чайного куста в субтропической почве //Сов. ботаника. 1934. № 2. С. 69—78.

Потапов Н. Г. Влияние светового режима на поступление минеральных ве-

ществ в растение // Вестник с.-х. науки. Агротехника. Изд. ВАСХНИЛ. 1940. № 2. С. 71—97.

Потапов Н. Г. Корень как орган синтеза сложных органических соединений // Тезисы докладов. Секция физиологии растений. Л., 1958. Вып. 2. С. 100—102.

Потапов Н. Г. Закономерности передвижения веществ в корневой системе // Известия АН СССР. Серия биол. 1962. № 2. С. 181—192.

Потапов Н. Г. О механизме поглощения веществ корневой системой // Тезисы к совещанию 15—17 декабря 1964 г. АН СССР. Ин-т физиологии растений им. К. А. Тимирязева. М.; Наука, 1964. С. 17—18.

Потапов Н. Г. Основные закономерности поглощения минеральных веществ корневой системой // Физиология сельскохозяйственных растений. 1967. Т. 2. С. 5—89.

Потапов Н. Г., Соловьева О. П., Иванченко И. И. К вопросу диагностирования минерального питания пшеницы // Тр. Комиссии по ирригации. М.: Изд-во АН СССР. 1936. Вып. 8. С. 149—166.

Потапов Н. Г., Станков Н. З. О суточной периодичности минерального питания // Докл. АН СССР. 1934. Т. 2. № 1. С. 40—42.

Потапов Н. Г., Фейер Д. О соединении серы пиридоксина в пасоке кукурузы // Вестник Моск. ун-та. 1955. № 12. С. 127—131.

Пошон Ж., Баржак Г. Почвенная микробиология. М.: Иностранная литература, 1960. 560 с.

Правдин Л. Ф. Вегетативное размножение растений: (Теория и практика). М.; Л.: Сельхозгиз, 1938. 231 с.

Правдин Л. Ф. Влияние охлаждения корней на водный режим и накопление углеводов у лимона // Тр. Ботанич. ин-та АН СССР. 1940. Серия 4. Вып. 4, 5. С. 171—185.

Приймак А. К. Влияние удобрений на развитие корней плодовых деревьев // Вопросы агротехники и селекции плодовых и ягодных культур М., 1952. С. 3—10.

Приймак А. К. Избирательное отношение корней к удобрениям // Сад и огород. 1951. № 10. С. 40—42.

Прокофьев А. А. О некоторых закономерностях синтеза каучука в растениях // Успехи соврем. биологии. 1949. Т. 27. С. 421—442.

Проскуряков М. А., Коваленко Е. М. Корневая система ели тьяншанской // Животный и растительный мир Алма-Атинского государственного заповедника. (Тр. Алма-Атинс. гос. заповедника). 1970. Т. 9. С. 8—45.

Прынишников Д. Н. Азот в жизни растений и в земледелии СССР. М.: Изд-во АН СССР. 1945. 199 с.

Пушкарёв Н. И. Метод исследования корневой системы в монолитах и в естественных условиях // Известия по опытному делу Дона и Сев. Кавказа. 1925. № 7. С. 313—338.

Пушкарёв Н. И. Второй год опытов с корнями полевых растений // Известия по опытному делу Дона и Сев. Кавказа. Ростов-Дон. 1926. С. 9.

Рабинович В. М. Летний посев люцерны на пару // Агроботаника. 1951. № 5. С. 89—100.

Работнов Т. А. Некоторые вопросы изучения структуры подземной части луговых фитоценозов // Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы. (Международный симпозиум СССР). Л.: Наука. 1968. С. 165—168.

Радкевич О. Н., Шубина Л. Н. Морфологические основы явления партикуляции у ксерофитов пустыни Бетпак-Дала // Тр. Среднеаз. гос. ун-та. Серия 8. В. Ботаника. Вып. 8. 1935. С. 71—76.

Радченко С. И. О влиянии температурного градиента среды на развитие корней и надземных органов растений (предварительное сообщение) // Сов. ботаника. 1934. № 6. С. 49—58.

Радченко С. И. Влияние температурного градиента на рост и развитие высших растений // Тр. Ботанич. ин-та АН СССР. 1940. Сер. 4. Вып. 4, 5. С. 127—170.

Радченко С. И. Значение температуры, света и воды для роста и созревания плодов томата // Известия Акад. пед. наук РСФСР. 1950. Вып. 29. С. 43—50.

Радченко С. И. Температурные градиенты среды и растения. М.; Л.: Наука, 1966. 389 с.

Родченко О. П., Тарлинская Б. П. Деление и растяжение клеток при различной скорости роста корня кукурузы // Рост и клеточная дифференцировка растений. М.: Наука, 1967. С. 7—15.

Разницына Е. А. Образование бактериями ростовых веществ группы ауксина // Докл. АН СССР. 1938. Т. 18. № 6. С. 353—356.

Разумовский А. Эффективность внутрисортного отбора по корневой системе // Селекция и семеноводство. 1966. № 3. С. 71—72.

Разумовская З. Г., Фань-Юнь-Лю. Об активных и неактивных клубеньках бобовых растений // Тр. Ин-та микробиологии АН СССР. 1961. Вып. 11. С. 169—176.

Райкова И. А. Растительные ландшафты Памира // Тр. Среднеазиатск. ун-та. Сер. 86. Ботаника. 1930. Вып. 12. С. 12—16.

Ракитин Ю. В. Научные основы защиты урожая // Сб. статей. М., 1963. 32 с.

Рассел Э. Дж. Почвенные условия и рост растений. М.: Иностранная литература. 1955. 624 с.

Расулов М. Некоторые новые данные о корневой системе хлопчатника // Соц. сельское хоз-во Узбекистана. 1940. № 4—5. С. 61—62.

Ратнер Е. И. Известь и гипс на бескарбонатных солонцах // Почвоведение. 1933. № 6. С. 464—475.

Ратнер Е. И. Взаимодействие корней коллоидами почвы как одна из проблем физиологии минерального питания растений III. Возрастные изменения в десорбирующей способности растения. Влияние завядания при недостатке влаги // Докл. АН СССР. № 1. 1944а. С. 111—127.

Ратнер Е. И. О взаимосвязи между поглощением воды и минеральных веществ растением и роли внутренних факторов // Докл. АН СССР. Т. XV. № 4. 1944б. С. 304—309.

Ратнер Е. И. Минеральное питание растений и поглотительная способность почв. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1950. 320 с.

Ратнер Е. И. Питание растений и жизнедеятельность их корневых систем // Тимирязевские чтения. XVI. М.: Изд-во АН СССР. 1958. 104 с.

Ратнер Е. И., Колосов И. И. Корневое питание растений и новые методы его исследования // Природа. 1954. № 10. С. 28—35.

Ратнер Е. И., Колосов И. И., Ухина С. Ф., Доброхотова И. Н., Казуто О. Н. Об усвоении растениями аминокислот в качестве источника азота // Известия АН СССР. Серия биол. 1956. № 6. С. 64—82.

Ратнер Е. И., Самойлова С. А. Внеклеточная фосфатазная активность корней // Физиология растений. 1955. Т. 2. № 1. С. 30—41.

Ратнер Е. И., Самойлова С. А. Об усвоении растениями нукленовых кислот и о внеклеточной фосфатазной активности корней // Физиология растений. 1958. Т. 5. Вып. 3. С. 209—220.

Ратнер Е. И., Ухина С. Ф. Метаболизм корней в связи с поглощением и усвоением растениями аминокислот // Известия АН СССР. Серия биол. 1961. № 6. С. 865—877.

Ратнер Е. И., Ухина С. Ф. Ход превращений поглощенных извне аминокислот в корнях кукурузы // Физиология растений. 1963. Т. 10. Вып. 4. С. 393—399.

Ратнер Е. И., Ухина С. Ф. О некоторых особенностях обмена азотистых веществ в корнях различных растений на примере усвоения ими экзогенных аминокислот // Физиология растений. 1965. Т. 12. Вып. 5. С. 814—824.

Ратнер Е. И., Смирнов А. М., Хуан Хун-Шу, Ухина С. Ф., Кузовкина И. Н. Усвоение аминокислот в качестве источника азота изолированными корнями люцерны и целыми растениями гороха в стерильной культуре // Физиология растений. 1963. Т. 10. Вып. 6. С. 673—681.

Рахтеенко И. Н. Исследование корневых систем чистых и смешанных культур Бузулукского бора // Лесное хозяйство. 1949. № 9. С. 13—23.

Рахтеенко И. Н. Влияние смещения древесных и кустарниковых пород на развитие их корневой системы // Лесное хозяйство. 1950. № 4. С. 33—40.

Рахтеенко И. Н. Корневые системы древесных и кустарниковых пород М.: Гослесбумиздат, 1952 108 с.

Рахтеенко И. Н., Мартинович Б. С. О миграции фосфора в чистых и смешанных культурах ели и осины // Докл. АН БССР. 1966. Т. 10. № 5. С. 331—335.

Рахтеенко И. Н., Минько И. Ф. О взаимовлиянии растений вики и овса в чистых и смешанных посевах // Материалы 1-го Межвуз. науч. совещ. по вопр. агрофитоценол. Казань. 1969. С. 58—67

Рахтеенко И. Н., Якушев Б. И., Кауров И. А., Мартинович Б. С. Эколого-физиологические особенности взаимоотношений растений в фитоценозах // Регуляция роста и питание растений. Минск, 1972. С. 158—171.

Рахцеенка I. Н., Кабацкінава Г. I. Рост фармиравання каранёвых сістэм сасны, бярозы у чыстых, змешаных насадженнях // Известия АН БССР. Серия биол. наук 1970. № 4. С. 13—19.

Рачковская Е. И К биологии пустырных полукустарничков // Тр. Ботанич. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. Серия 3. Геоботаника. 1957. Вып. 11. С. 5—88

Ревенко Л. М. Корневая система малины и смородины // Тр. Казахского с.-х. ин-та 1960. Т. 8. С. 225—230.

Реймерс Ф. Э. Рост, морфогенез и стадийное развитие репчатого лука: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1956 36 с.

Ремпе Е. Х. Основные факторы накопления и отбора микроорганизмов в зоне корневой системы высшего растения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1952. 19 с.

Ремпе Е. Х. Корневые выделения и использование их микрофлорой // С.-х. биология. 1967. № 4. С. 592—597.

Ремпе Е. Х., Грюнберг Т. М. Качественный и количественный состав корневых выделений стерильных растений кукурузы // С.-х. биология. 1970. Т. 5. № 5. С. 703—707

Ремпе Е. Х., Калтагова О. Г. Влияние корневой микрофлоры на активность физиологических процессов в растениях // Агробиология. 1962. № 6. С. 866—879.

Ремпе Е. Х., Сорокина Т. А. О проникновении бактерий внутрь клеток корня // Агробиология. 1950. № 6. С. 135—138

Родиц Л. Е. О динамике органического вещества и биологическом круговороте азота и зольных элементов в некоторых пустынных сообществах // Тр. МОИП. Отд. биол. 1960 Т. 3. С. 229—246.

Родионов Б. С., Ильясов Е., Тугельбаев С. У Структура корневых ярусов яблоньного леса // Известия АН КазССР. Серия биол. 1976. № 1. С. 7—13.

Роджерс У. С., Хед Г. К Исследование корней плодовых деревьев с помощью панелей для наблюдения и периодического фотографирования // Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы. (Международ. симпозиум СССР). Л. Наука 1968. С. 186—196.

Родынюк И. С., Клевянская И. Л. Клубеньковые образования на корнях *Sageh spervius* // Известия Сиб. отд. АН СССР. 1971. № 10. Серия биол. наук. Вып. 2. С. 43—48.

Рождественский I Г. Особливости розвитку корневої системи цукрових буряків // Буряк вниство Київ, 1937, № 6. С. 35—37.

Рожевиц Р. Ю. Злаки. Введение в изучение кормовых и хлебных злаков М.; Л.: Сельхозгиз, 1937. 636 с.

Ротмистров В. Г. Районы распространения корней у однолетних культурных растений (в почве Одесского опытного поля) // Из отчета Одесского опытного поля за 1907 г. Одесса: Славянская типография Е. Хрисогенос ул. Кондратенко, д. № 8 1909.

Ротмистров В. Г. Одесское опытное поле Имперского общества с.-х. Южной России в 1909 году. (Отчет директора опытного поля В. Г. Ротмистрова). Одесса, 1913.

Ротмистров В. Корневая система сельскохозяйственных растений и урожай // Сов. агрономия. 1939. № 8. С. 61—74.

Рубин Б. А., Германова В. Ф. Влияние корневых систем на формирование фотосинтетического аппарата. Докл. АН СССР, 1956. Т. 107. № 5. С. 757—760.

Рубин Б. А., Германова В. Ф. О синтезе пигментов в корнях // Докл. АН СССР. 1959. Т. 124. № 4. С. 940—943.

Рубин Б. А., Гавриленко В. Ф., Гужова Н. В. Биосинтез порфиринов в связи с метаболизмом корневых систем // Теоретич. основы регулирования минерального питания растений. (Тезисы к совещ. 15—17 дек. 1964 г.). М.: Наука, 1965. С. 164—165.

Рубин Б. А., Обручева Н. В. Физиология микотрофного питания древесных растений // Успехи соврем. биологии. 1955. Т. 40. Вып. 2. С. 192—210.

Рубин Б. А., Гавриленко В. Ф. О синтезе пигментов в корнях // Корневое питание в обмене веществ и продуктивности растений. (Тезисы докл. конф. 6—10 февр. 1961 г.). М.: Изд-во АН СССР, 1961. С. 126—127.

Рудаков А. Микориза // Наука и жизнь. 1953. № 4. С. 30—31.

Рудаков К. И. Микроорганизмы и структура почвы. М.: Сельхозгиз, 1951. 48 с.

Румф Т. Холера. В общедоступном изложении // СПб., 1904. 51 с.

Румянцева А. Развитие корневой системы сарсазана (*Halocnemum strobilaceum*) // Известия АН ТуркмССР. 1953а. № 4. С. 85—86.

Румянцева А. Развитие корневой системы селитрянки (*Nitraria schoberi*) // Известия АН ТуркмССР. № 5. 1953б. С. 87—89.

Рустамов И. Г., Каршенас С. Д. Количественная характеристика подземной части шлакового полынно-боялычника южной окраины Центральных Каракумов // Пробл. освоения пустынь. 1973. № 6. С. 16—23.

Рыбаков А. А. Некоторые особенности роста и плодоношения яблони в Ташкентском оазисе // Тр. Плодово-ягодного ин-та им. Шредера, 1950. Т. 18. С. 301—306.

Рыжков А. П. Корневая система красной смородины в лесостепи Западной Сибири // Науч. тр. Омского с.-х. ин-та. 1974. С. 20—25.

Рысин Л. П. Роль конкуренции между корневыми системами во взаимоотношениях древостоя и подлеска с травяно-кустарничковым ярусом в сложных боррах // Ботанический журнал. 1967. Т. 52. № 6. С. 820—831.

Рытова С. М. Бахча. М., 1928. 112 с.

Сабинин Д. А. Минеральное питание растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1940. 307 с.

Сабинин Д. А. О значении корневой системы в жизнедеятельности растений // Докл. на 9-м ежегодном Тимирязевском чтении. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. 48 с.

Сабинин Д. А. Физиологические основы питания растений. М.: Изд-во АН СССР, 1955. 512 с.

Сабинин Д. А., Колосов И. И. Исследования над поступлением веществ в растения. 1. Изучение процессов адсорбции электролитов корневыми системами // Тр. НИИ удобрений, агротехн. и агропочвов. 1935. Вып. 8. С. 3—35.

Саввинов Н. И., Панкова Н. А. Корневая система растительности целинных участков степей и Заволжья и новый метод ее изучения // Сб. памяти акад. В. Р. Вильямса. М.; Л., 1942. С. 177—218.

Савельев Н. М. Биологические основы возделывания семенной люцерны в Западной Сибири. М.: Изд-во АН СССР. 1960. 351 с.

Савич И. Н. Соевые бобы в Приморье // Владивостокское отд. Гос. рус. географ. об-ва. Владивосток. 1929. 50 с.

Сазанов В. И. Фосфорнокислые удобрения и корневая система сахарной свеклы, пшеницы и ржи // Журнал опытной агрономии. 1913. Т. 16. Кн. 2.

Сазанов В. И. Влияние фосфорнокислых удобрений на развитие корневой системы растений // Журнал опытной агрономии. 1917. Т. 18. Кн. 1. С. 191—198.

Саидов Д. К., Ниязов Б. Н. Влияние возраста туркестанского мыльного корня на анатомическую структуру его корней и локализации в них сапонинов // Морфогенез раст. аридной зоны. Ташкент: ФАН, 1973. С. 47—51.

Сакало В. Д. О причинах различной реакции сортов яровой пшеницы на удобрения // Докл. ВАСХНИЛ. 1941. Вып. 2. С. 10—14.

Саксагинский Л. Б., Агамян С. А. Новый метод определения потребности растения в удобрениях // Химизация соц. земледелия. 1935. № 3. С. 90—101.

Салаяев Р. К. К вопросу о механизме поглощения воды корнями растений // Докл. АН СССР. 1963. Т. 152. № 5. С. 1253—1255.

Салаяев Р. К. О механизме поглощения веществ корнями растений // Теоретические основы регулирования минерального питания растений. (Тезисы к совещанию 15—17 дек.). М.: Наука, 1964а. С. 20—21.

Салаяев Р. К. Электронно-микроскопические исследования «свободного пространства» клеток корня и его роль в поглощении воды // Докл. АН СССР. 1964б. Т. 158. № 3. С. 737—738.

Салаяев Р. К. Поглощение веществ растительной клеткой / М.: Наука, 1969. 206 с.

Салаяев Р. К. Об ультраструктуре «толстостенных гранул» растительных клеток // Докл. АН СССР. 1966. Т. 70. № 1. С. 193—194.

Сальников А. И. Влияние ризосферных микроорганизмов проростков яровой пшеницы на некоторые физиолого-биохимические процессы и полевую всхожесть при прорастании семян // Уч. зап. Пермского ун-та. 1969. № 219. С. 211—224.

Самохвалов Г. К. Новое об углеродном питании растений / Харьков: Изд-во Харьков. гос. ун-та, 1952. 88 с.

Самохвалов Г. К., Петрова А. Н. Анатомические изменения у пасленовых под влиянием «поглостительной вегетативной гибридизации» // Уч. зап. Харьков. ун-та. (Труды НИИ биологии). 1953. Т. 17. № 153. С. 97—107.

Самойлова Е. М. Изучение корневых систем древесных пород на песчаных почвах // Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы. (Международ. симпозиум СССР). Л.: Наука, 1968. С. 200—206.

Самцевич С. А. О заселяемости корней с.-х. растений эпифитными и почвенными микроорганизмами // Микробиология. 1964. Т. 33. Вып. 2. С. 278—283.

Самцевич С. С. Активные выделения корней растений и их значение // Физиология растений. 1965. Т. 12. Вып. 5. С. 837—846.

Санадзе Г. А., Овчаров К. Е. О химической природе растительных выделений // Материалы 1-го Всесоюз. симпозиума по физиол.-биохим. основам формирования растит. сообществ (фитоценозов). М.: Наука, 1966. С. 16—26.

Сатклифф Дж. Ф. Поглощение минеральных солей растениями. М.: Мир. 1964. 221 с.

Сахарина М. Корневые и пожнивные остатки люцерны и их разложение при обработке в условиях орошения в Заволжье // Соц. зерновое хозяйство. 1949. № 5. С. 95—101.

Свешникова В. М. Водный режим почв и корневая система растений Восточного Памира // Известия АН СССР. 1944. № 7. С. 46—67.

Селиванов И. А. Материалы к познанию физиологии и экологии микотрофного способа питания растений // Уч. зап. Пермск. гос. пед. ин-та. 1975. Т. 141. С. 3—32.

Селиванов И. А. Микосимбиотрофизм растений в степной зоне // Микориза и другие формы консортивных отношений в природе. Пермь. С. 7—18.

Селихов В. Развитие корневой системы сахарной свеклы на втором году ее жизни // Бюл. Ивановской опытной ст. 1927. Ч. 2. С. 27—61.

Селиванов И. А., Гаврилюк С. Л. О микотрофности галофитов в условиях лесостепного Зауралья // Уч. зап. Пермск. гос. пед. ин-та. 1966. Вып. 39. С. 23—31.

Селиванов И. А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М.: Наука, 1981. 231 с.

Семин М. Г. Некоторые особенности в характере роста и строения корневых систем ранеток и полукультурок // Известия Иркутского с.-х. ин-та. 1959. Вып. 10. С. 204—222.

Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Советская наука 1952. 390 с.

Серебряков И. Г. Биолого-морфологический и филогенетический анализ жизненных форм покрытосемянных // Уч. зап. Московск. гор. пед. ин-та им. В. В. Потемкина. 1954. Т. 37. Вып. 2. С. 21—90.

Серебрякова Т. И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М.: Наука, 1971. 359 с.

Сертока И. И. Некоторые особенности развития корневой системы интроду-

цированных сосен в Ботаническом саду АН ТуркмССР //Известия АН ТуркмССР. Серия биол. 1977. № 1. С. 42—46.

Сикстель Д. А. Результаты оценки схем орошения дынь. 1. О физиологической оценке влияния орошения на дыни //Тр. по прикл. бот., ген. и селек. 1935. Серия 3. № 12. С. 137—152.

Синьковский Л. П. Возрастные применения пустынных полукустарников //Сообщ. Тадж. фил. АН СССР. 1950. Вып. 29. С. 37—40.

Сірік П. О. Біологія кореневої системи цукрових буряків //Буряк вництво. Харків, 1938. № 5. С. 38—46.

Сірік П. О. Вплив ампутації кореня цукрового буряка на його вражайність //Технічні культури. Київ, 1939. № 1. С. 54—56.

Сириусов М. Г. Просо и погода //Тр. по сельскохозяйственной метеорологии. Пг. 1916. Вып. 16. С. 118—131.

Слезкин П. Р. К вопросу о влиянии среды на развитие корневой системы //Известия Петровской с.-х. акад. М., 1893. Вып. 1.

Слезкин П. Р. Усвоят ли корни азотнокислые соединения //Опытн. агр. 1908. Т. IX. Кн. 7.

Слугин П. Т. К вопросу распределения корневой системы с.-х. растений по горизонтам подзолистых почв Приморья Д. В. К. //Вестник ДВ филиала АН СССР. 1936. № 20. С. 173—177.

Слудская Л. А. Материалы по микоризе цитрусовых растений //Докл. ТСХА. 1957. Вып. 28. С. 322—326.

Смелов С. П. Теоретические основы луговодства М.: Колос, 1966. 367 с.

Смелов С. П., Любская А. Ф. Глубина проникновения корней в почву у луговых злаков //Вестн. с.-х. науки. Кормодобывание. 1940. Вып. 3. С. 3—10.

Смирнов А. М., Хуан Хун-Шу. Сравнительная доступность различных соединений азота для изолированных корней люцерны, выращиваемых в стерильных условиях //Известия АН СССР. Серия биол. 1961. № 6. С. 878—887.

Смирнов А. М. Рост и метаболизм изолированных корней в стерильной культуре //М.: Наука, 1970. 455 с.

Смирнов Б. М. Заложение узла кушения у пшеницы, ячменя и овса //Соц. зерновое хозяйство. 1938. № 6. С. 142—155.

Смирнов Б. М. Сорго на юго-востоке //Соц. зерновое хозяйство. 1940. № 5. С. 81—94.

Смирнов П. М., Маркграф Г. О. О развитии зародышевых корней овса и интенсивности поглощения ими фосфора в зависимости от условий питания //Известия Тимирязевской с.-х. акад. 1960. Вып. 5. С. 45—55.

Соколов А. В. Особенности корневого питания растений в растительных сообществах //Известия АН СССР. Серия биол. 1961. № 6. С. 857—864.

Соколов А. В. О распространении корней растений в подзолистой почве //Научно-агроном. журнал. 1926. № 11. С. 746—750.

Соколов А. В. Значение распределения в почве удобрений для урожая растений и развития их корневой системы //Почвоведение и агрохимия. М.; Л., 1936.

Соколов В. С. Корневая система кукурузы на дерново-подзолистых почвах //Сб. научн. тр. БелорусНИИ земледелия. 1961. Вып. 8. С. 92—104.

Соколовская Т. Б. О природе колеоризмы //Ботанический журнал. 1967. Т. 52. № 12. С. 1773—1784.

Соколова Е. А. О взаимовлиянии кукурузы и кормовых бобов в смешанном посеве //Материалы 1-го Всесоюз. симпозиума по физиол.-биохим. основам формирования растит. сообществ (фитоценозов). М.: Наука, 1966. С. 141—146.

Соколовский Ю. Ю. К вопросу о характере и глубине распространения корневой системы некоторых культурных растений //Дневник X съезда русских естествоиспыт. и врачей в г. Киеве. Киев, 1898. 625 с.

Сокоренко М. В. Вплив інюкуляції бульбючковими бактеріями на вміст амінокислот у білках насіння сої //Землеробство, 1970. Вип. 24. С. 60—65.

Сокоренко Н. В., Вывалько И. Г. Влияние клубеньковых бактерий на качество белка семян сои //Физиол. и биохимия культурн. растений. 1971. Т. 3. № 1. С. 21—25.

Солдатенков С. В., Чжао Сянь-Дуан. Роль листьев у фасоли и кукурузы в

дыхании корней, лишенных кислорода // Физиология растений. 1961. Т. 8. Вып. 4. С. 385—394.

Солдатенков С. В., Чиркова Т. В. О роли листьев в дыхании корней, лишенных кислорода // Физиология растений. 1963. Т. 10. Вып. 5. С. 535—543.

Сорокина А., Тягны-Рядна М. К вопросу о роли микроорганизмов в образовании гумуса // Микробиология. 1933. № 11. (3). С. 285.

Сретенский В. М. Формирование надземных корней // Кукуруза. 1963. № 4. С. 22—23.

Станев В., Цонев Ц. Влияние на температура в зоната на корневата система върху фотосинтетичната дейност на слънчогледа и царевицата // Физиология растений. София. 1980. Т. 6. Кн. 2. С. 43—50.

Станков Н. З. Закономерности в росте корневой системы полевых растений // Тр. Всесоюз. НИИ удобр. и агропочв. 1960. Вып. 34. С. 196—215.

Станков Н. З. Корневая система полевых культур. М.: Колос. 1964. 280 с.

Станков Н. З. Методы изучения корневой системы растений // Селекция и семеноводство. 1968. № 2. С. 25—27.

Станков Н. З., Ладонина Т. П. О влиянии углекислоты на корневое питание растений // Тр. Всесоюз. НИИ удобр. и агропочвовед. 1960. Вып. 36. С. 189—191.

Станков Н. З., Тимофеева А. А. Влияние CO_2 почвенного воздуха на условия питания растений // Корневое питание в обмене веществ и продуктивности растений. (Тезисы докл. конф. 6—10 февр. 1961 г.). М.: Изд-во АН СССР. 1961. С. 135—136.

Степанов В. Я. Влияние минеральных удобрений на рост и поглощательную способность корневой системы табака // Тр. ВНИИ удобр. и агропочвовед. 1970. Вып. 48. С. 63—66.

Столетов И. И. Оценка сортов озимой пшеницы на различных агротехнических фондах в условиях светло-каштановых почв района Волго-Дона: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Волгоград, 1969. 21 с.

Строганов Б. П. Физиологические основы солеустойчивости растений. М., 1962. 72 с.

Суворов В. В. Донник — *Melilotus* (Teurn.) Adons. Em. // Культурная флора СССР. Многолетние бобовые травы. М.; Л.: Гос. изд. с.-х. лит. 1950. Т. 13. Вып. 1. С. 345—502.

Сукacheв В. Н. Растительность верхней части бассейна реки Тунгира Олехминского окр. Якутской области (Фотосоциологический очерк) // Тр. командированной по высочайшему повелению Амурской экспедиции. Ботанич. исслед. 1910. СПб., 1912. Т. 1. Вып. 16

Сукacheв В. Н. Растительные сообщества: (Введение в фитосоциологию). М.; Л., 1928.

Сулимова Н. М., Цехановская Г. А. Влияние различных предшественников на урожай сахарной кукурузы и микрофлору ее ризосферы // Зап. Ленингр. с.-х. ин-та. 1965. Т. 98. № 2. С. 55—59.

Суй-Фынъ. Некоторые закономерности развития вегетативных и генеративных органов кукурузы // Морфология растений. (Тр. совещания по морфогенезу растений 12—17 ноября 1959 г.). 1961. Т. 1. С. 490—492.

Сытник К. М., Книга Н. М., Мусатенко Л. Я. Физиология корня. Киев Наукова думка, 1972. 356 с.

Табенцкий А. А. Семядоли как показатель направления в развитии боковых корней свекловичного растения // Основные выводы научно-исслед. работ ВНИСа за 1936 г. Киев, 1937. С. 89—90.

Таджиев С. Ф., Абдулжанов Э. Бобовые культуры на Чартынских адырах Ферганской долины // Биология и экология растений, вводимых в культуру в адыр-ной зоне Ташкент: БАН, 1973. С. 45—64.

Танашиева Г. А. К вопросу о стимулировании роста и развития корней культурных растений // Тр. Одесского с.-х. ин-та, 1940. Т. 3. С. 47—62.

Таранівська М. Г. Корнева система бавовника агротехнічні заходи // За Радянську Бавовну. Херсон. 1933. № 1—2. С. 25—31.

Таранівська М. Г. Розвиток корневої системи Бавовника в залежності від агротехніки. Київ—Харків. 1936. С. 16—19.

Тарановская М. Г. Развитие корневой системы кукурузы // Кукуруза. 1959. № 7. С. 17—19.

Тарановская М. Г. Площадь питания и корневая система кукурузы // Земледелие. 1963. № 6. С. 29—36.

Тарановская М. Г., Горянский М. М. Агротехника культуры хлопчатника на комплексных солонцовых почвах (в зоне хлопкосеяния) // Сов. хлопок 1938. № 1. С. 30—36.

Тарановская М. Г., Каганова Р. О. Дя добрив на розвиток корневої системи кукурудзи та врожай // Вісник с.-г. науки. 1963. № 4. С. 9—15.

Тариш Г. И. К вопросу о морфогенезе придаточных корней // Научные тр. Свердловск. гос. пед. ин-та. 1973. Т. 171. С. 9—16.

Тариш Г. И., Комарова Т. А. Структура эфемерных корней и их роль в повышении активности корневых систем в естественных сообществах // Проблемы аллелопатии. Киев: Наукова думка. 1976. С. 136—137.

Тариш Г. И., Шульпина В. П. О структуре аэренхимы в корнях травянистых многолетников // Науч. тр. Свердловск. гос. пед. ин-та. 1976. Т. 263. С. 81—87.

Татаринов А. Н. Размещение корней М9 в уплотненных посадках // ВНИИ садоводства им. И. В. Мичурина. МСХ СССР. Мичуринск. 1976. 8 с.

Тен А. Г., Борисова У. Ф. Особенности ветвления корневой системы люпинов // Бюл. Главного бот. сада АН СССР. 1971. Вып. 78. С. 62—67.

Терехова А. Ф. Корневая система красного клевера: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1953. 21 с.

Тетерятченко К. Г. Морфолого-анатомическое строение корней различных по устойчивости к полеганию сортов и гибридов озимой пшеницы // Тр. Харьковско-го с.-х. ин-та. 1959. Т. 19(56). С. 129—139.

Тимирязев К. А. Жизнь растений // Избр. соч. М.: Сельхозгиз, 1949. Т. 3. 644 с.

Тимирязев К. А. Избранные сочинения. В 2-х томах. М.: Сельхозгиз, 1957. Т. 1. 723 с.; Т. 2. 947 с.

Тимофеев В. П. К вопросу о лесоводственных свойствах ели по наблюдениям в Брянском опытном лесничестве // Брянский край. Брянск, 1928. Вып. 2. С. 46—81.

Тимофеева А. А. К вопросу о связывании аммиака в корневой системе кукурузы // Сб. аспирантских работ по применению удобрений и агропочвовед. (Тр. ВИАУ). 1964а. Вып. 42. С. 15—24.

Тимофеева А. А. Влияние CO₂ почвенного воздуха на синтетические процессы в корневой системе растений // Тр. Всесоюз. НИИ удобрений и агропочвовед. 1964б. Вып. 42. С. 24—28.

Тимурджи Г. К. Влияние температуры и влажности почвы на жизнедеятельность клубеньковых бактерий при инокуляции нута // Сб. научно-исследоват. работ Азово-Черноморского с.-х. ин-та. 1940. № 11. С. 75—86.

Титова З. В., Андреев С. С. Изменение фосфорного обмена при пониженной температуре в зоне корней // Сельскохозяйственная биология. 1966. Т. 1. № 6. С. 835—841.

Токин Б. П. Губители микробов — фитонциды. М.: Госкультпросветиздат, 1927 с.

Толмачев И. М., Ясникова О. О. Вплив якості світла на нахождення кальцію в рослину // Доповіді Укр. акад. сільськогоспод. наук. 1960. № 1. С. 14—17.

Тольский А. П. К вопросу о влиянии типа почв на строение корней сосны // Тр. опытного лесничества. 1904. Вып. 2.

Тольский А. П. К вопросу о влиянии t° почвы на развитие корней // Журнал общества агрономов. 1906. Кн. 6. С. 33—744.

Тольский А. П. Материалы по изучению состояния и развития корней у отдельных сосен и в насаждениях Бузулукского бора // Тр. по леснично-опытному делу в России. СПб., 1911. Вып. 32. 39 с.

Топорков С. Г. К биологии озимой пшеницы // Журнал сельское хозяйство и лесоводство. 1899. № 1. С. 1—44.

Трегубов Г. А. Основные выводы из опыта лесокультурных работ на Даль-

нем Востоке //АН СССР. Дальневосточный филиал им. В. Л. Комарова. Владивосток. 1952. Вып. 5. С. 38—43.

Трегубенко М. Я. Динамика накопления крахмала в корнях многолетних бобовых трав в связи с их развитием //Агробиология. 1959. № 6. С. 931—935.

Трескин П. П., Карпов В. Г. Экспериментальные данные о морфогенезе семян дуба черешчатого в биогеоценозах темно-каштановой тайги //Экспериментальное изучение биоценозов тайги. Л.: Наука, 1969. С. 167—202.

Трофимова Т. А., Тютюнников А. И. Ритмичность корневых выделений фосфора и его значение для смешанных посевов //Материалы 1-го Всесоюз. симпозиума по физиолого-биохимическим основам формирования растительных сообществ (фитоценозов). М.: Наука. 1966. С. 81—84.

Трубецкова О. М. Корневая система растений как орган снабжения надземных органов питательными веществами и водой. Теоретические основы регулирования минерального питания растений. Тезисы к совещанию 15—17 дек. 1964 г., М.: Наука. С. 22—24

Трубецкова О. М. Корневая система растений как орган снабжения надземных органов питательными веществами и водой //Физиология растений. 1965. Т. 12. Вып. 5. С. 775—783.

Трубецкова О. М., Шидловская И. Л. Изучение суточной периодичности деятельности корневой системы //Тр. Ин-та физиологии растений им. К. А. Тимирязева М.: Изд-во АН СССР, 1951. Т. 7. Вып. 2. С. 273—290.

Трубецкова О. М., Жирнова И. Г. Суточный ритм подачи калия корневой системой в надземные органы растений //Физиология растений. 1959. Т. 6. Вып. 2. С. 129—137.

Трулевич В. К. Репчатый лук. М.: Сельхозгиз, 1954. 72 с.

Трутон А. Корни травянистых растений, их морфология и взаимоотношения с надземной частью //Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы: (Международ. симп. СССР). Л.: Наука; 1968. С. 215—222

Туева О. Ф. К вопросу об экзосмосе катионов из корневых систем //Известия биологического НИИ при Пермском гос. ун-те. 1926 Т. 4. Вып. 10. С. 489—491.

Туева О. Ф. Изучение зависимости фосфорного обмена и продуктивности растений от азотного режима в опытах с применением P^{32} //Физиология растений. 1960. Вып. 1. С. 3—12.

Туева О. Ф., Самойлова С. А. Последствие фосфатного и азотного голодания на растения //Докл. АН СССР. 1948. Т. 9. Вып. 59. № 3. С. 589—592.

Туликов А. М. Учет органов вегетативного размножения корнеотпрысковых сорняков //Докл. Московск. сельскохозяйственной акад. им. К. А. Тимирязева. 1971. Вып. 175. С. 177—181

Турапов И. И., Джумаев М., Яровенко Г. И. Активность корневой системы тонковолокнистых сортов хлопчатника в зависимости от уровня питания //Тр. ВНИИ хлопководства. 1973. Вып. 24. С. 86—92.

Хагушев Н. А., Хлопенкова З. Ф. Корневая система ореха грецкого в прикубанской плодовой зоне Краснодарского края //Тр. Кубанского с.-х. ин-та 1975. Вып. 3(139). С. 56—65.

Тымчук М. Я. Отборы по корневой системе в первичном семеноводстве озимой пшеницы //Вопросы экологии, растениеводства и селекции полевых культур. Киев: Урожай, 1967. С. 177—181.

Тыртиков А. П. О термотропизме корней в природе //Докл. АН СССР. Новая серия. 1951. Т. 78. № 6. С. 1247—1250.

Тыртиков А. П. Распределение корневых систем деревьев на северном пределе лесов //Вестник Московск. ун-та. 1951. № 10. С. 95—102.

Тюрин И. В. О количественном участии живого вещества в составе органической части почв //Почвоведение. 1946 № 1. С. 11—30.

Тютюнникова А. И., Кремнина А. Н. Ритмичность выделения влаги корнями и ее значение для смешанных посевов //Физиолого-биохимические основы взаимного влияния растений в фитоценозе. М.: Наука, 1966. С. 71—81.

Удовенко Г. В. Влияние калия и хлора на рост, поглощающую способность и синтезирующую деятельность корневых систем //Физиология растений. 1966. Т. 13. № 5. С. 814—818.

Украинский В. Т. Клубеньковые бактерии на корнях бобовых растений //Микробиология. 1954. Т. 23. Вып. 3. С. 291—296.

Унтилова А. И. О причинах изменения формы корневых волосков //Ботанический журнал. 1961. Т. 46. № 3. С. 407—410.

Урманцев Ю. А., Смирнов А. М. О правых и левых корнях у растений //Ботанический журнал. 1962. Т. 47. № 8. С. 1073—1086.

Устинович А. Ф. Влияние уплотненного горизонта почвы на развитие корневой системы хлопчатника //Сов. хлопок. 1937. № 5. С. 12—15.

Утемова Л. Д. О микротрофности некоторых растений юга Красноярского края //Уч. зап. Пермск. гос. пед. ин-та. 1973. Т. 112. С. 94—99.

Федорко А. А. Облеснение намывных кос //Лесное хозяйство. 1960. № 9. С. 37—39.

Федорова И. Т. О зависимости роста и развития надземной и подземной частей песчаной акации //Ботанический журнал. 1968. Т. 53. № 10. С. 1455—1461.

Федоров М. А., Киричников М. Э., Тартющенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Стебель и корень. М.; Л., 1962. 302 с.

Филатов Ф. И. Агробιοлогические основы возделывания многолетних трав на юго-востоке СССР. Саратов, 1951. 280 с.

Филимонова Л. Н. Некоторые вопросы методики отбора зернобобовых культур по мощности развития корневой системы //Докл. ТСХА. Бюл. земледелие и растениевод. 1966. Вып. 126. С. 27—31.

Филимонова Л. Н. О развитии корневой системы зернобобовых культур на подзолистых суглинистых почвах //Известия ТСХА. 1967. Вып. 3. С. 92—104.

Филимонова Л. Н. Влияние плотности почвы на развитие корневой системы и продуктивность люпина узколистного и вики яровой //Докл. Московск. с.-х. акад. им. К. А. Тимирязева. 1973. Вып. 192. С. 61—64.

Филиппова К. Ф., Овчаров К. Е., Колотова С. С. Влияние предпосевного опрыскивания семян микроэлементами (Мо, Со, Си) на развитие ризосферной микрофлоры, образование клубеньков, физиологические процессы и урожай корневых бобов //Теоретические основы регулирования минерального питания растений. (Тезисы к совещанию 15—17 дек. 1964 г.). М.: Наука. С. 156—157.

Хайруллин Я. Х. Динамика накопления корневой массы сельскохозяйственных растений в почве в полевом севообороте //Сб. научно-исследоват. работ Азово-Черноморского ин-та. 1948. № 12. С. 37—50.

Ханбеков И. И., Кулаков Г. И. Рост корневых систем у сеянцев и саженцев сосны крымской (в питомнике: Сев. Кавказ) //Лесн. хоз-во, 1979. № 4. С. 22—23.

Харкевич С. С., Теплицкая Е. В. Биологические и хозяйственные особенности *Scambе cordifolia* Stev. //Ботанический журнал. 1958. Т. 43. № 12. С. 1734—1740.

Хейфец Д. М. Исследование передвижения и накопления фосфора в почве ризосферы //Почвоведение. 1956. № 7. С. 49—58.

Холодный Н. Г. Биологическое значение летучих органических веществ, выделяемых растением //Среди природы и в лаборатории. МОИП. 1949. Т. 15. С. 156—173.

Хрущева Е. П. Влияние почвенных условий на образование микориз у сельскохозяйственных растений //Тр. Горьковск. с.-х. ин-та. 1955. Т. 7. Вып. 1. С. 67—76.

Хрущева Е. П. Развитие микоризы у пшеницы в зависимости от приемов агротехники //Тр. Горьковск. с.-х. ин-та. 1958. Т. 9. С. 5—15

Хрущева Е. П. Условия, благоприятствующие образованию микоризы кукурузы //Агробιοлогия. 1960. № 4. С. 588—593.

Хрущева Е. П. О некоторых морфологических особенностях микоризы кукурузы //Агробιοлогия. 1961. № 4. С. 595—598.

Хуан Хун-Шу. Использование различных источников азота изолированными корнями люцерны в стерильной культуре: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1962. 21 с.

Худяков Я. П. Роль микоризных грибов в питании микотрофных растений //Роль микроорганизмов в питании растений. М., 1953. С. 28—37.

Худяков Я. П., Возняковская Ю. М. Микрофлора корней пшеницы и некоторые ее свойства //Микробиология. Т. 25. Вып. 2. 1956. С. 184—190.

Цветков В. К. вопросу о рыхлениях междурядий сахарной свеклы //Химизация соц. землед. 1937. № 6. С. 82—91.

Цветкова И. В., Воронина И. И. Влияние суховея на синтетическую деятельность корневой системы//Физиологическая устойчивость растений. М.: Изд-во АН СССР, 1960. С. 593—596.

Цивинский В. И. К изучению морфологии и физиологии корневой системы хлопчатника. Москва; Ташкент: Саогиз, 1933. С. 46.

Цыганков И. Г. Особенности развития корневой системы яровой пшеницы //Сельскохозяйственная биология. 1970. Т. 5. № 3. С. 337—340.

Чайлахян М. Х. О роли корней в фотопериодической реакции растений //Докл. АН СССР. Т. 72. 1950. № 2. С. 201—204.

Чайлахян М. Х. Основные закономерности онтогенеза высших растений. М.: Изд-во АН СССР, 1958. 79 с.

Чайлахян М. Х. Повесть о гиббереллинах растений. М: Знание, 1963. 48 с.

Чайлахян М. Х., Турецкая Р. Х. Краткие методические указания по применению синтетических веществ при укоренении черенков. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1942. 30 с.

Чайлахян М. Х., Меграбян А. А. Влияние корневых выделений бобовых растений на рост клубеньковых бактерий //Известия АН АрмССР. Биологические и сельскохозяйственные науки. 1958. Т. 11. № 8. С. 3—12.

Чернобровенко С. Н. Биологическая роль растительных выделений и межвидовые взаимоотношения в смешанных посевах. М.: Советская наука, 1956. 194 с

Чешко В. А. Корненаправляющее щелевание междурядий //Картофель. 1957. № 3. С. 14—16.

Чижов Б. А. Работы агрохимической лаборатории за 1925—1926 гг. //Краткий отчет о работах отдела плодводства за 1925 и 1926 гг. Саратовск. с.-х. опытной станции. Саратов, 1927. С. 86—121.

Чижов Б. А. Особенности развития и распределения корневых систем культурных растений в темно-каштановой и солонцовой почве //Тр. Ин-та засухи. 1931. Т. 1. Вып. 2. С. 5—94.

Чижов Б. А. Использование пшеницей питательных веществ из сухой почвы //Соц. зерновое хозяйство (Тр. Саратовск. с.-х. ин-та). 1940. № 4(9). С. 27—43.

Чириков Ф. В. Несколько данных по вопросу о растворяющей способности корней высших растений //Журнал опытной агрономии 1916. Т. 17. Кн. 3. С. 289.

Чириков Ф. В. Обеспеченность овса азотом и зольными элементами в связи с числом узловых корней //Научно-агрономический журнал. 1928. № 12. С. 843—845.

Чириков Ф. В., Гусев Е. П. Вторичные корни злаков //Зап. Воронежск. с.-х. ин-та. 1927. Т. 7. С. 109—121.

Чирикова Т. В. Пути обеспечения корневых систем кислородом //Сельскохозяйственная биология. 1968. Т. 3. № 3. С. 350—355.

Чкуасели Т. Я., Беридзе А. Г. О выделении различных веществ из корневой системы виноградной лозы //Сообщения АН ГрузССР. 1966. Т. 42. № 3. С. 707—711.

Чкуасели Т. Я. Физиология корневого питания виноградной лозы: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Тбилиси. 1966. 60 с.

Шаин С. С., Кашманова В. М., Мельникова Н. А., Котова А. В. Взаимоотношение кормовых растений при использовании питательных веществ //Наука и перодовый опыт в сельском хозяйстве. 1957. № 2. С. 47—50.

Шаин С. С., Кашманова В. М. Роль проникающих в подпочву корней многолетних трав //Земледелие. 1959. № 11. С. 56—61.

Шалыт М. С. Подземная часть некоторых луговых, степных и пустынных растений и фитоценозов. Часть 1. Травянистые и полукустарниковые растения и фитоценозы лесной (луга) и степной зоны //Тр. Ботанич. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. Серия 3. (Геоботаника). 1950. Вып. 6. С. 205—442.

Шалыт М. С. Подземная часть некоторых луговых, степных и пустынных растений и фитоценозов. Часть 2. Травянистые, полукустарниковые растения и фитоценозы пустынной зоны //Тр. Ботанич. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. Геоботаника. 1952. Вып. 8. С. 71—139.

Шалыт М. С. Эфемерные корни и их значение // Труды Первой научной и научно-методической конф. преподавателей биологических, сельскохозяйственных и химических дисциплин и методики преподавания их в пед. ин-тах УССР. Симферополь, 1960. С. 49—94.

Шалыт М. С., Қалмыкова А. А. Корневая система растений в основных почвенных типах Украины // Ботанический журнал СССР. 1935. Т. 20. № 4. С. 357—410.

Шалыт М. С., Соколов Н. М. Ежовник безлистный, или удьрук (*Anabasis arhylla* L.), в Туркмении // АН СССР. Туркменский филиал. 1944. Вып. 5. Ашхабад. С. 164—185.

Шварцман С. Р. Микоризы травянистых и древесных растений, произрастающих и культивируемых в песках «Большие Барсуки» // Тр. конф. по микотрофии растений. М., 1955. С. 222—226.

Швыряева А. М. Эволюция растительного покрова темноцветных западин в двухшхвенном комплексе // Сов. ботаника. 1939. № 2. С. 20—28.

Шевелев И. Н. Биологические особенности развития корневой системы суданской травы // Известия Восточностепной обл. сельскохозяйственной опытной станции УССР отдельных сорных растений. Днепропетровск. 1927. № 34. С. 21—25.

Шевелев И. Н. Морфологические и биологические особенности развития корневых систем культурных и сорных растений степной полосы Украины // Всесоюз. съезд ботаников. Секция 7. Прикладная ботаника. Л., 1928. С. 319—321.

Шевелев И. Н. Сорные растения и борьба с ними. М.; Л.: Сельхозгиз, 1932. 91 с.

Шевченко А. Г., Казаков А. А. Влияние удобрений на образование вторичных корней, а также на продуктивность озимых и ранних яровых хлебов // Тр. Харьковск. с.-х. ин-та. 1969. Т. 74. С. 73—79.

Шелонина И. М. Влияние бактериальных удобрений на процесс микоризообразования кукурузы // Кукуруза. 1959. № 11. С. 42—43.

Шемаханова Н. М. Микотрофия растений // Вестник АН СССР. 1954. № 3. С. 86—88.

Шемякина А. Ф. Формирование корневой системы озимой пшеницы в зависимости от обработки почвы и внесения удобрений // Докл. ТСХА. 1957. Вып. 28. С. 165—170.

Шенников А. П. Дарвинизм и фитоценология // Сов. ботаника. 1938. № 3. С. 5—18.

Шенников А. П. Экология растений. М.; Л.: Советская наука, 1950. 376 с.

Шиманюк А. П. Строение корневых систем сосны в лесах Подмосквья // Тр. Ин-та леса АН СССР. 1950. Т. 3. С. 225—292.

Шитт П. Г. Учение о росте и развитии плодовых и ягодных растений. М.: Сельхозгиз, 1958. 447 с.

Сихова М. В. Корневая система растительности солонцовых комплексов // Почвоведение. 1940. № 12. С. 3—19.

Шишков Н. И. Срастание корней ели и практическое значение этого фактора // Тр. Ленингр. лесотехнической акад. им. С. М. Кирова. Л., 1948. № 63. С. 143—146.

Шкварук Н. М. Развитие корневой системы овощных культур в зависимости от почвенной среды // Сборник научных тр. Уманск. с.-х. ин-та. Киев. 1960. Вып. 12. С. 215—239.

Шкварук Н. М., Хомчак М. Е. Рост корней основных овощных культур // Корневая система и продуктивность сельскохозяйственных культур. (Сборник научных трудов Уманск. с.-х. ин-та). Киев. 1967. С. 191—193.

Школьник М. Я. Значение микроэлементов в жизни растений и земледелии. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1950. 512 с.

Шмук А. А., Смирнов А. И., Ильин Г. С. Образование никотина в растениях привитых на табаке // Докл. АН СССР. 1941. Т. 32. № 5. С. 365—368.

Шредер Р. Р. Культура хлопчатника в Средней Азии. М., 1925.

Штина Э. А. Влияние почвенных водорослей на рост и урожай сельскохозяйственных растений // Тр. Кировск. с.-х. ин-та. 1956. Т. 11. Вып. 23. С. 33—40.

Шулов И. С. Исследование в области физиологии питания высших растений

при помощи методов изолированного питания и стерильных культур. М., 1913. 213 с.

Шумаков В. С. Форма корневой системы дуба в связи с условиями произрастания // Лесное хозяйство. 1949. № 9. С. 6—12.

Шумейко А. И. Морфологические особенности стебля и корня яровой пшеницы в связи с полеганием в условиях орошения // Известия Куйбышевск. с.-х. ин-та. 1969/1970. Т. 26. № 1. С. 25—34.

Шушак Д. Влияние электрического состояния растений на поглощение ими питательных веществ из растворов // Опытная агрономия. 1915. Т. 16. Кн. 4.

Шербинина И. И. Распределение корневых систем в эфемероидно-итсигеково-пыльном и бюргуновом сообществах // Биоэкологич. основы использования и улучшения пастбищ Северного Приаралья. Алма-Ата: Наука, 1968. С. 59—72.

Эдельштейн В. И. Овощеводство. М.: Сельхозиздат. 1962. 440 с.

Эсау К. Анатомия растений. М.: Мир, 1965. 379 с.

Эсау К. Анатомия растений. М.: Мир, 1969. 564 с.

Эситашвили Г. Л. К вопросам биологии, семеноводства и селекции бахчевых культур (на материале культуры арбуза и дыни в Грузии): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Тбилиси, 1953. 32 с.

Эситашвили Г. Л. О биологии, агротехнике, селекции и семеноводстве арбуза и дыни. Тбилиси, 1956.

Яковлев М. С. Структура эндосперма и зародыша злаков как систематический признак // Тр. БИН им. В. Л. Комарова. 1950. Вып. 1. Серия 7. Морфология и анатомия растений. С. 121—218.

Яковлев И. И. Наблюдения над развитием корневой системы у суданской травы, сорго и кукурузы в 1926 г. // Отчет Красногвардейской с.-х. опытной станции за 1923—1924 гг. 1926. № 1.

Якушев Б. И. Поглощительная способность физиологически активной поверхности корней растений // Докл. АН СССР. 1969а. Т. 13. № 3. С. 275—278.

Якушев Б. И. Поглощающая поверхность корневых систем растений как один из показателей их конкурентной способности // Материалы первого межвузовского совещания по вопросам агрофитоценологии. Казань, 1969б. С. 56—51.

Ярошенко Г. Д. Тракантовый тип сокращения корней растений // Ботанический журнал СССР. 1945. Т. 30. № 3. С. 115—123.

Яценко Г. К., Данильчук П. В. Вынос азота, фосфора и калия растениями озимой пшеницы и ячменя в отдельные фазы вегетации // Научно-технич. бюл. Селекционно-генетич. ин-та. 1972. Вып. 20. С. 66—71.

Ячевский А. А. Основы микологии. М., 1933. 1036 с.

Albu N., Kovacs A., Sparchez C. Noi contributii la studierea sistemului radicular la citeva graminee perene // Studia Univ Babes-Bolyai. Ser. biol. 1969. V. 14. No 2. S. 91—96.

Ahlgren H. L., Aamody O. S. Harmful root interactions as a possible explanation for effects noted between various species of grasses and legumes // Journal of the American Society of Agronomy. Geneva, 1939. V. 31. No 11. P. 982—985.

Armstrong W. Rhizosphere oxidation in rice other species: a mathematical model based on the oxygen flux component // Physiol. plant. 1970. V. 23. No 3. P. 623—630.

Asai T. Über das Vorkommen und die Bedeutung der Wurrelpilze in den Landpflanzen // Japan Bot. 1934. No 7. P. 17—19.

Asby G. Development of root buds in *Cnidium dubium* and some other herbaceous plants // Bot. tidsskr. 1973. V. 68. No 1. P. 30—40.

Adkinson D., Wilson S. A. The growth and distribution of fruit tree: some consequences for nutrient uptake // Mineral Nutrition of Fruit Trees. Symp. Canterbury. 1979. P. 173—179.

Attims V., Cremers G. Les radicules capillaires des paletuviers dans une mangrove de Côte d'Ivoire // Adansonia. 1967. V. 7. No 4. P. 547—551.

Balasa M., Chilom P. Cercetari privind eiterea de rădăcini adventive de către plantele de tomate // Bul. stiint. Univ. Craiova. 1968. V. 10. P. 483—492.

Bartlett R. J. Iron oxidation proximate to plant root // Soil Sci. 1961. V. 92. No 6. P. 372—379.

- Basset D. M., Stockton J. R., Dickens W. L.* Root growth of cotton as measured by P³² uptake //Agron. J. 1970. No 62. P. 200—203.
- Beardsley G. F., Cannon W. A.* Note on the effects of a mudflow at Mt. Shasta on the vegetation //Ecology. 1930. V. 11. P. 326—336.
- Becking J. H.* Plant-endophyte symbiosis in non-leguminous plants //Plant and soil. 1970. V. 32. N 3. P. 611—654.
- Beevers H.* 2,4-Dinitrophenol and plant respiration //Amer. Jour. Bot. 1953. V. 40. P. 91—96.
- Belford D. S., Preston R. D.* The structure and growth of hairs //J. Exptl. Bot. 1961. V. 12. No 34. P. 157—168.
- Bergmann W.* Über den Einfluß von Umweltfaktoren auf Wurzelwachstum und Ernteertrag //Die Deutsche Landwirtschaft. 1954. Lg. 5. Hf. 5. S. 259—264.
- Bertholdet J.* Anatomic et ontogenic du quelques plantales impatiens scabrida D. C. //Bull. Soc. Bot. France. 1961. C. 40. V. 108. P. 5—6.
- Bhatti A. S., Lonegaran J. F.* The effect of early superphosphate toxicity on the subsequent growth of wheat //Austral. J. Agr. Res. 1970. V. 21, No 6. P. 881—892.
- Bhoiwani S. S., Johri B. M.* Aerial roots and haustorial system in a leafy mistletoe; *Scurrula pulverulenta* //Bietr. Biol. Pflanz, 1977. 53. No 3. P. 343—351.
- Bialobloaky F.* Über den Einfluß der Bodenwärme auf die Entwicklung einiger kulturpflanzen //Die Landwirtsch. 1871. Bd XIII S 87
- Björkman E.* Mycorrhiza and tree nutrition in poor forest soils //Stud. forest. suec. 1970. No 83. P. 24.
- Blanchard F. A., Diller V. M.* Uptake of careomycin through the roots of *Phaseolus lunatus*. American Journal of Botany. Baltimore. Md. 1951. V. 38. No 2. P. 111—112.
- Bogaz G. D., Smith F. H.* Anatomy of seedlthy roots of *Preudotsuga menziesii* //Amer. Journ. Bot. 1965. V. 52. No 7. P. 720—729.
- Bonner J.* Thiamin (vitamin B₁) and the growth of roots: the relation of chemical atructure to physiological activity //American Journal of Botany. 1938. V. 25. No 7. P. 543—549.
- Bonner J.* On the growth factor requirements of isolated roots. American Journal of Botany. 1940. V. 27. No 8. P. 692—701.
- Bose R. D., Joglekar R. G.* Studies in Indian Pulses. 6. The root systems of green and black grams //The Indian Journal of Agric. Science. 1935. V. 3. No 6. P. 1045—1056.
- Boynton D.* Soils in relation to fruit growing in New York. 14 Tree behavior on important soil profiles in the Finger Lakes area //Cornell Univ. Agric. Exp. Station. 1938. Bull. 711. P. 1—21.
- Bower F. O.* The ferns (Filicales), 1-III. Cambridge, 1923—1928. P. 3—110
- Bray R. A.* The effect of creeping-rootedness on survival in lucerne //J. Austral. Inst. Agric. Sci. 1967. V. 33. No 1. P. 46—47.
- Breazeale J. E.* Maintenance of moisture equilibrium and nutrition of plants at and belowrhe wilting percentage. //Arizona Agric. Exp-Sta. Techn. Bull., 29. 137—177. (Zit n. Veihmeyer, 1956, S. 113).
- Briggs G. E., Robertson R. N.* New Phytologist, 1948. No 47. P. 265.
- Briggs G. E., Robertson R. N.* Apparent free space //Ann. Rev. Plant Physiol. 1957. V. 8. P. 11—30.
- Briggs G. E.* The accumulation of electrolytes in plant cells a suggested mechanism.-Pros. Roy. Soc. London. 1930. Ser. B. V. 6. P. 248.
- Browner R.* Some aspects of the equilibrium between overground and under-ground plant parts. Jaarb. I. B. S. (Wageningen). 1963. P. 31—39.
- Brown H. B., Simon E. C., Smith A. K.* Cotton root development in certain South Louisiana soils //Louisiana Agric. Exp. Station. 1932 Bull. 232 P. 3—24.
- Brown N. J., Fountaine E. R., Holden M. R.* The oygen requirement of crop roots and soils under near field conditions //J. Agric. Sci. 1965. V. 64. No 2. P. 195—203.
- Bryan G. S.* Fascicled roots of *Cycas revoluta* //American Journal of Botany. 1936 V. 23. No 5. P. 334—335.

- Burrows C. J.* The root habit of some New Zealand plants // *Fuatara*. 1963. V. 11. No 2. P. 78—80.
- McCall M. A.* Development anatomy and homologies in whet // *Jour. Ags. Res.* 1934. V. 48. P. 283—321.
- Caldwell J. S.* The relation of environmental conditions to the phenomenon of permanent wilting in plants // *Physiol. Researches*. 1913. V. 1. P. 1—56.
- Cannon W. A.* Roots habits of desert plants // *Cornegy inst. Publ.*, n 131 1911. P. 10—16.
- Cannon W. A.* Reaction of roots of species with dissimilar habitats to different amounts of carbon dioxide in the soil // *Carneg. Inst. Wash. Year Book*, 1919. V. 18. P. 114—120.
- Cannon W. A.* Absorption of oxygen by roots when the shoot is in darkness or in light // *Plant Physiologie*. 1932. V. 7. No 4. P. 673—684.
- Cannon W. A.* A note on the grouping of lateral roots // *Ecology*. 1954. V. 35. No 2 P. 293—295.
- Cannon W. A.* A tentative classification of root systems // *Ecology*. 1949. V. 39. No 4. P. 33—36.
- Cartwright B., Hallsworth E. G.* Effects of copper deficiency on root nodules of subterranean clover // *Plant and Soil*. 1970. V. 33. No 3. P. 685—698.
- Chang N. T., Loomis W. E.* Effects of CO₂ on absorption of water and nutrients by roots // *Plant physiol* 1945. V. 20. No 2. P. 221—232.
- Clarkson D. T.* Ion Transport and Cell Structure in Plants // *McGraw—Hill*. London. 1974. P. 3—115.
- Cocking E. C.* Action of growth substances chelating agents and antibiotics on isolated root protoplasts // *Nature*. London, 1962. V. 193. No 4819. P. 114—115.
- Collander R.* The permeability of plant protoplasts to non-electrolytes. The properties and functions of membranes, Natural and artificial // *Trans. Faraday Soc.* London. 1937. V. 33. P. 985—990.
- Collander R.* Permeabilitätsstudium on Characeen. III. Die Aufnahme und Abgabe von Rationen // *Protoplasma*. 1939. V. 33. P. 215.
- Collings G. H., Warner S. D.* Root development of cotton on Cecil sandy loam during 1926 // *Journal of the American Society of Agronomy*. 1927. V. 19. No 9. P. 839—842.
- Cormack R. G. H.* Investigations on the development of root hairs // *New Phytologist*. London, 1935. V. 34. No 1. P. 30—54.
- Crafts A. S., Broyer T. C.* Migration of salts and water into xylem of the roots of higher plants // *Amer. J. Bot.* 1938. V. 25. No 7. P. 22—25.
- Crist J., Weaver J.* Absorption of nutrients from subsoil in relation to crop field // *Bot. Gaz.* 1924. No 77. P. 44—48.
- Daubenmire R. F.* Some ecologic features of the subterranean organs of alpine plants // *Ecology*. 1941. V. 22. No 4. P. 370—378.
- Davis R. M., Lingle J. C.* Basis of shoot response to root temperature in tomato // *Plant Physiology*. 1961. V. 36. No 2. P. 153—162.
- Davis B. M.* Root development of lucerne // *New Zealand. Jour. Agric.* 1924. V. 28. P. 179—180.
- Davies J., Briaty L. G., Relley J.* Observation on the swollen lateral roots of the Cyperaceae // *New Phytol.* 1973. V. 72. No 1. P. 167—174.
- Debraux G.* Influence de diverses substances dissoutes sur la morphologie et la biologie des poils radicaux // *Revue Generale de Botanique*. Paris, 1938. T. 50. No 595. P. 378—396.
- Devaux H.* Dünne Lamellen und ihre Physikalische Eigenschaften // *Kolloid Z.* 1932. Bd. 59. S. 129.
- Dittmer H. J.* A quantitative study of the roots and root hairs of a winter rye plant (*Secale cereale*) // *American Journal of Botany*. 1937. V. 24. No. 7. P. 417—420.
- Dittmer H. J.* A quantitative study of the subterranean members of soybean 8 Soil Conservation. Washington, 1940. V. 6. No 2. P. 33—34.
- Dittmer H. J.* A study of the root systems of certain sand dune plants in New Mexico // *Ecology*, Durham. N. C. 1959. V. 40. No 2. P. 265—273.

Domsch K. H. Microbial stimulation and inhibition of plant growth //Trans 9 Int. Cong. Soil. Sci. 1969. V. 3. P. 455—463.

Doroszinskij L. M. A lucerna és csillagfürt gyökérgumóiban élő baktériumok által megkötött nitrogén mennyisége //Agrokém. és talaj. 1969. V. 18. No 1. P. 3—10.

Drew M. C., Nye P. H. The supply of nutrient ions by diffusion to plant roots in soil. II. The effect of root hairs on the uptake of potassium by roots of ryegrass (*Lolium multiflorum*) //Pl. Soil. 1969. V. 31. P. 407—424.

Dubey H. D., Woodbury R., Rodriguez R. L. New records of tropical legume nodulation //Bot. Gaz. 1972. V. 133. No 1. P. 35—38.

Duchaigne A., Frédon J. J. Histogenèse, histolyse et métamorphoses dans le tubercule du radis //Compt. rend. 86 Congr. nat. Soc. savantes. Paris et départ. Sec. sci. Montpellier, 1961. Colloque sur jus raisin en biol. et thérap. Paris, 1962. P. 551—559.

Duncan W. G., Ohltrogge A. J. Principles of nutrient uptake from fertilizer bands II. Root development in the band //Agronomy Journal. 1958. V. 50. No 10. P. 605—608.

Dutrochet M. H. Mémoires pour servir à l'histoire anatomique et physiologique des végétaux et animaux. Paris, 1937. P. 11—18.

Eltinge E. T., Reed H. S. The effect of zinc deficiency upon the root of *Lycopersicon esculentum*. //American Journal of Botany. 1940. V. 27. No 5. P. 331—335.

Emberger F. Tige, racine, Feuille et la phylogénie chez le végét //Année biol. 3 sér. 1952. V. 28. P. 241—244.

Epstein E. Passive permeation and active transport of ions in plant roots //Plant Physiology. 1955. V. 30. No 6. P. 529—535.

Epstein E. Calciumlithium competition in absorption by plant roots //Nature (Engl.). 1960. V. 185. No 4714. P. 705—706.

Epstein E. Mechanism of ion absorption by roots //Nature. 1953. V. 171. P. 83.

Epstein E., Hagen C. E. A kinetic study of the absorption of alkali cations by barley roots //Plant Physiol. 1952. V. 27. No 3. P. 529—535.

Epstein E., Leggett J. The absorption of alkaline earth cations by barley roots: kinetics and mechanism //Amer. J. Bot. 1954. V. 41. No 10. P. 321—329.

Esau K. Developmental anatomy of the fleshy storage organ of *Daucus carota*. Hildgardia, 1940. V. 13. P. 175—226.

Evans P. S. Root growth of *Lolium perenne* L. II. Effects of defoliation and shading //N. Z. J. Agr. Res. 1971. V. 14. No 3. P. 552—562.

Fehrenbacher J. B., Rust R. H. Corn root penetration in soils derived from various textures of Wisconsin glacial till //Soil sci. Baltimore. Md. 1956. V. 82. No 5. P. 369—378.

Fernandez O. A., Caldwell M. M. Phenology and dynamics of root growth of three cool semi-desert shrubs under field conditions //J. Ecol. 1975. V. 63. No 2. P. 703—714.

Foy C. D., Burns G. R., Brown J. P., Fleming A. L. Differential tolerance of wheat varieties associated with planting-induced pH changes around their roots //Soil Sci. Soc. America Proc. 1965. V. 29. No 1. P. 64—67.

Frank B. Über Ursprung und Schicksal der Salpetersäure in der Pflanze //Berl. Dtsch. Ges. 1887. V. 5. S. 472—487.

Free E. E. The Effect of aeration on the growth of buckwheat in water cultures //Johns. Hopk. Univ. Circ., Plant. Phyc. 1917. P. 198—199.

Fujii T. Journal of the Horticultural Association of Japan, Tokyo, 1955, vol. 24, No 3. P. 160—164.

Furman T. E. The nodular Mycorrhizae of *Podocarpus rospigliosii* //Amer. J. Bot. 1970. V. 57. No 8. P. 910—915.

Gurrigues R., Buu-Hoi N. P. Action de la parabenzquinone sur les racines d'*Allium cepa* P. //Compt. rend. Sor. biol. 1953. V. 147. No 11—12. P. 263—265.

Geisler G. Die Wirkung der Kohlensäurekonzentration ($\text{CO}_2 + \text{HCO}_3$) im Bereich niedriger Sauerstoffkonzentrationen (O_2) in der Bodenluft auf das Spross und

Wurzelwachstum von Kulturpflanzen //Z. Acker und Pflanzenbau. 1969. V. 130. No 1. S. 1—15.

Gerike S. Deutsch Landw //Presse. 66. 1939. P. 435.

Ghildya B. P., Satyanarayana T. Influence of soil compaction on shoot root growth of rice (*Oryza sativa*) //Indian J Agron. 1969. V. 14. No 2. P. 187—192.

Gibson A. H. Root temperature and symbiotic nitrogen fixation //Nature. London, 1961. V. 191. No 4793. P. 1080—1081.

Gile P. L., Carrero S. O. Absorption of nutrients as affected by the number of roots supplied with the nutrient //Journal of Agric. Research 1917. V. 9. No 3. P. 73—95.

Gingrich J. R., Russell M. B. Effect of soil moisture tension and oxygen concentration on the growth of corn roots //Agronomy Journal. 1956. V. 48. No 11. P. 517—520.

Goedewaagen M. A. J. Das Wurzelsystem der Getreidepflanzen bei ungleicher Verteilung der Nährstoffe in Boden //Die Phosphorsäure. Berlin, 1933. Bd. 3. Hf. 11—12. S. 688—711

Goldberg E. Root and shoot production induced in cabbage by Beta indoleacetic acid //Science. 1938. V. 87. No 2266. P. 511—512.

Gracza P. Origination of lateral roots on sprouting plants of *Ricinus communis* L. //Acta agron. Acad. scient. Hung. 1970. V. 19. No 1—2. P. 173—177.

Grilli M., Trabucchi B. Osservazioni sulle strutture e le infrastrutture delle cellule dei tubercoli radicali di *Cycas revoluta* //Ann. fac. agrar. 1963 V. 3. No 3. P. 467—481

Guttenberg H. Der primäre Ban der Gymnospermen Wurzeln. Berlin, Borntraeger, 1940. 369 S.

Guttenberg H. Die physiologischen Scheiden //Linsbauer's Handbuch d. Pfl. Anat., 1. Abt., 2. Teil 1943. 5. Bd. S. 111—116

Haberlandt G. Physiologische Pflanzenanatomie 1909. 4. Aufl. 1924. 6. Aufl. S. 210—215.

Hackett C. A. A study of the root system of barley. I: Effects of nutrition on two varieties //New Phytologist, 1968 V. 67. No 2. P. 287—299.

Hagen C. E., Leggett J. E., Jackson P. C. The sites of orthophosphate uptake by barley roots //Proc. Nat. Acad. Sci. 1957. V. 43. P. 496—596.

Hardy E. A. Tillage in relation to weed root systems //Agricultural Engineering, 1938. V. 19. No 10. P. 435—438.

Harris F. S. The effect of moisture, plant food and age on the ratio of tops to roots in plants //Journ. Americ. Soc. Agron. 1914. V. 6. P. 65—75.

Harris J. P. Amiko acida as nitrogen sources for the growth of excised roots of red clover //New Phytologist, 1959. V. 58. P. 330—344.

Harris D. G., Bavel C. H. M. Nutrient uptake and chemical composition of tobacco plants as affected by the composition of the root atmosphere //Agr. Jarm. 1975. V. 49. No 4. P. 176—181.

Harris D. G., Bavel C. H. M. von Growth, field and water absorption of tobacco plants as affected by the composition of the root atmosphere //Agronomy Journal. 1957. V. 49. No 1. P. 11—14.

Harley J. Ecological observations on the mycorrhiza of Beech //Sourn. Ecol. 1937. V. 25. P. 421—423.

Harley J. L. The Biology of Micorrhiza Leonard Hill. London, 1969. 345 p.

Halton R. G., Grubb N. H., Amos J. Some factors influencing root development //East Malling (Kent) Research Sta Ann Rpt. 1923. P. 110—119

Hayward H. E. Device for measuring entry of water into roots //Bot. Gaz. 1942. V. 104. P. 203—205.

Hayward H. E., Long E. M. The anatomy of the seedling and roots of the Valencia orange //U. S. Dpt. Agr., Techn. Bull. 1942. V. 786. P. 56—59.

Henderson L. Relation between root respiration and absorption //Plant Physiol. 1934. 4. P. 283—300.

Hiltner L. Über neuere Ertragungen und Problems auf dem Gebiete der Bodenbakteriologie und besonderes Berücksichtigung der Gründung und Brache. 1904. S. 200—215.

Hirose S. Goto J. Node of absorption of urea by rice seedlings // *Soil Sci. and Plant. Nutrit.* 1961. V. 32. No 5. P. 110—119.

Hoagland D. R., Martin J. C. Absorption of potassium by plants in relation to replaceable, non-replaceable, and soil solution potassium // *Soil. Sci.* 1933. V. 36. P. 1—33.

Hoagland D. R., Broyer T. C. General nature and the process of salt accumulation by roots with description of experimental methods // *Plant Physiol.* 1936. V. 11. P. 471—507.

Hope A. B., Stevens P. G. Electrical potential differences in bean roots and their relation to salt uptake // *Aust. Journ. Sci. Res.* 1952. No 1. P. 335—343.

Hopkins H. T. Absorption of ionic species of orthophosphate by barley roots: effects of 2,4-dinitrophenol and oxygen tension // *Plant Physiology.* 1956. V. 31. No 2. P. 155—161.

Hopkins H. T., Specht A. W., Hendricks S. B. Growth and nutrient accumulation as controlled by oxygen supply to plant roots // *Plant physiol.* 1950. V. 25. No 2. P. 193—209.

Hösäus D. C. Über das Verhältniss der Wurzeln zu den oberirdischen Pflanzennorganen // *Fühl. Landw. Ztg.* 1872. N. F. 9. P. 29—37.

Humphries E. C. Effects of quality of light on development of roots and awarf bean hypocotyls in presence and absence of boron // *Nature.* London, 1961. V. 190. No 4777. P. 701—703.

Hyilmö B. Transpiration and ion absorption // *Physiol. Plantarum.* 1953. V. 6. No 2. P. 333—405.

Hyilmö B. Passive components in the ion absorption of the plant. 1. The zonal ion and water absorption in Brouwer's experiments // *Physiol Plantarum.* 1955. 8. 2. P. 433—449.

Jackson P. C., Hendriks S. B., Vasta B. M. Phosphorylation by barley root mitochondria and phosphate absorption by barley roots // *Plant Physiology.* 1962. V. 37. No 1. P. 8—16.

Jacob W. C., White-Stevens R. H. Rot distribution of various vegetable crop plant in relation to method of cultivation // *Proceed. of the Americ. Soc for Hortic. Science, Geneva, N. Y., 1940.* V. 37. P. 717.

Jacobson L., Ordin L. Organic acid metabolism and ion absorption in roots // *Plant Physiology.* 1954. V. 29. No 1. P. 70—75.

Jacobson L., Overstreet R. A study of the mechanism of ion absorption by plant roots using radioactive elements // *Amer. Journ. Bot.* 1947. V. 34. P. 415—420.

Jacobson L., Overstreet R., King H. M., Handley R. A study of potassium absorption by barley root // *Pl Physiol.* 1950. V. 25. P. 639—647.

Jean F. C., Weaver J. E. Root behavior and crop field under irrigation, // *Carnegie Inst. of Washington.* 1924. No 357. P. 1—66.

Jenny H., Overstreet R. Cation interchange between plant roots and soil colloids // *Soil. Science.* 1939. V. 47. No 4. P. 257—272.

Jenny H. A simple Kinetic theory of ionic exchange // *S. Phys. Chem.* 1936. No 40.

Jenik J. Root system of tropical trees 6. The aerial roots of *Entandrophragma angolense* (Welw.) «*Preslia*», 1971a. V. 43. No 1. P. 331—335.

Jenik J. Root system of tropical trees 7. The facultative peg—roots of *Anthocleista nobilis*. «*Preslia*». 1971b. V. 43. No 2. P. 97—104.

Jenik J., Kubikova J. Root system of tropical trees 3. The heterorhizis of *Aeschynomene elaphroxylon* (Guill. et Perr.) «*Preslia*», 1969. V. 41. No 3. P. 220—226.

Jeffrey D. W. Phosphate nutrition of Australian heath plants. I. The importance proteoid roots in *Banksia* (Proteaceae) // *Austral. J. Bot.* 1967. V. 15. No 3. P. 403—441.

Jones F. R. Winten injury to alfalfa // *Jour. Agr. Res.* 1928. V. 37. P. 189—211.

Kandler O. Untersuchungen über die Wirkung von 2,4-dichlorphoxyessigsäure, α -naphthylsigsäure, natriumflurid und vitamin B, auf den Stoffwechsel in vitro kultivierter maiswurzeln // *Planta.* 1953. V. 42. No 4. P. 303—348.

Katayama Tadao. C. Anatomy of the root of *Oryza sativa* with emphasis on development processes //Seiken ziho, Rept, Kihara Inst. Biol. Res. 1966. No 18. P. 6—22.

Kiesselbach T. A. Transpiration experiments with conr plant //In Nebr. Agr. Exp. Sta. 23d. Ann. Rpt. (1909), 1910. P. 125—139.

Knobloch I. W. Developmental anatomy of Chicory //The root. Phytomorphology. 1954. No 4. P. 47—54.

Kramer P. J. The relation between rate of transpiration and rate of absorption of water in planta //Amer. Jour. of Botany. 1937. V. 24. P. 10—15.

Kramer P. J. Root resistance as a cause of the absorption lag //American Journal of Botany. 1938. V. 25. No 2. P. 110—113.

Kroemer K. Wurzelhaut, Hypodermis u Endodermis d. Angiospermenwurzel //Bibliotheca Botanica. 1903 V. 12 No 59. P. 301—304.

Kramer P. Y. Absorption of water through suberized roots of trees //Plant Physiol. 1946. V. 21. No 1. P. 433—438.

Kroemer K. Beobachtungen über die Wurdent—Wicklung der Lemüsepflanzen //Landw. Jahrb. 1918. V. 51. No 4/5. S. 731—746.

Koronowski P. Morphologische Veränderungen an Mais und anderen Getreidearten bei Bormangel //Z. Pflanzenernähr. Düng., Bodenkunde. 1961. V. 94. No 1. P. 25—39.

Kutshera L. Wurzelatlas mitteleuropäischer Ackerunkräuter und Kulturflanzen. Frankfurt/Main. DLC. — Verl. GmbH, 1960. XVI. 576 S.

Lamont B. The biology of dauciform roots in th sedge *Cyanthochaete avenacea* //New Phytol. 1974. V. 73. No 5. P. 985—996.

Lamont B., Lange J. Stalagmigorm roots in limestone caves //New Phytol. 1976. V. 76. No 2. P. 353—360.

Lee C. I., Hackett W. P. Root regeneration of transplanted *Pistacia chinensis* Bunge seedling at different growth stages //Amer. Soc. Hortic. Sci. 1976. V. 101 No 3. P. 236—240.

Lee C. I., Paul J. L., Hackett W. P. Effect of Ca saturation and air filled porosity of sphagnum peat on root regeneration of *Pistacia chinensis* Bunge and *Liquidambar styraciflua* L. //J. Amer. Soc. Hortic. Sci. 1976. V. 101. No 3. P. 233—236.

Lees R. D. Root development in wheat //Agric. Gas. N. S. Wales. 1924. V. 35. No 9. P. 609—612.

Lee H. M. Studies of the family Proteaceae. II. Further observations on the root morphology of some Australian genera //Proc. Roy. Soc. Victoria 1978. V. 90 No 1—2. P. 251—255.

Leggett J. E., Epstein E. Kinetics of sulfate absorption by barley roots //Plant Physiology. 1956. V. 31. No 3. P. 222—226.

Leiser A. A mucilaginius root shesth in Ericaceae //Amer. J. Bot. 1968. V. 55. No 3. P. 391—398.

Lemon E. R., Wiegand C. L. Soil aeration and root relations. II Root respiration //Agronomy Journal Mafison. 1962. V. 54. No 2. P. 171—175.

Lemanczyk K. Über die Absorption von Kalisalzen durch das Wurzelsisten der Pflanze //Bull. Internat. Acad. Polon. 1926. Ser. B.

Lichtenegger V. E. Wurzelbild and Lebensraum //Beit. Biol. Pflanz. 1976. V. 52. No 1—3. S. 31—56.

Lipps R. S., Fox R. L., Koenler F. E. Characterizing root activity of alfalfa by radioactive tracer techniques //Soil Science. 1957. V. 84. No 3. P. 195—204.

Locke L. F., Allen J. Development of wheat plants from seminal roots //Journ. Am. Soc. Agron. 1924. V. 16. No 4. P. 261—267.

Lowman M. S., Kelly J. W. The presence of Mydriatic alkaloids in tomato fruit from scions grown on Datur stramonium rootstock //Proceeding of the American Society for Horticultural Science. 1946. V. 48. P. 249—259.

Lawton K. The influence of soil aeration on the growth and absorption of nutrients by plants //Soil. Sci Soc Amer. Proc. 1950. V. 10. P. 263—268.

Lundegårdh H. Die Nährstoffaufnahme der Pflanze //Fischer Verlag, Jena, 1932. 431 S.

- Lüpke B. V.* Wurzelregeneration von jungen Forstpflanzen nach dem Verpflanzen //Forstarchiv. 1976. V. 47. No 12. S. 245—251.
- Machold O.* Untersuchungen an Maiswurzeln über den Einfluß von ^{32}P auf Stickstoffaufnahme und Eiweißbildung //Kulturpflanze. 1965. V. 13. S. 131—136.
- Mager H.* Beitr. Anat. d. physiol. Scheiden d. Pteridophyten //Bibliotheca Botanica 1907. V. 14. No 66. P. 214—219.
- Malajczuk N., Bowen G. D.* Proteoid roots are micribially induced //Nature. 1974. V. 251. No 5473 P. 316—317.
- Mejstrik V.* The ecology of mycorrhiza in plants from peat bog areas of the Trebon basin in relation to the ground water table //Probl. Biol. Krajiny. 1976. V. 16 P. 99—177
- Metzger W. H., Grandfield C. C.* Extension of alfalfa roots into subsoil dried by previous crop //Journal of the American Society of Agronomy. Geneva, 1938. V. 30. No 1. P. 80.
- Miller E. S.* Comparative study of the root systems and leaf areas of corn and the soorghums //Journ. of Argic. Research. Wash., 1916. V. 6. No 9 P. 341—347
- Mitsui S., Kumazawa K.* Dymamic studies on the nutrient uptake by crop plants 35. The effect of deficiency of nitrogen, phosphorus and pottassium on the metabolism of rice roots //Sci. Soil and Manure. Japan, 1961. V. 32. P. 156—159.
- Mitsui S., Kumazawa K., Ueda M.* Dynamic studies on the nutrient uptake by crop plants. 32. Organic acid content of rice root under the different nutritional conditions //Soil., Sci. and Plant Nutrit. 1961 V 7 No 1. P 401—405
- Molisch H.* Der Einfluß einer Pflauze auf die andere //Allelopathie Jena, 1937. 300 S.
- Moore D. P., Jacobson L., Overstreet R* Uptake of calcium by excised barley roots //Plant Physiol 1961. V. 36. No 1. P. 53—57
- Moore D., Overstreet R, Jacobson L* Uptake of magnesium and its interation with calcium in excised barley roots //Plant Physiology. 1961. V. 36. No 3. P. 290—295.
- Morley F. H. W., Heinrichs D. H.* Breeding for creeping root in alfalfa (Medicago media Pers.) //Canad. P Plant Sci. 1960 V. 44 No 2. P. 424—433.
- Mothes K.* The role of kinetin in plant regulation //Colleq internat. Centra nat. rech. scient. 1964. V 123. P 131—136.
- Mothes K., Ehgelbrecht L.* Uben Allantainsäure und Allantain. 2. Ihr verhalten in den speocherwurzeln von Symplyhem officinale //Flora. 1954 B. 141. S. 356—378.
- Mothes K.* Die Pflanzenwurzeln als eigenartige chemisches Laboratorium Wissenschaft Annalen 1956 No 1. S. 31—39.
- Narayana H. S., Gothwal B. D.* A contribution to the study of root nodules in some legumes //Proc. Indian Acad. Sci. 1964. B 59 No 6. P. 350—359.
- Negre R.* Reflexions sur la reperation du pistachier de I, Atlas et jujubier dans l' etage mediterranienn aride an Maroc //Bull. Soc. hat. et phys. du Maroc. 1958 38. 1 Paris. Casbenoca (цит. по В. А. Колесникову, 1974).
- Nelson N. T* The effects frequent cutting on the production, root reserves and behavior of alfalfa //Journal of the Amer. Soc. of Agronomy. 1925. V. 17. No 2. P 100—113.
- Newcomb E H* Tobacco callus respiration and its response to 2,4-dinitrophenol //Amer. Jour. Bot. 1950 V. 37. P. 264—271.
- Newton J. K.* The relation of the salt concentrations of the culture solution to transpiration and respiration //Sci. Agr. 1925. No 5. P. 316—320.
- Nitzsch W. V.* Bessere Bodenbearbeitung. BKTL Heft 70 1936. 250 s
- Nobbe F.* Über die feinere Verastelung der Pflanzenwurzeln. Landw. Versuchs—Stat. 1862. V. 4. S. 212—224.
- Noelle W.* Studien z. vergl. Anat. n. Morph d. koniferen—Wurrelu mit Rücksicht auf d. systematik //Bot. Ztg. 1910. V. 68. No 1, Abt., S. 10—12.
- Noyes H. A.* Effect on plant growth of soil saturated w with carbon dioxide //Science. 1914. V 40 P 792—795.
- Norris F.* Production of air passages in the root of Zea Mays by variation of the culture media //Proc. Bristol Nat. Soc. 1913. Series 4. V. 3. P. 134—136

Old K. M., Nicolson T. H. Electron microscopical studies of the microflora of roots of sand dune grasses //New Phytol. 1975. V. 74. P. 51—58.

Oliver S., Barber S. A. An evaluation of the mechanisms governing the supply of Ca, Mg, K and to soybean roots: (Clycine max) //Soil Sci. Soc. America Proc. 1966. V. 30. No 1. P. 82—86.

Oskamp J., Batjer L. P. Soils in relation to Fruit growing in New-York. N. Y. (Cornell) //Agr. Exp. Sta. Bul. 1922. 550. P. 340—345.

Osterhout W. J. V. The mechanism of accumulation //Biol. Bull. 1950. V. 99. P. 308—309.

Osterhout W. Permeability in large plant cells and in models //Ergebn. Physiol. 1933. Bd. 35. P. 410—419.

Osterhout W. Some models of protoplasmic surfaces //Sympos Quant. Biol., 1940. V. 8. P. 48—57.

Ostwald, Dewoscheck. Über die Beziehungen zwischen Adsorption und Giftigkeit //Kolloid. — Z., 1910. Bd. VI. H. 6.

Overstreet R. Comments on the absorption of inorganic ions by root cells //Plant Physiology. 1957. V. 32. No 5. P. 491—492.

Overton E. Über die osmotischen Eigenschaften der Zellen in ihrer Bedeutung für die Taxikologie und Pharmakologie //Z. phys. Chem. 1897. Bd. 22. S. 189

Pant D. D., Mehra B. Occurrence of intracortical roots in Bambusa //Current Sci. 1961. V. 30. No 8. P. 308.

Passioura J. B., Wetselaar R. Consequences of banding nitrogen fertilizers in soil. II. Effects on the growth of wheat roots //Plant and Soil. 1972. V. 36. No 2. P. 461—473.

Pavlychenko T. K., Harrington J. B. Root development of weeds and crops in competitoiu under dry farming //Scientific Agriculture. 1935. V. 16. No 3 P. 151—160.

Pavlychenko T. K. Quantitative study of the entire root systems of weed and crop plants under field conditions //Ecology. Brooklyn. 1937. V. 18. No. 1. P. 62—79.

Pearsall W. H. Growth Studies. VI. On the relative size of plant organs //Ann. Bot. 1927. V. 41. P. 449—556.

Pienaar K. J. Anatomiese en Ontogenetise Studie van die Worteles van Suid-Afrikaanse Liliaceae. I. Die struktuur van die meristematische Wortelpunt en die oorsprong en differensiasie van die primêre weefels //J. S. Afric. Bot. 1968. V. 34. No 1. P. 37—60.

Pulling H. Root habit and plant distribution in the far North 1918. P. 3—110.

Pilat A. Underground Dry Weight in the Grassland Communities of Arrhenatherum elatiorus, Alopecurus pratensis R. Tx. 1937 and Mesembrometum erecti, Stipetotum Vicherek. 1960 //Folia Geobotanica Phytotaxonomica. 1969. T. 4. No 3. P. 130—150.

Pinthus M. J. Spread of the root system as indicator for evaluating lodging resistance of wheat //Crop. Sci. 1967. V. 7. P. 107—110.

Pizelle G. Les nodosités radiculaires de L'aune //Bull. Ecole nat. supér. agron. Nancy. 1960. V. 2. No 2. P. 20—40.

Pizelle G. Les angiospermes non-légumineuses fixatrices symbiotiques d'azote presentes dans la flore française //Bull. Ecole nat. supér. agron. ind. alim. 1972. V. 14. No 2. P. 177—191.

Pfeffer W. Über Aufnahme von Anilinfarben in lebenden Zellen //Untersuch. Bot. Inst. Tübingen. 1886. Bd. 2. S. 199.

Pfeffer W. Handbuch der Pflanzenphysiologie. 1897. 2. Aufl. A. J. S. 244 S.

Plant M. Untersuch. z. Kenntniss d. physiol. Scheiden bei d. Gymnospermen, Equiseten. n. Bryophyten //Jahrb. f. wiss. Bot. 1910. B. 47. S. 401—407.

D. C. McPherson. Cortical air spaces in the root of Zea mays L. The New Phytologist. London. 1939. V. 38. No 3. P. 190—202.

Prevot P. C., Steward F. C. Salient features of the root system relative to the problem of salt absorption //Plant Physiol. 1936. V. 3. P. 335—401.

McQuade H. A., Cumbie B. G., Sheldrick L. W. The woollike covering of the

- roots of *Lanea alata*. I. The origin and morphology of the wooly coat // *Amer. J. Bot.* 1970. V. 57. No 10. P. 1240—1244.
- Quminski S., Badura L., Buc-Zek I.* Studium porówlawcze oddychania korzeni kukurydzy i pomidorów // *Acta Soc. bot. Polon.* 1959. V. 28. No 4. P. 705—726.
- Pearsall W. H.* Growth Studies. VI. On the relative size of plant organs // *Ann. Bot.* 1927. V. 41. P. 449—556.
- Pinthus M. J.* Spread of the root system as indicator for evalnating lodging résistance of wheat // *Crop. Sci.* 1967. V. 7. P. 107—110.
- Pinthus Moshe J.* Tillering and coronal root formation in some common and durum wheat varieties // *Crop Sci.* 1969. V. 9. No 3. P. 267—272.
- Priston R. J.* Anatomical studies of the root of juvenoll lodgepoll pine // *Bot. Gez.* 1943 V. 104. P. 443—448.
- Proskowetz B.* Die kwassaitzer Orig.-Hanna—Pediree saatgerste. Öterr. landw. Wochenbl. (Ausstellungereitung) Mai., 1890 (унт. no Schindler. 1923. P. 311).
- Raalte M.* On the oxidation of the environment by the roots of rice (*Oryza sativa*, L) // *Ann. Bot. Gard., Buitenzorg Batavia*, vil. Hors serie, may. 1944. V. 15. P. 144—150.
- Raggio M., Raggio N., Burris R. H.* Nitrogen fixation by nodules formed on isolated bean roots // *Biochem. et Biophyhyc. acta* 1959 V. 32 No 1. P. 3—17.
- Rayner M. C.* Obligate symbiosis in *Calluna vulgaris* // *Ann. Bot. London*, 1915. V. 29. P. 97—133.
- Reid D. M., Crozier A.* Effects of waterlogging on the gibberellin content and growth of tomato plants // *J. exp. Bot.* 1971. V. 22. P. 39—48.
- Reyneke W. F., Van Der Schijff H. P.* The anatomy of contractile roots in *Eucomis L. Herit* // *Ann. of Botany.* 1974. V. 38. No 158. P. 23—30.
- Rimbach A.* Beizäge zur Physiologie der Wurzeln. Ber. dt. bot. Ges. 1899. V. 17. P. 18—35.
- Rimbach A.* Die kontraktilen Wurzeln und ihre Tätigkeit // *Beitr. zur Wiss. Bot.* 1897. Bd. 2. Abt. 1.
- Robards A. W., Jackson S. M., Clarkson D. T., Sanderson J.* The structure of barley roots in relation to the transport of ions into the stele // *Protoplasma.* 1973. V. 77. P. 291—311.
- Robertson R. N.* Mechanism of absorption and transport of inorganic nutrients in plants // *Ann. Rew. Plant Physiol.* 1951. V. 2. P. 1—24.
- Robertson R. N.* The uptake of minerals // *Hand. Pflanzenphysiologie.* 1958. No 4. P. 243—279.
- Robertson W. K., Hammond L. C., Johnson J. T., Boote K. J.* Effects of plant-water stress on root distribution of corn, soybeans, and peanuts in sandy soil // *Agren. J.* 1980. V. 72. No 3. P. 548—550.
- Rogers W. S.* A method of abserving root growth in the field illustrated by obseverions in an irrigated appela orchard in British Columbia East Malling // *Res. Sta. Annual rept.* 1933. P. 140—154.
- Rogers W. S., Vyvyan M. C.* Root studies. S. Root stock and soil effect on apple root systems // *The Journal of Pomology and Hortic. Science.* 1934. V. 12. No 2. P. 110—150.
- Rosene N. F.* The water absorptive capacity of root hairs // *Rapp. comuns Hui-tieme cogr. intern. bot.* 1954. Paris. P. 8.
- Russel R. S.* Plant root systems: their function and interaction with the Soil. London. 1977. 393 P.
- Russel R. S., Clarkson D. T.* Ion transport in root systems // *Perspectives in Experimental Biology.* Vol. 2. Botany. ed. Sunderland. N. Pergamon. Oxford 1976. P. 401—411.
- Rywosch S.* Untersuchungen über die Entwicklungschichte der Seitenwurzeln der Moborotylen // *Ltschr. f. Bot.*, 1909. V. 1. S. 253—283.
- Sachs J.* Handbuch der Experemental—Physiologie der Pflanzen, 1865. 177 S.
- Sachs J.* Über orthotrope und plagiotrope Pflanzenteilen // *Arb. Bot. inits Würzburg.* 1837. V. 77. No 1.
- Sajta I., Balan C.* Entwicklung der Luzernewurzeln in Abhängigkeit von Bo-

deneigenschaften und Bodenberbeitung //Wirtschaftseig. Futter. 1971. V 17 No 1. S. 49—54.

Sanders F. E., Tinker P. B. Mechanism of absorption of phosphate from soil by Endogone mycorrhizas //Nature. 1971. V. 233. S. 278—279.

Sayre C. B., Clark A. W. Rates of solution and movement of different fertilizers in the soil and effect of the fertilizers on the germination and root development of beans //New York Agric. Exp. Station. 1935. Bull. No 231. P. 1—67.

Scott G., Priestley J. The root as an absorbing organ. I. A reconsideration of the entry of water and salts in the absorbing region //New Phytologist. 1928. V. 27. No 3. P. 125.

Scott F. M., Bystrom B. G., Bowler E. Root hairs, cuticle and pits //Science. 1963. V. 140. No 3562. P. 63—64.

Scott G. The root as an absorbing organ. II. The delimitation of the absorbing zone //New Phytologist. 1928. V. 27. No 3. P. 341—350.

Seeliger R. Untersuchungen über das Dickenwachstum der Zuckerrübe (*Beta vulgaris* L. var. *rapa* Dum.) //Biol. Reichsanst. f. Land u. Forstw. Arb. 1919. V. 10. P. 149—194.

Sethi R. L. Root development in rice under different conditions of growth //Dept. Ind. 1930. V. 18. P. 39—44.

Sieglinger J. B. Temporary roots of the sorghums //Journal of the American Society of Agronomy. Wash.. 1920. V. 12. No 4. P. 143—145.

Sheikh K. H., Rutter A. J. The response of *Molinia caerulea* and *Erica tetralix* to soil aeration and related factors //1. Root distribution in relation to soil porosity. Journ. Ecol. 1969. No 57. P. 713—726.

Smith R. L., Wallace A. Cation—exchange capacity of roots and its relation to calcium and potassium content of plants //Soil Science. 1956. Vol. 81. No 2. P. 97—109.

Smith L. H., Walworth E. H. Seminal root development in corn in relation to vigor of early growth and field of crop //Journal of the American Society Agronomy. 1926. V. 18. No 12. P. 1113—1120.

Smith G. E. Studies of fall and spring applications of nitrogen fertilizers in tropic areas //Broc. Amer. Soc. Hort. Sci. 1936. V. 33. P. 230—247.

Smith F. H. Biosynthesis of gossypol by excised cotton roots //Nature. London, 1961. V. 192. No 4805. P. 888—889.

Snow L. M. The development of root hairs //Bot. Gaz. 1905. V. 40. P. 12—48.

Sommer A. L., Sorokin H. Effects of the absence of boron and of some other essential elements on the cell and tissue structure of the root tips of *Pisum sativum* //Plant Physiology. 1928. V. 3. No 3. P. 237—260.

Sorokin H., Sommer A. L. Effects of calcium deficiency upon the roots of *Pisum sativum* //American Journal of Botany. 1940. V. 27. No 5. P. 308—318.

Spencer J. T. The effect of root pruning and the prevention of fruiting on the growth of roots and stalks of maize //Journal of the American Society of Agronomy. Geneva, 1941. V. 33. No 6. P. 481—489.

Stangler B. B. Origin and development cuttings of chrysanthemum, carnation and rose. N. Y. (Cornell) //Agr. Expt., Sta. Mem. 1956. 342 p.

Stolwijk J. A. J., Thimann K. V. On the uptake of carbon dioxide and bicarbonate by roots, and its influence on growth //Plant Physiology. 1957. V. 32. No 6. P. 513—519.

Starzynski K., Olszanska B. Dział CO₂ pobranego korzeniami w ogólnej asymilacji węgla przez rośliny //Roczn. gleboznawcze. 1960. V. 9. N 2. P. 121—133.

Stevens V. L., Butts J. S., Fang S. C. Effects of plant growth regulators and herbicides on metabolism of C₁₄-labeled acetate in pea root tissues //Plant Physiology. 1962. V. 37. No 2. P. 215—222.

Steward F. C. The absorption and accumulation of salts by living plant cells. II. A technique for the study of respiration and salt absorption on storage tissue under controlled environmental conditions //Protoplasma. 1932. Bd. XV. H. 4. S. 140—152.

Steward F. C. Salt accumulation by plants—the role of growth and metabolism.

The properties and functions of membranes natural and artificial // *Trans.-Faraday Soc.* 1937. V 33. 1006 p.

Steward F. C., Berry W. E., Ramamurti T. K. The absorption and accumulation of solutes by living plant cells. Time and storage conditions of the tubers on Metabolism and other properties // *Ann. Bot.* 1943. V. 7. No 27. P. 459—470.

Steward F. C., Preston C. The effect of salt concentration upon the metabolism of potato discs and the contrasted effect of potassium and calcium salts which have a common ion // *Plant Physiol.* 1941. V. 16. No 1. P. 115—127.

Steward F. C., Prevot P., Harrison J. A. Absorption and accumulation of rubidium bromide by barley plants. Localization in the root of cation accumulation and of transfer to the shoot // *Pl. Physiol.* 1942, 17. P. 411—421.

Steward F. C., Shants E. M. The chemical induction of growth in plant tissue cultures // *The Chemistry and Mode of Action of Plant Growth Substances* (Ed. R. L. Wain and F. Wightman). Butterworths, London, 1956. P. 165—186.

Stiles W., Jorgensen J. Observations of the influence of aeration of the nutrient solution in water culture experiments // *New Phytologist.* 1917. V XV. P. 152—154

Stiles W., Kidd F. The influence of external concentration on the position of the equilibrium attained in the intake of salts by plant cell // *Proc. Roy. Soc.* 1919. V. XC'. P. 448—470.

Stockling Root pressure Vascular conduction in submerged plants. Ebenda. 1956. 321 p.

Stoklasa J. Vabur physiologique de l'acide phosphorique des superphosphates et de divers phosphates // *Rev. Juter. Rens Agric.* 1925. No 3. P 989—1010

Smith R. L., Wallace A. Cation—exchange capacity of root and its relation to calcium and potassium content of plants // *Soil Science*, 1956. V. 81. No 2. P. 97—109

Tacke Dr. B. Die Untersuchung der Wurzeln und der Kalkgehalt des Bodens // *Fü hl. Landw. Ztg.* 1920. Ztg. 69. P. 58—59.

Tanada T. Effects of ultraviolet radiation and calcium and their interaction on salt absorptoin by excised mung bean roots // *Plant Physiol.* 1955. V. 30. P. 221—225.

Tanada T. Reversal of ultraviolet effects on the absorption of rubidium by excised mung bean roots // *American Journal of Botany.* 1957. V. 44. No 8. P. 723—725.

Tanaka A., Patnaik S., Abichandani C. T. Studies on the nutrition of rice plant // *J. Juffluence of nitrogen level on growth and nutrient uptake by rice plant* // *Proc Indian Acad. Sci.* 1958. B. 47. No 3. P. 210—216.

Tanaka A., Patnaik S., Abichandani C. T. Studies on the nutrition of rice plant (*Qryza sativa* L.). Part. VII. Influence of increasing levels of phosphate and potash on growth, yieli and nutrient uptake by rice plant (*O sateva* var. *indica*) // *Proc. Indian Acad. Sci.* 1959. BSO. No 6. P. 305—318.

Thibault M. Contribution à l'étude des radicales de carotte // *Rev. Gen. de Bot.* 1946. V. 53. P. 434—460.

Thoday D. The contractile roots of *oxalis incarnata*. 1926. V. 40. No 159. P. 571—583.

Thom C., Humfield H. Notes on the associations of microorganisms and roots // *Soil. Sci.*, 1952. V. 34. P. 531—537.

Tieghem Ph. van, Douliot Recherches compar. s. L'origine d. membres endogènes dans l. plants vasculaires // *Ann. d. sc. nat.* 1888. Sér. 7. 8.

Tittman D. Botanish-Karpologische Bemerkungen // *Flora ober Bot. zeit.* 1819. No 42. Bd. 2.

Torrey J. G. Cambial formation in isolated pes roots following decapitation // *American Journal of Botany.* Baltimore, 1951. V. 38. No 8. P. 596—604.

Torrey J. G. Effect of light on elongation and branching in pea roots // *Plant physiology.* 1952. V. 27. No 3. P. 591—601.

Torrey J. G. Auxin and purine interaction in lateral root initiation in isolated pea root segments // *Physiol. plantarum.* 1962. V. 15. P. 177—185.

Traube J. Grenzflächenaktivitätstheorie der Narkose // *Pflügers Arch ges. Physiol.* 1928. Bd. 218. S. 749.

Traube J. Zur Geschichte der modernen Lösungstheorien und die Theorie des Naftdrucks //Lolloid—Beih. 1933. Bd. 37 S. 4—6.

Vaadia Y., Itai C. Inter—relationships of growth with reference to the distribution of growth Substances. //In Root Growth ed. Whittington W. J., Butterworths, London, 1969, p. 65—79 (Zit n R. S. Russel, 1977).

Varade S. B., Stolzy L. H., Letey J. Influence of temperature, light intensity and aeration on growth and root porosity of wheat. *Triticum aestivum* //Agron. J. 1970. V. 62. No 4. P. 505—507.

Varda M., Isoldos F. The effect of nitrogen supply on the indoleacetic acid oxidase activity of the roots rice plants //Acta bot. Acad. scient. hung. 1963. V. 9. No 1—2. P. 25—37.

Varma S. C. On the nature of competition between plants in the early phases of their development //Annals of Botany. 1938. No 11. P. 135—140.

Viehmeyer F. J., Hendrickson A. H. Soil density and root penetration //Soil science. 1948 V. 65. No 6. P. 487—493.

Viets F. G. Jhr. Calcium and other polyvalent cation as accelerators of ion accumulation by oxised barley root //Pl. Physiol. 1944. V. 19. P. 466—480

De Vries H. Über die Koviraction der Wurzeln. Landw. Jahrbuch, 1880. V. IX. No 1. P. 37.

H. de Vries. Plasmolytische Studien etc. //Jahrb. wiss. Botan. 1885. Bd. 16. S. 465.

Wagenbreth D. Under die Bildung von Wurzeln an Luzerneknöllchen //Flora., 1965 Abt. 156 No 2. S. 240—244.

Weissglog N., Mengdehl H. Studien zum Phosphorstoffwechsel in der höheren Pflanze. III. Aufnahme organischer Phosphorverbindungen //Planta. 1933. Bd 19 S. 182.

Warington K. The changes induced in the anatomical structure of *Vicia faba* by the absence of boron from the nutrient solution //Ann. of Bot. 1926. V. 48. P. 743—776.

Watt A. S., Fraser C. R. Tree roots the field layer //Journ. Ecology. 1933. V. 21. No 2 P. 404—414.

Weathermax P. Plant biology. Philadelphia; London. 1948. 200 p.

Weaver J. E. Root development of field crops. New York, 1926. 291 p.

Weaver J. E. The ecological relations of roots //Carnegie Inst. Wash. Publs. 1919 No 286. P. 1—151.

Weaver J. E. Root development in the grassland formation //Carnegie Inst. Wash. Publ. 1920. No 292. P. 201—210.

Weaver J. E. Investigations on the root habits of plants //Amer. J. Bot. 1925. V. 12 No 8. P. 111—123.

Weaver J. E., Bruner W. E. Root development of vegetable crops. New-York, McGraw-Hill Book Co., 1927. 351 p.

Weaver J. E., Jean F., Crist J. Development and activities of roots crop plants //Carnegie Inst. Wash. Publ. 1922. No 316. P. 210—215.

Weaver J. E., Voigt J. W. Monolith method of rootsampling in studies on succession and degeneration //The Botanical Gazette. Chicago, 1950. V. 111. No 3. P. 286—299.

Weihing R. M. The comparative root development of regional types of corn //Journal of American Society of Agronomy. 1935. V. 27. No 7. P. 526—537.

Weinreich R. Ban u Entwicklung d. Wurzeln bei d. Osmundaceen in Hinsicht auf d. systematische Stellung //Bot. Archiv. Ztschr. f. d. gesamte. Bot. Bd. 12. Königsberg, 1925 S. 310—317.

Weinhold L. Histogenetische Studien zum Grenzwurzelproblem //Beitr. Biol. Pflanzen. 1967. No 3. S. 367—454.

Went F. W. Specific factors other than auxin affecting growth and root function //Pl. Physiol. 1938. No 13. P. 55—80.

West P. M. Excretion of Thiamin and Biotin by the roots of higher plants //Nature. London, 1939. V. 144. No 3660. P. 1050—1051.

Whitaver E. S. Root hairs secondary thickening in the Compositae //Botanical Gazette. Chicago, 1923. V. 76. No 1. P. 30—59.

White Ph. R. «Root-pressure» an unappreciated force in sap movement // *American Journal of Botany*. 1938. V. 25. No 3. P. 223—227.

Wiersum L. K. The relationship of the size and structural rigidity of pores to their penetration by roots // *Pl. Soil.* 1957, No 9. P. 75—85.

Wiersum L. K., Baketa K. Competitive adaptation of the cation exchange capacity of roots // *Plant and Soil*. 1959. V. 11. No 3. P. 287—292.

Wiggans R. G. The number of temporary roots in the cereals // *Journal of the American Society of Agronomy*. Washington, 1916. V. 8. No 1. P. 31—37.

Wilkins H., Wain R. L. The root cap and control of root elongation in *Zea mays* L. seedlings to white light // *Planta*. 1974. V. 121. P. 1—8.

Wilson B. D., Wilson J. K. Relation of sorghum roots to certain biological processes // *Journal of the American Society of Agronomy*. Geneva, 1928. V. 20. No 7. P. 747—754.

Wilson K. The production of root-hairs in relation to the development of the piliferous layer // *Ann. of Botany*, 1936. V. 50. No 197. P. 121—154.

Wilson C. C., Kramer P. J. Relation between root respiration and absorption // *Plant Physiology*. 1949. V. 24. No 1. P. 55—59.

Winter A. L., Peuss H., Schönbeck F. Untersuchungen über die Aufnahme organischer Substanzen durch die Wurzeln höherer Pflanzen 1. Phenolische Verbindungen // *Naturwissenschaften*. 1959. V. 46. No 18. P. 536—537.

Winter A. L., Schönbeck F. Untersuchungen über die Aufnahme organischer Substanzen durch die Wurzeln höherer Pflanzen // *Phenol., Naturwissenschaften*. 1959. V. 46. No 18. 537 S.

Wittmann W. Anatomische Untersuchungen der Wurzelknöllchenbildung bei Leguminosa // *Pflanzenschutzberichte*. 1968. V. 37. No 1—2—3. S. 1—13.

Zimmerman P. W. The response of plants to illuminating gas // *Pros. Amer. Soc. Hort. Sci.* 1930. No 27. P. 53—56.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	3
Основные черты морфологического строения корня	5
Основные черты анатомического строения корня	16
Формирование и рост корня	27
Происхождение и эволюция корня	34
Принципы классификации корневой системы	41
Корневая система растений различных природных зон	51
Корневая система культурных растений	75
Сортовая специфичность в развитии корневой системы и селекция растений по признакам корневой системы	101
Накопление массы корней	109
Влияние почвенных факторов на развитие корневой системы растений	118
Влияние климатических факторов на развитие корневой системы	130
Влияние агротехники на развитие корневой системы	134
Поглотительная функция корневой системы	154
Роль отдельных зон, частей и типов корней в поглощении веществ	176
Влияние различных факторов на поглотительную деятельность корня	185
Синтетическая функция корня	192
Выделительная функция корня	199
Ритмичность в работе корня	204
Механическая функция корневой системы	206
Корень как орган отложения запаса питательных веществ и роль корня в вегетативном размножении растений	210
Взаимоотношение корневой системы и надземных органов	215
Роль клубеньковых бактерий, микоризных грибов и ризосферных организмов в жизни высших автотрофных растений	221
Роль корневой системы во взаимоотношениях между растениями в ценозе	237
Заключение	245
Литература	252

Иса Омарович Байтулин
СТРОЕНИЕ И РАБОТА
КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ РАСТЕНИЙ
(Обзор)

*Утверждено к печати Ученым советом Института ботаники
Академии наук Казахской ССР*

Рецензенты: доктора биологических наук
Т. Я. Чкуасели, И. Г. Рустамов

Зав. редакцией *Н. В. Леонова*
Редактор *А. Н. Ведерникова*
Художественный редактор *Л. Г. МIRONENKO*
Оформление художника *Н. Ф. Чурсина*
Технический редактор *Л. Ю. Уляницкая*
Корректор *А. Н. Утебаева*

ИБ № 2006

Сдано в набор 11.05.87. Подписано в печать 16.09.87. УГ12136.
Формат 60×90¹/₁₆. Бум. тип. № 1. Литературная гарнитура.
Высокая печать. Усл. п. л. 19,5. Усл. кр.-отт. 19,5. Уч.-изд. л. 23,97.
Тираж 1000. Зак. 105. Цена 4 р. 40 к.

Издательство «Наука» Казахской ССР
480100, Алма-Ата, Пушкина, 111/113
Типография издательства «Наука» Казахской ССР
480021, Алма-Ата, Шевченко, 28