

Л.П. Рысин Г.П. Рысина

**МОРФОСТРУКТУРА
ПОДЗЕМНЫХ
ОРГАНОВ
ЛЕСНЫХ
ТРАВЯНИСТЫХ
РАСТЕНИЙ**

·Наука·

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЛАБОРАТОРИЯ ЛЕСОВЕДЕНИЯ

Л.П. Рысин Г.П. Рысина

МОРФОСТРУКТУРА ПОДЗЕМНЫХ ОРГАНОВ ЛЕСНЫХ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ

Ответственный редактор

доктор биологических наук

Т.А. РАБОТНОВ



МОСКВА
"НАУКА"

1987

Л.П. Рысин, Г.П. Рысина. **Морфоструктура подземных органов лесных травянистых растений.** М.: Наука, 1987.

Даны морфологические характеристики систем подземных органов около 200 видов лесных и лугово-лесных растений, составляющих основу травяного покрова в лесах центра Русской равнины. На многочисленных примерах показано изменение морфоструктуры систем подземных органов в процессе онтогенеза, а также характер ее variability в разных типах лесов.

Табл. 18, ил. 87, библиогр. 216 назв.

Рецензенты:

Л.А. Князева, Р.А. Карпионова

Лев Павлович Рысин,
Галина Петровна Рысина

МОРФОСТРУКТУРА ПОДЗЕМНЫХ ОРГАНОВ ЛЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

Утверждено к печати

Лабораторией лесоведения Академии наук СССР

Редактор издательства *Д.В. Петрова.* Художник *А.А. Кущенко*

Художественный редактор *В.В. Алексеев*

Технические редакторы *М.К. Серегина, В.В. Лебедева*

Корректор *Н.И. Харламова*

Набор выполнен в издательстве на наборно-печатающих автоматах

ИБ № 35045

Подписано к печати 30.10.87. Т – 21354. Формат 60 x 90 1/16
Бумага офсетная № 1. Гарнитура Пресс-Роман. Печать офсетная
Усл.печ.л. 13,0. Усл.кр.-отг. 13,4. Уч.-издл. 15,0. Тираж 900 экз.
Тип. зак. 2045. Цена 2 р. 90 к.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство "Наука"
117864 ГСП-7, Москва В-485, Профсоюзная ул., д. 90

Ордена Трудового Красного Знамени 1-я типография издательства "Наука"
199034, Ленинград В-34, 9-я линия, 12

ВВЕДЕНИЕ

Изучение подземных органов растений и растительных сообществ давно уже является важной частью геоботанических, фитоморфологических и фитоэкологических исследований. Только хорошее знание особенностей строения корневых систем отдельных видов, их размещения в почвенных горизонтах, реакции на специфику почвенных условий в различных типах биогеоценозов позволяет ответить на многие вопросы, возникающие при изучении структуры сообществ, взаимоотношений составляющих их видов растений, антропогенной изменчивости растительности и т.д. Характер подземных органов во многом объясняет эколого-биологические особенности растений, их приуроченность к определенным условиям местообитания, способность конкурировать с другими видами.

Уже к 1900 г. было опубликовано свыше 500 ризологических работ (Freidenfelt, 1902, цит. по: В.Н. Голубев, 1962). Исследователей, работавших в прошлом веке, интересовали функции подземных органов, влияние условий среды на их формирование и т.д. Постепенно расширились ризологические исследования в дореволюционной России (Модестов, 1915); важная роль в их развитии принадлежала В.В. Докучаеву и его ближайшим ученикам — Г.И. Танфильеву и Г.Н. Высоцкому.

В настоящее время тематика исследований в этой области продолжает углубляться и дифференцироваться. Изучаются влияние подземных частей растений на направленность и интенсивность почвообразовательных процессов и действие различных экологических условий на развитие подземных органов; определяется подземная фитомасса растений и ее соотношение с надземной фитомассой, исследуются корневые выделения растений и их ценотическое значение; изучаются онтогенетическая изменчивость систем подземных органов, их анатомическое строение, протекающие в них физиологические процессы; с учетом их особенностей разрабатываются системы жизненных форм растений; решаются многие вопросы большого практического значения (например, защита почв от эрозии) и т.д.

Особым разделом ризологии является морфология подземных органов растений. Несомненным стимулом для развития исследований в этой области послужили две монографии И.Г. Серебрякова (1952, 1962) и методические разработки М.С. Шальга (1960) и П.К. Красильникова (1960). В последние два десятилетия стало быстро возрастать число публикаций, содержащих описание морфоструктуры подземных органов отдельных видов растений в различных типах растительных сообществ, например монографические сводки Г.М. Зозулина (1959) и В.Н. Голубева (1962),

содержащие характеристики систем подземных органов большого числа видов растений, произрастающих на территории Центрально-Черноземного заповедника. В.Н.Голубеву принадлежат многочисленные публикации по отдельным группам видов растений.

Предложенная Т.А.Работновым (1950а) идея изучения возрастного состава ценопопуляций отдельных видов растений способствовала появлению многочисленных работ (большая часть их была выполнена под руководством А.А.Уранова и Т.И.Серебряковой), в которых показана онтогенетическая изменчивость морфоструктуры подземных органов.

К настоящему времени накоплен огромный фактический материал, ожидающий тщательного анализа и последующих обобщений. Пока эти данные в значительной мере рассеяны в большом числе статей, опубликованных в сборниках и многочисленных периодических изданиях; по этой причине далеко не все опубликованные материалы одинаково доступны широкому читателю. Между тем, свести имеющиеся данные "воедино" было бы полезным, во-первых, потому, что был бы подведен своего рода итог уже сделанному, а во-вторых, стало бы ясно, над чем еще и как предстоит работать.

Мы попытались дать сводку по видам травянистых растений, произрастающих в лесах центральных областей европейской части СССР. Морфоструктура подземных органов этих видов изучалась нами в лесных сообществах разных типов, в различных условиях местообитания, при разном антропогенном (главным образом рекреационном) воздействии. Раскопка корневых систем отдельных видов растений (как горизонтальная, так и вертикальная) сочеталась с взятием почвенных монолитов из траншей. Этот метод изучения корневых систем является одним из основных (Шальп, 1960; Красильников, 1960, 1983; Колесников, 1972; Vöhm, 1979; и др.).

Наблюдения проводились главным образом за взрослыми вегетативными и генеративными растениями, но очень часто объектами изучения служили особи, находящиеся на ранних этапах своего развития, что позволило исследовать возрастную изменчивость морфоструктур подземных органов. Этой же цели служили наблюдения за развитием всходов, выполненные в лесном питомнике, где на специально подготовленном участке были высеяны семена большого числа видов растений. Располагая обширным материалом, полученным в процессе полевых наблюдений, мы постарались максимально полно использовать и имеющуюся литературу. Надеемся, что эта книга будет полезна для тех, кто идет в лес, зная растения только по их внешнему, "надземному" виду, но еще недостаточно представляя себе их подземные части. Предполагая продолжить работу в будущем, мы будем благодарны за критические замечания.

ТИПОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ – ОБЪЕКТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

Основными районами исследований были территория лесопаркового защитного пояса Москвы, окружающего нашу столицу кольцом шириной 15–20 км, и юго-восточная часть Московской области – район Центральной озерной Мещеры. Последний был выбран нами в силу своего природного своеобразия. Здесь на древних песчаных террасах сформировались леса, преимущественно сосновые, с напочвенным покровом, в составе которого немало видов растений, встречающихся главным образом в долине Оки (Почвенно-экологические исследования в сосновых лесах Мещеры, 1980). Что же касается центральной части Московской области, то она находится на стыке двух физико-географических провинций: Смоленско-Московской и Мещерской, представленных здесь несколькими районами: Наро-Истринской моренно-эрозионной равниной, Теплостанской возвышенностью, Приклязминской левобережной Мещерой и Подмосковной Мещерой. Этим обуславливается многообразие ландшафтов и присущих им растительных сообществ, богатство флоры. Проведенное сотрудниками Лаборатории лесоведения АН СССР лесотипологическое обследование ближнего Подмосковья (Леса Восточного Подмосковья, 1979; Леса Западного Подмосковья, 1982; Леса Южного Подмосковья, 1985) выявило большое количество типов леса, в основном производных, но имеющих различную "природу", т.е. сформировавшихся в различных условиях местообитания разными путями и трансформирующихся в разные коренные типы. На современную растительность все более значительное влияние оказывают рекреационные нагрузки, проявляющиеся в уплотнении верхних горизонтов почвы, в повреждении растений вплоть до полного уничтожения и т.д. Это позволяет наблюдать различия в морфологии подземных органов растений не только в разных местообитаниях, но и в условиях неодинакового по степени воздействия антропогенного влияния, и оценивать антропотолерантность различных видов растений. Ниже приводятся краткие описания тех типов леса, в которых мы проводили раскопки корневых систем растений, – растительности и почвенных условий; частично результаты почвенных анализов представлены в табл. 1, 2.

Сосняк зеленомошно-лишайниковый занимает бугристые всхолмления на древних речных террасах, почвы слабоподзолистые, песчаные, на мощных древнеаллювиальных песках, бедных элементами минерального питания, в них 83% составляет кварц, 11 – полевые шпаты, 3 – слюда и 2% – тяжелые минералы (Елькина, 1975). Весь почвенный субстрат представляет собой рыхлый песок; свыше 75% – частицы диаметром 0,5–0,05 мм

Таблица 1
Механические свойства почв сосновых лесов (Рысин, 1974; Орлов, Васильева, 1980)

Горизонт	Глубина, см	Потеря при обработке почвы 0,05 н. HCl	Фракции, мм						Максим. гигроск., %	
			< 1	1-0,25	0,25-0,05	0,05-0,01	0,01-0,001	< 0,001		
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Сосняк зеленомошно-лишайниковый (Орлов, Васильева, 1980)										
A ₁	3-8	0,29	0,10	39,94	47,48	5,31	4,95	2,22	7,17	1,14
A ₁	8-13	0,27	0,55	27,32	59,97	3,64	5,68	2,84	8,52	1,19
B ₁	20-30	0,22	0,60	23,99	64,99	3,24	4,97	2,21	7,18	0,97
B ₂	40-50	0,19	0,60	22,04	64,01	5,76	4,79	2,80	7,59	0,76
B ₃	70-80	0,11	0,23	22,45	74,07	0,34	0,78	2,13	2,91	0,56
B ₃	95-105	0,08	0,30	21,73	75,70	0,72	0,56	0,99	1,55	0,31
B ₃	125-135	0,15	4,13	21,27	73,08	0,35	0,54	0,63	1,17	0,39
C	170-180	0,16	4,23	37,20	57,25	0,46	0,43	0,43	0,86	0,28
C	200-210	0,15	0,97	37,87	59,56	1,06	0,27	0,27	0,54	0,23
Сосняк с селю черно-зеленомошный (Орлов, Васильева, 1980)										
A ₁	5-14	0,28	3,65	39,93	45,85	4,69	4,89	0,99	5,88	2,12
A ₁ A ₂	15-25	0,29	3,70	33,17	54,07	2,39	5,33	1,34	6,67	1,03
B ₁	35-45	0,22	3,17	36,33	42,08	11,89	5,63	0,90	6,53	1,06
B ₂	70-80	0,11	8,47	30,22	60,03	0,46	0,27	0,55	0,82	0,39
B ₃	115-125	0,10	2,33	36,17	59,97	0,39	0,29	0,85	1,14	0,37
B ₃	145-155	0,13	0,35	31,55	66,97	0,23	0,62	0,28	0,90	0,20
C ₁	170-180	0,12	0,13	24,97	74,11	0,19	0,31	0,41	0,72	0,20

Сосняк молниеве-черничный (Орлов, Васильева, 1980)

A ₁	8-13	0,26	0,53	28,74	49,44	12,32	7,03	1,94	8,97	4,14
A ₂	17-27	0,28	1,55	33,70	59,05	2,07	2,40	0,57	2,97	0,22
B ₁	32-40	0,26	0,95	28,70	56,75	5,62	7,66	0,32	7,98	0,49
B ₂	75-85	0,13	9,85	32,17	57,51	0,09	0,16	0,22	0,25	0,35
C	100-110	0,11	0,05	12,55	86,93	0,10	0,20	0,17	0,27	0,31

Сосняк с дубом косячно-разнотравный (Орлов, Васильева, 1980)

A ₁	4-12	0,68	2,50	28,56	53,12	6,23	7,48	2,11	9,59	2,42
A ₂	13-18	0,44	2,96	29,11	57,18	3,73	5,07	1,95	7,02	0,95
B ₁	27-37	0,57	2,70	26,21	60,13	3,57	5,24	2,15	7,39	0,94
B ₂	60-70	0,13	0,50	25,73	71,77	0,07	1,34	0,59	1,93	0,36
B ₃	100-110	0,23	0,50	26,42	71,50	0,13	0,61	0,74	1,35	0,27
B ₃	138-148	0,20	1,64	35,55	61,12	0,32	0,22	1,15	1,37	0,25
C	170-180	0,27	0,90	27,48	60,60	7,50	2,18	1,34	3,52	0,43
C	190-200	0,54	0,85	35,39	40,27	8,20	8,76	6,53	15,29	2,59
C	220-230	0,30	0,85	56,68	35,44	3,25	1,46	2,32	3,78	0,76
C	290-300	0,24	0,00	35,42	61,52	0,52	1,39	1,15	2,54	0,32

Сосняк с дубом лещиноватый чернично-разнотравный (Ръ-син, 1974)

A ₁	2-3	1,37	1,07	49,50	39,44	13,67	2,45	2,87	5,32	2,15
A ₁ B	4-10	0,58	0,86	55,69	23,39	13,64	4,30	2,12	6,42	0,52
B ₁	20-25	0,48	0,56	48,20	16,97	21,75	9,96	2,56	12,52	0,72
B ₂	40-45	0,37	0,12	83,57	13,50	1,03	0,77	1,01	1,78	0,30
B ₃	70-80	0,24	1,36	83,59	12,79	0,88	0,31	1,09	1,38	0,23
B ₄	130-140	0,18	6,44	80,30	11,52	0,53	0,46	0,75	1,21	0,19
C	180-190	0,14	2,38	83,14	13,54	0,03	0,14	0,77	0,91	0,34

Таблица 1 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
			Сосняк с липой разнотравный (Рысин, 1974)							
A ₁	4-8	0,09	0,99	66,18	19,21	13,12	3,64	0,86	4,50	1,36
B ₁	25-35	0,24	0,78	77,37	16,93	2,20	1,25	1,47	2,72	0,37
B ₂	55-65	0,31	1,26	78,56	15,18	2,42	0,96	1,62	2,58	0,30
B ₃	85-92	0,54	0,75	64,00	19,62	9,40	4,16	2,07	6,23	0,39
B ₄	125-135	0,41	2,11	86,79	9,06	0,45	0,45	1,14	1,59	0,20
B ₅	160-170	0,26	7,73	86,40	4,27	0,50	0,25	0,85	1,10	0,23
B ₆	190-200	0,11	21,52	72,08	2,84	1,90	0,23	1,43	1,66	0,48
B ₇	210-215	0,73	0,00	2,93	35,52	42,15	12,36	7,04	19,40	1,22
C	225-230	0,46	0,72	23,80	67,44	4,40	2,13	1,51	3,64	0,28
			Сосняк с дубом чернично-волосистоосоковый (Рысин, 1974)							
A ₁	0-5	1,81		42,34	21,85	25,83	5,37	4,61	9,98	3,64
A ₁ -B	6-11	1,25		36,39	18,42	40,65	2,29	2,25	4,54	1,58
B ₁	16-24	0,84		31,83	14,08	49,08	1,52	2,66	4,18	1,07
B ₂	25-34	0,42		32,01	12,41	49,72	4,87	0,99	5,86	1,00
B ₃	35-45	0,60		35,09	19,71	33,18	11,42	0,60	12,02	0,76
B ₄	50-55	0,76		40,71	33,40	15,75	5,00	5,14	10,14	1,28
B ₅	60-70	2,14		37,47	14,39	27,70	7,40	19,04	26,44	2,83
B ₆	100-110	1,54		25,20	26,78	22,23	8,72	17,08	25,79	2,49
BC	150-160	1,95		25,58	26,29	29,44	4,62	14,07	18,69	2,06
			Не определялась							

Таблица 2

Химические свойства почв основных лесов

Горизонт	Глубина, см	Гумус, %	Азот, %	Поглощенные основания, мг-экв. на 100 г. почвы		Гидролитическая кислотность, мг-экв.	Степень насыщенности основаниями, %	Подвижные		рН
				Са	Мg			K ₂ O	P ₂ O ₅	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Сосняк зеленомошно-лишайниковый (Савельева, 1977)										
A ₁	2-10	1,19	0,06	0,1	0,6	3,3	10,8	1,6	1,5	3,9
B ₁	15-25	0,36	0,06	Следы	0,4	1,4	22,2	1,0	1,0	4,8
B ₂	40-50	0,22	0,04	Нет	0,3	0,8	20,0	1,0	0,8	4,9
B ₃	70-80	0,19	0,02	Нет	0,1	0,7	22,2	1,0	4,3	5,0
C	150-160	0,07	0,02	Нет	0,1	0,4	50,0	0,6	1,6	5,0
Сосняк молиново-черничный (Савельева, 1977)										
A ₁	7-12	3,29	0,13	0,1	0,9	15,2	6,2	4,0	1,3	2,9
A ₂	12-17	0,96	0,07	Следы	0,9	7,6	7,3	2,0	0,2	3,3
B ₁	25-30	0,70	0,07	Нет	0,4	5,4	18,2	2,0	1,5	4,4
B ₂	40-50	0,67	0,04	Нет	0,3	1,0	9,1	1,6	0,3	4,6
C	100-110	0,60	0,03	Нет	0,2	1,0	37,5	1,0	0,6	4,7
Сосняк с дубом костянично-разнотравный (Савельева, 1977)										
A ₁	5-10	1,65	0,11	0,6	0,2	5,0	15,0	3,6	3,3	3,5
B ₁	20-30	0,39	0,04	Нет	0,5	1,7	19,0	1,0	1,6	4,3
B ₂	55-65	0,24	0,04	Нет	0,5	1,2	33,0	1,0	0,2	4,7

Таблица 2 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Сосняк с дубом костянично-разногравный (Савельева, 1977)										
B ₃	100-110	0,24	0,03	0,2	0,2	0,6	45,0	1,0	0,8	4,9
C	155-165	0,30	0,02	Нет	0,4	0,9	30,8	1,0	1,6	4,5
C	186-190	0,30	0,02	0,8	1,0	3,8	33,3	3,6	3,0	4,0
C	210-220	0,09	0,02	0,1	0,6	1,1	52,2	1,6	1,3	4,4
Сосняк с дубом лещиновый чернично-разногравный (Рысин, 1974)										
A ₁	2-4	15,80	0,39	2,4	1,3	13,3	21	7,5	2,5	4,2
A ₁ B	4-10	1,62	0,05	0,5	0,1	4,6	11	1,0	3,9	4,6
B ₁	20-25	0,89	0,03	0,2	0,1	4,1	7	0,5	12,6	4,5
B ₂	40-45	0,31	0,01	0,2	0,1	1,3	19	Следы	13,3	4,9
B ₃	70-80	0,19	0,01	0,3	0,1	1,3	25	0,5	10,2	5,1
B ₄	130-140	0,13	0,01	0,5	0,2	1,1	39	0,8	4,6	5,3
C	180-190	0,08	0,01	0,34	0,1	0,7	41	0,5	6,6	5,6
Сосняк с липой разногравный (Рысин, 1974)										
A ₁	4-8	4,50	0,14	3,5	1,0	5,0	47	5,8	2,5	4,9
B ₁	25-35	0,07	0,03	0,2	0,1	1,7	15	0,5	9,6	5,0
B ₂	55-65	0,03	0,01	0,5	0,2	1,2	42	Следы	8,6	5,2
B ₃	85-92	0,01	0,01	0,6	0,4	1,4	40	0,6	9,9	5,4
B ₄	125-135	Нет	0,01	0,5	0,2	0,8	47	Следы	13,4	5,5
B ₅	160-170	0,01	0,01	0,3	0,1	0,6	42	Следы	34,4	5,5
B ₆	190-200	0,08	0,01	1,7	0,5	0,9	71	1,0	32,3	5,6
B ₇	210-215	0,31	0,02	6,6	1,1	2,9	74	2,3	20,8	5,0
C	225-230	Нет	0,01	1,0	0,2	0,9	56	0,5	24,0	5,2

(в нижней части почвенного профиля их содержание увеличивается до 90–95%). Содержание глинистых частиц только в гумусовом горизонте достигает 5–6%, а глубже обычно не превышает 3% (Савельева, 1980; Орлов, Васильева, 1980). Содержание гумуса в горизонте A_1 составляет от 1–1,5% (на буграх) до 3,5% (в западинах); уже в горизонте B_1 оно резко падает, а глубже постепенно уменьшается. Незначительно содержание азота (0,04–0,08% в A_1 , 0,02% – в B_1), а также обменных кальция и магния.

Древостой чисто сосновые, в третьем классе возраста сосна растет по II–III классу бонитета. Относительно успешно возобновляется только сосна, одиночно встречается подрост дуба, осины, березы. Подлесочные породы (можжевельник, рябина, ракитник) яруса подлеска не образуют вследствие своей малочисленности. В разреженном травяном покрове встречаются *Agrostis tenuis*, *Calamagrostis epigeios*, *Carex ericetorum*, *Solidago virgaurea*, *Hieracium umbellatum* var. *linearifolium*, *Koeleria glauca*, *Campanula rotundifolia*, *Dianthus arenarius*. Значительная часть поверхности почвы затянута лишайниками (*Cetraria islandica*, *Cladonia sylvatica*, *Cl. rangiferina*) и мхами (*Pleurozium schreberi*, *Dicranum undulatum* и др.).

В табл. 3 приводятся данные относительно распределения корней сосны (главной лесообразующей породы в этом типе леса) в верхнем метровом слое почвы. Наблюдения проводились в двух участках леса; они выявили определенные различия, обусловленные известной неоднородностью исследуемых биогеоценозов, но в обоих случаях очевидно, что основная масса корней всех выделявшихся фракций, как правило, размещается в верхних 30 см (фракция < 1 мм – 87 и 75%, фракция 1–2 мм – 78 и 65%, фракция 2–4 мм – 78 и 83%, фракция 4–10 мм – 95 и 59%, фракция > 10 мм – 95 и 40%). Здесь же находится 70–72% корней травянистых растений, приуроченных главным образом к верхним 10 см (53 и 43% от общего количества). Такой приповерхностный тип распределения корней свойствен не только сосняку зеленомошно-лишайниковому; та же тенденция, хотя и не столь резко выраженная, прослеживается и в большинстве других типов сосновых лесов.

На участках, где пятнами разрастается *Calamagrostis epigeios*, заметно меньше тонких корней сосны, но зато резко возрастает содержание корней травянистых растений, в первую очередь, разумеется, самого вейника наземного (табл. 4). Уже отмеченная тенденция приуроченности корней к самому верхнему слою почвы сохраняется и здесь.

Сосняк редкотравно-зеленомошный встречается на выровненных участках древних речных террас с дерново-слабоподзолистыми песчаными почвами на древнеаллювиальных песках с изредка наблюдаемыми на глубине 1–3 м супесчано-суглинистыми линзами, улучшающими водный режим и режим минерального питания. Содержание глинистых частиц уже не только в гумусовом горизонте, но и в верхних 50 см составляет около 5%. Несколько выше (по сравнению с сосняком зеленомошно-лишайниковым) содержание обменных кальция и магния.

В составе древостоя доминирует сосна, но есть также, хотя и очень немногочисленные, береза, осина, дуб. Они значительно уступают порода-эдификатору и по высоте. Бонитет сосны – I–IIa класса. Эти породы встречаются и в составе подроста.

Таблица 3

Содержание корней (г/м²) в почве сосняка зеленомошно-лишайникового

Глубина, см	Корни сосны, фракции, мм					Травянистые растения
	< 1	1-2	2-4	4-10	> 10	
Пробная площадь 5						
0-10	63,2	30,5	50,4	76,1	136,1	6,3
	54,6	36,2	55,9	61,3	47,3	53,4
10-20	19,5	23,5	10,6	33,0	130,4	0,9
	16,9	27,9	11,8	26,6	45,5	7,6
20-30	17,9	12,0	9,0	10,2	6,9	1,3
	15,5	14,2	10,0	8,2	2,4	11,0
30-40	6,0	6,9	5,4	1,7	3,5	1,0
	5,2	8,2	6,0	1,4	1,2	8,5
40-60	2,7	5,1	5,4	-	2,5	0,5
	2,3	6,0	6,0		0,9	4,2
60-80	3,1	2,6	4,6	1,0	3,3	0,2
	2,7	3,1	5,0	0,8	1,2	1,7
80-100	3,3	3,7	4,8	2,1	4,2	1,6
	2,8	4,4	5,3	1,7	1,5	13,6
0-100	115,7	84,3	90,2	124,1	286,9	11,8
	100	100	100	100	100	100
Пробная площадь 8						
0-10	27,8	15,7	29,0	26,2	17,0	12,8
	41,8	27,4	38,1	42,1	16,2	43,5
10-20	13,2	14,0	29,5	4,5	10,3	3,9
	19,9	24,4	38,8	7,2	9,7	13,3
20-30	9,1	7,6	4,6	5,7	14,5	3,8
	13,7	13,2	6,0	9,2	13,7	12,9
30-40	6,3	5,6	3,9	2,9	17,6	3,9
	9,5	9,8	5,2	4,7	16,6	13,3
40-60	5,6	8,4	4,6	6,6	19,4	3,8
	8,4	14,6	6,0	10,6	18,3	12,9
60-80	3,3	3,5	3,0	7,1	14,8	0,8
	5,0	6,1	3,9	11,4	14,0	2,7
80-100	1,1	2,6	1,5	9,2	12,2	0,4
	1,7	4,5	2,0	14,8	11,5	1,4
0-100	66,4	57,4	76,1	62,2	105,8	29,4
	100	100	100	100	100	100

Примечания: В этой и последующих таблицах в числителе абсолютно сухой вес, в знаменателе - % от общего веса.

Таблица 4

Содержание корней ($\text{г}/\text{м}^2$) в почве сосняка зеленомошно-лишайникового (вейниковая парцелла)

Глубина, см	Корни сосны, фракции, мм					Травянистые растения	
	< 1	1-2	2-4	4-10	> 10	Вейник	Прочие виды
0-10	$\frac{13,1}{93,6}$	$\frac{14,6}{61,8}$	$\frac{15,6}{63,9}$	$\frac{32,4}{68,1}$	$\frac{198,2}{100}$	$\frac{210,5}{50,6}$	$\frac{3,1}{62,0}$
10-20	$\frac{0,1}{0,4}$	$\frac{0,2}{0,8}$	$\frac{0,5}{2,0}$	-	-	$\frac{55,9}{13,4}$	$\frac{0,5}{10,0}$
20-30	$\frac{0,1}{0,4}$	$\frac{2,3}{9,6}$	$\frac{2,6}{10,7}$	$\frac{4,2}{8,8}$	-	$\frac{42,0}{10,2}$	$\frac{0,1}{2,0}$
30-40	$\frac{0,2}{1,4}$	$\frac{2,2}{9,4}$	$\frac{2,0}{8,0}$	$\frac{5,8}{12,2}$	-	$\frac{37,6}{9,0}$	$\frac{1,0}{20,0}$
40-50	$\frac{0,2}{1,4}$	$\frac{0,5}{2,0}$	$\frac{1,5}{6,1}$	$\frac{5,2}{10,9}$	-	$\frac{23,7}{5,7}$	$\frac{0,1}{2,0}$
50-60	-	$\frac{0,4}{1,7}$	-	-	-	$\frac{29,6}{7,1}$	$\frac{0,1}{2,0}$
60-80	-	$\frac{2,1}{9,2}$	$\frac{0,7}{2,9}$	-	-	$\frac{13,6}{3,3}$	$\frac{0,1}{2,0}$
80-100	-	$\frac{0,4}{2,8}$	$\frac{1,3}{5,5}$	$\frac{1,5}{6,2}$	-	$\frac{2,9}{0,7}$	-
0-100	$\frac{14,0}{100}$	$\frac{23,6}{100}$	$\frac{24,4}{100}$	$\frac{47,6}{100}$	$\frac{198,2}{100}$	$\frac{415,8}{100}$	$\frac{5,0}{100}$

Подлесок — с невысокой сомкнутостью (0,2–0,4), но с довольно разнообразным составом (можжевельник, ракитник, рябина; реже — крушина, жимолость лесная, калина, бересклет бородавчатый). Большим богатством (около 90 видов) отличается травяной покров несмотря на обычную разреженность (проективное покрытие — 15–20%); часто встречаются *Veronica incana*, *Rubus saxatilis*, *Calamagrostis epigeios*, *Pimpinella saxifraga*, *Pulsatilla patens*, *Viola arenaria*, *Sedum telephium*. В напочвенном покрове доминирует *Pleurozium schreberi* (проективное покрытие около 50%), тогда как лишайники встречаются лишь латками, хотя и довольно обычными, однако, имеющими небольшие размеры.

В сосняке редкотравно-зеленомошном основная масса корней также приурочена к верхним 30 см, но в целом их распределение по почвенному профилю является не столь резко меняющимся (табл. 5).

Сосняк с елью чернично-зеленомошный на древних террасах р. Оки протягивается неширокими полосами по берегам лесных ручьев. Почвы дерново-подзолистые, песчаные. Отличаются несколько повышенным содержанием глинистых частиц (до 10%) в горизонте A_1 , но уже на глубине

Таблица 5

Содержание корней ($\text{г}/\text{м}^2$) в почве сосняка редкотравно-зеленомошного, пробная площадь 4

Глубина, см	Корни сосны, фракции, мм					Травянистые растения
	< 1	1-2	2-4	4-10	> 10	
0-10	23,8	25,7	5,6	80,7	110,3	37,4
	38,6	39,8	42,4	47,7	63,3	64,8
10-20	16,6	12,7	28,8	53,1	44,7	5,9
	26,8	19,7	23,7	31,4	25,6	10,5
20-30	8,5	9,1	13,4	24,7	13,1	6,5
	13,8	14,1	11,0	14,6	7,5	11,1
30-40	4,6	3,9	7,4	2,3	1,6	3,4
	7,5	6,0	6,1	1,4	0,9	5,9
40-60	5,6	8,5	9,9	3,8	-	4,4
	9,0	13,2	8,2	2,2	-	7,6
60-80	1,7	2,8	6,0	2,8	3,1	-
	2,8	4,3	4,9	1,6	1,8	-
80-100	0,9	1,9	4,5	1,8	1,5	0,1
	1,5	2,9	3,7	1,1	0,9	0,2
0-100	61,7	64,6	121,6	169,2	174,3	57,6
	100	100	100	100	100	100

20-25 см оно снижается до 3-3,5%, а еще глубже до 1-2%. Запас элементов минерального питания по-прежнему остается очень незначительным, и изменения в составе и структуре растительности следует объяснить прежде всего более благоприятным водным режимом; достаточно сказать, что уровень грунтовых вод здесь постоянно находится на глубине 1-1,5 м.

Древостой отчетливо двухъярусный. В первом ярусе господствует сосна растущая по I-Ia классам бонитета (в возрасте 65 лет ее средняя высота - 25 м); к ней примешиваются береза и ель. Эти же породы образуют подчиненный полог и преобладают в составе возобновления, где сосны нет вовсе. Это позволяет предположить, что в ходе естественной динамики древостоев в данном типе леса ель постепенно заменит сосну.

В негустом подлеске - крушина, рябина, реже - бересклет, можжевельник, ракитник, заходящие сюда из более сухих сосняков. В травяном покрове преобладают виды - мезофиты: *Calamagrostis arundinacea*, *Convallaria majalis*, *Majanthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Luzula pilosa*. Почти сплошной покров образуют *Pleurozium schreberi* и *Dicranum undulatum*; небольшими куртинками растут *Polytrichum commune* и *Sphagnum girgensohnii*.

В этом типе леса для многих видов растений лесорастительные условия более благоприятны и верхний метровый слой почвы осваивается более

Таблица 6

Содержание корней (г/м²) в почве сосняка с елью чернично-зеленомошного, пробная площадь 10

Глубина, см	Корни сосны, мм					Травянистые растения
	< 1	1-2	2-4	4-10	> 10	
0-10	32,4	21,5	22,6	40,5	106,8	20,0
	37,5	22,3	30,8	24,6	22,5	31,4
10-20	17,2	16,5	19,3	55,3	306,8	16,4
	20,0	17,1	26,3	34,0	64,6	25,8
20-30	12,1	13,2	6,3	13,0	20,6	10,2
	14,0	13,7	8,6	7,3	4,2	16,0
30-40	11,1	12,4	4,2	7,4	3,5	5,1
	12,9	12,8	6,7	4,5	0,8	8,0
40-60	5,5	12,4	4,8	10,1	16,4	9,8
	6,4	12,8	6,5	6,2	3,5	15,5
60-80	2,4	6,6	5,0	13,4	7,7	1,7
	2,8	6,8	6,8	8,2	1,6	2,7
80-100	5,5	14,0	10,5	23,9	12,6	0,4
	6,4	14,5	14,3	15,2	2,7	0,6
0-100	86,2	96,6	73,4	164,2	474,8	63,6
	100	100	100	100	100	100

равномерно, хотя и в этом случае 60-75% запаса корней приходится на верхние 30 см (табл. 6).

Сосняк орляково-черничный занимает на древнеаллювиальных террасах выровненные и слегка повышенные места с уровнем грунтовых вод до 1,5 м; почвы дерново-средне- и сильноподзолистые, глеевые, песчаные. По сравнению с почвами трех предыдущих типов леса здесь большую выраженность имеют гумусовый, подзолистый и иллювиальный горизонты, причем для горизонта вмывания характерно повышенное (по сравнению с фоном почвенного профиля) содержание гумуса.

Древостой из сосны I класса бонитета; есть небольшая примесь березы и ели, иногда формирующей второй ярус. В составе малочисленного подраста — сосна, ель, береза, осина, дуб. Редко встречающиеся можжевельник, крушина и рябина яруса не образуют, но зато очень четко выраженную вертикальную структуру имеет травяно-кустарничковый покров. Видами-доминантами являются *Pteridium aquilinum* и *Vaccinium myrtillus*; им почти постоянно сопутствуют *Vaccinium vitis idaea*, *Luzula pilosa*, *Calamagrostis arundinacea*, *Majanthemum bifolium*, *Trientalis europaea*. Преобладание мезофитов и гигромезофитов обусловлено почти постоянно высокой влажностью почв в местообитаниях этого типа.

Под мхами находится 40-60% поверхности почвы; доминируют

Pleurozium schreberi и *Dicranum undulatum*, а в понижениях — *Polytrichum commune* и *Sphagnum girgensohnii*.

Сосняк молиниево-черничный близок предыдущему типу в том отношении, что также связан с участками, повышено увлажненными, но отличается худшей дренированностью, поскольку занимает центральные части обширных понижений. Отчетливо выражен микрорельеф — кочки и западины чередуются друг с другом. Почвы торфянисто-подзолистые, глеевые, песчаные, на древнеаллювиальных песках; глубина грунтовых вод — 30–150 см. Субстрат беден элементами минерального питания, в частности, обменные кальций и магний обнаружены только в верхних горизонтах почвы (Савельева, 1980). Уже на глубине около 20 см начинается иллювиальный горизонт.

Древостой сосновый, I—Ia бонитета, но в составе жизнеспособного подроста преобладают осина, береза и ель, тогда как подрост сосны, как правило, находится в неудовлетворительном состоянии.

В подлеске (сомкнутость 0,4–0,6) доминирует крушина. Доминантами травяно-кустарничкового покрова являются *Vaccinium myrtillus* и *Molinia caerulea* — мезогрофит, индуцирующий повышенную влажность почвы. Здесь же почти постоянно встречаются *Rubus saxatilis*, *Potentilla erecta*, *Lycopodium clavatum*, *Angelica sylvestris*, *Calamagrostis canescens*, *Vaccinium uliginosum*, *Ledum palustre*, *Viola palustris*.

Мозаичным становится моховой покров: на повышениях и выровненных микроучастках доминирует *Pleurozium schreberi*, а по западинам — *Polytrichum commune* с вкраплениями *Sphagnum girgensohnii*.

Сосняк с дубом косянично-разнотравный встречается на выровненных участках склонов с лесными бурями, оподзоленными, ненасыщенными, песчаными почвами на древнеаллювиальных песках. Содержание глинистых частиц в горизонте A_1 достигает 8%, но затем быстро убывает; однако на глубинах 1,5–2,5 м оно вновь возрастает в супесчано-суглинистых прослойках. Содержание гумуса остается невысоким даже в горизонте A_1 (2–3%); почва по-прежнему бедна элементами минерального питания, но супесчано-суглинистые прослойки повышают минеральные ресурсы этих местообитаний.

Древостой двухярусный. В первом ярусе — сосна с единичной примесью ели, березы, осины и дуба; она растет по I—Ia классу бонитета (в возрасте 80–100 лет средняя высота сосны 27,6–28 м при диаметре 42 см). Второй ярус образуют дуб и липа, резко уступающие сосне своими размерами (средняя высота — 7–11 м).

Нередко хорошо развит подлесок с преобладанием лещины; ей сопутствуют бересклет и жимолость. Травяной покров слагают мезофиты-мезотрофы, что свидетельствует о сравнительно высоком плодородии почвы. Высокую встречаемость имеют: *Rubus saxatilis*, *Calamagrostis arundinacea*, *Convallaria majalis*, *Vaccinium vitis idaea*, *Viola canina*, *Solidago virgaurea*. В группах липы обильно разрастается *Carex pilosa*.

Моховой покров практически полностью отсутствует, причиной чему является равномерно распределяющийся по поверхности опад лиственных пород, образующий довольно плотную подстилку.

Корни сосны и широколиственных пород (дуба, липы, лещины), как, впрочем, и травянистых растений особенно интенсивно осваивают при-

Таблица 7

Содержание корней ($г/м^2$) в почве сосняка с дубом лещиногового костяночно-разнотравного, пробная площадь 16

Глубина, см	Сосна, мм					Широколиственные породы				Травянистые растения						
						< 1	1-2	4-10	> 10	< 1	1-2	> 2	Ландыш	Вейник лесной	Прочие виды	
	< 1	1-2	2-4	4-10	> 10											
0-10	10,1 35,4	11,7 19,0	14,7 23,0	35,1 29,5	246,8 50,8	7,3 41,5	5,2 16,9	10,2 10,7	35,2 95,5	11,3 44,2	11,8 98,5					
10-20	5,7 20,0	8,8 14,3	11,8 18,2	39,2 33,0	46,1 9,5	3,0 17,0	5,5 17,9	30,5 31,8	0,9 2,8	6,9 27,1	-					
20-30	5,3 18,6	12,7 20,6	9,0 14,0	11,5 9,7	32,3 6,7	3,3 18,8	7,7 25,1	27,1 28,3	0,6 1,6	4,1 16,1	0,1 0,4					
30-40	2,9 10,9	10,2 16,6	13,3 20,7	21,2 4,9	19,3 4,0	1,6 9,1	5,5 17,9	11,5 12,0	0,1 0,1	2,5 9,8	0,2 1,1					
40-60	2,5 8,8	10,4 16,9	8,7 13,5	1,2 1,0	80,3 16,5	1,3 7,4	4,2 13,7	11,4 11,9	-	0,5 2,0	-					
60-80	1,6 5,6	6,3 10,7	4,7 7,2	9,2 7,8	58,8 12,1	0,2 1,1	1,4 4,6	2,7 2,8	-	0,1 0,4	-					
80-100	0,4 1,4	1,5 2,4	2,2 3,4	1,3 1,1	1,7 0,4	0,9 5,1	1,2 3,9	2,4 2,5	-	0,1 0,4	-					
0-100	28,5 100	61,6 100	64,4 100	118,7 100	485,3 100	17,6 100	30,7 100	95,8 100	36,9 100	25,5 100	12,1 100					

поверхностный, относительно мало мощный почвенный объем — именно тут они могут перехватить выпадающие осадки и питательные вещества, высвобождающиеся при разложении органики. Из табл. 7 отчетливо видно, что о какой-либо "ярусности" корневых систем в этом типе леса нельзя говорить не приходится. Несмотря на многопородный состав древостоя с редкими супесчано-суглинистыми условиями (мощная песчаная толща с редкими супесчано-суглинистыми прослойками) таковы, что основной лесорастительный "потенциал" сконцентрирован в верхних горизонтах почвы. Разумеется, корни и древесных, и кустарниковых, и ряда травянистых видов растений проникают отчасти и глубже 1 м, но там их запас составляет не более 5% от общего запаса даже в том случае, если в субстрате появляются супесчано-суглинистые прослойки и линзы, достигнув которых сосна дает характерные "метелки" корней.

Сосняк с липой разнотравный — один из типов леса, характерных для террас долины р. Москвы. Почва бурая лесная, оподзоленная, на мощных деллювиальных отложениях легкого механического состава с прослойками, выделяющимися на общем фоне повышенным содержанием глинистой фракции (до 20% вместо обычных 2—4%) и заметным увеличением элементов минерального питания, особенно кальция и магния.

Сосна в этих условиях отличается прекрасным ростом (бонитет I_a класса), достигая к 100 годам 28—30 м высоты. Второй ярус древостоя образует липа, постепенно догоняющая сосну по высоте (особенно в окнах) и со временем заменяющая ее, так как в сообществах этого типа из-за сильного затенения поверхности почвы полностью отсутствует сосновый подрост, что исключает естественное воспроизводство сосны. Там, где нет липы, сформировались группы рябины и лещины; есть также жимолость и бересклет. В хорошо развитом травяном покрове доминирует *Aegopodium podagraria*; ей сопутствуют *Rubus saxatilis*, *Viola mirabilis*, *Asarum europaeum*. Прежде была довольно обильна *Vaccinium myrtillus*, но по мере усиления затененности подпологового пространства встречаемость этого вида стала минимальной. Мхам принадлежит не более 5% поверхности почвы.

В табл. 8 приведены данные относительно распределения корней древесных и кустарниковых пород. Если максимальное содержание корней сосны всех фракций приходится на верхние 20 см, то корни липы размещаются в слое 20—30 см. К этому следует добавить, что распределение корней липы в пределах почвенного профиля более равномерно, т.е. липа по сравнению с сосной использует почвенную толщу более полно.

Корневые системы подлесочных пород также размещаются в основном в верхнем полуметровом слое почвы (точнее, в верхних 20—30 см). Здесь же сосредоточена основная масса корней травянистых растений; они плотно оплетают верхний 10-сантиметровый слой почвы, зачастую образуя почти дернину. Глубже 20 см корни этих растений встречаются очень редко, и это легко объяснимо, если принять во внимание тот факт, что именно верхние 20 см почвы обладают высоким содержанием элементов питания.

Как уже отмечалось, супесчано-суглинистые прослои оказывают определенное влияние на морфоструктуру корневых систем, но только основных лесобразующих пород — сосны и липы. Корни других растений, в том числе и кустарников, этих прослоев не достигают.

Таблица 8

Содержание корней ($г/м^2$) в почве сосняка с липой разнотравного

Глубина, см	Сосна, мм				Липа, мм				Прочие виды
	< 1	1-2	2-4	> 4	< 1	1-2	2-4	> 4	
0-10	15	14	13	155	5	4	1	1	176
	40	31	23	44	7	4	1	1	66
10-20	5	8	16	119	8	12	18	60	66
	14	17	27	33	11	14	18	15	25
20-30	6	14	13	59	27	25	45	252	15
	17	31	23	17	37	29	45	63	6
30-40	5	2	4	3	14	15	10	20	6
	14	4	7	1	20	17	10	5	2
40-50	2	1	2	1	6	7	5	11	1
	5	2	3	1	8	8	5	3	1
50-100	3	6	9	8	7	13	19	35	1
	8	13	15	2	10	16	19	9	1
100-150	1	1	1	12	5	10	2	19	1
	3	2	2	3	7	12	2	5	1
0-150	37	46	58	357	72	86	100	398	266
	100	100	100	100	100	100	100	100	100

В траншее, где проводился учет фитомассы корней, липа в каждом из 50-сантиметровых слоев превосходила по этому показателю сосну. Этот факт является еще одним подтверждением более высокой конкурентной способности липы в данном типе лесорастительных условий.

Сосняк с дубом лещиновый чернично-разнотравный, как и предыдущий тип леса, связан с древними террасами р. Москвы; почва бурая лесная, оподзоленная, супесчано-песчаная, на мощных древнеаллювиальных наносах. Древостой отчетливо двухъярусные; первый ярус — из 120-140-летней сосны с небольшой примесью березы; второй ярус образован корявым дубом, который на 40-60 лет моложе сосны и значительно уступает ей по высоте. Разреженный ярус образуют лещина и рябина, которым сопутствуют крушина, бересклет, жимолость. Очень неравномерен по составу и структуре травяно-кустарничковый покров, постоянно встречаются *Vaccinium myrtillus*, *Convallaria majalis*, *Calamagrostis arundinacea*, *Luzula pilosa*, *Rubus saxatilis*, *Fragaria vesca*, а также некоторые представители неморального комплекса видов: *Asarum europaeum*, *Stellaria holostea*, *Orobus vernus* и др. На почве небольшими пятнами растут зеленые мхи, главным образом *Pleurozium schreberi* и *Dicranum undulatum*.

Как видно из табл. 9, и здесь основная масса корней размещается в верхних 30 см почвенной толщи, но тем не менее последняя осваивается более полно, чем в ранее рассмотренных типах леса. Сходство наблюдается только

Таблица 9

Содержание корней (г/м²) в сосняке с дубом лещиновом чернично-разнотравном

Глубина, см	Сосна, мм				Прочие виды, мм		
	< 1	1-2	2-4	> 4	< 2	2-4	> 4
0-10	$\frac{35}{58}$	$\frac{33}{47}$	$\frac{43}{42}$	$\frac{168}{28}$	$\frac{155}{78}$	$\frac{26}{46}$	$\frac{29}{46}$
10-20	$\frac{10}{16}$	$\frac{8}{12}$	$\frac{13}{13}$	$\frac{92}{16}$	$\frac{15}{8}$	$\frac{10}{18}$	$\frac{17}{27}$
20-30	$\frac{3}{5}$	$\frac{4}{6}$	$\frac{6}{6}$	$\frac{37}{6}$	$\frac{7}{4}$	$\frac{5}{9}$	$\frac{2}{3}$
30-40	$\frac{3}{5}$	$\frac{4}{6}$	$\frac{6}{6}$	$\frac{33}{6}$	$\frac{7}{4}$	$\frac{6}{11}$	$\frac{2}{3}$
40-50	$\frac{3}{5}$	$\frac{4}{5}$	$\frac{6}{6}$	$\frac{31}{6}$	$\frac{5}{3}$	$\frac{5}{9}$	$\frac{2}{3}$
50-100	$\frac{4}{6}$	$\frac{8}{12}$	$\frac{15}{15}$	$\frac{116}{19}$	$\frac{4}{2}$	$\frac{3}{5}$	$\frac{9}{15}$
100-150	$\frac{3}{5}$	$\frac{8}{12}$	$\frac{12}{12}$	$\frac{119}{20}$	$\frac{2}{1}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{2}{3}$
0-150	$\frac{61}{100}$	$\frac{69}{100}$	$\frac{99}{100}$	$\frac{596}{100}$	$\frac{195}{100}$	$\frac{56}{100}$	$\frac{63}{100}$

в распределении наиболее тонких (менее 1 мм) корней сосны. Если же взять общую массу корней сосны, то в сосняке с липой в верхних 50 см почвы сосредоточено 92% корней, а в сосняке с дубом — только 65%; примерно равное количество корней (по 17—18%) приходится на слой 50—100 и 100—150 см. Корни прочих растений, в том числе и кустарниковых пород, сконцентрированы в верхних горизонтах.

Сосняк с дубом и липой лещиновый пролесниково-широкотравный замыкает экологический ряд возрастающего плодородия почв, встречается узкими полосами по закрайкам надпойменных террас, обычно на контакте с сырыми лугами и черноольшанниками. Почвы бурые лесные, оподзоленные, супесчаные, с близким уровнем грунтовых вод.

В сложном по составу и структуре древостое первый ярус образует сосна, второй ярус состоит из лиственных пород — березы, липы, дуба, и эти же породы формируют третий ярус, но здесь к ним примешиваются рябина и серая ольха. Ведущей подлесочной породой является лещина, растущая крупными раскидистыми кустами высотой 6—7 м; ей сопутствуют рябина, крушина, бересклет, жимолость. В почти сплошном травяном покрове доминирует *Mercurialis perennis*, зачастую образующий почти чистые заросли с проективным покрытием 90—95%. В числе прочих видов — *Aegopodium podagraria*, *Actaea spicata*, *Galeobdolon luteum*, *Thalictrum aquilegifolium*, *Asarum europaeum*, *Adoxa moschatellina*; местами

Таблица 10

Механический состав почв в ельниках и в производном липняке

Горизонт	Глубина, см	Гигро-скоп. влага, %	Фракции, мм					
			1-0,25	0,25-0,05	0,05-0,01	0,01-0,001	< 0,001	< 0,01
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Ельник с липой лещиновья широколиственно-зеленчуковый (Рысин, 1979)								
A ₁	8-13	1,32	19,53	17,53	45,10	16,70	1,16	17,18
A ₂	20-25	0,91	21,52	16,88	56,10	5,10	0,40	5,50
B	35-40	0,83	44,56	27,84	17,06	9,56	1,34	10,54
C	65-70	1,69	49,31	28,21	8,68	6,40	7,40	13,80
D	260-270	1,73	17,00	27,44	27,80	17,57	10,20	27,77
Ельник-черничник (Рысин, 1979)								
A ₁	4-10	1,11	46,10	22,24	20,42	5,24	2,00	11,24
A ₂	15-25	0,60	46,35	8,91	30,16	13,88	0,70	14,58
B ₁	60-70	0,40	59,54	17,76	14,26	6,06	0,38	6,44
B ₂	90-120	0,58	52,44	30,82	11,02	4,76	0,96	5,72
C	130-140	0,49	64,70	24,26	6,68	3,86	0,50	4,36
Ельник разнотравно-черничный (Рысин, 1979)								
A ₁ - A ₂	7-11	2,32	35,43	19,93	32,68	7,88	4,08	11,96
A ₂	14-19	1,45	15,54	15,72	65,00	3,00	0,74	3,74
A ₂ - B	25-30	0,87	16,00	16,06	56,52	4,56	0,90	5,46
B	50-60	2,50	42,95	21,05	9,02	11,18	15,80	26,98
C	90-100	1,82	50,25	27,25	5,52	4,26	12,72	16,98
D	140-150	0,23	79,22	16,68	0,90	0,20	3,00	3,20
Ельник с дубом зеленчуково-волосистоосоковый (Рысин, 1982)								
A ₁	0-5	1,23	11,98	30,22	35,28	19,00	3,52	22,52
A ₂	10-15	0,74	7,78	7,62	59,04	18,48	4,12	22,60
B ₁	20-25	0,67	6,29	7,71	65,20	17,60	3,20	20,80
B ₂	55-65	1,93	8,01	8,07	54,92	23,12	5,88	29,00
B-C	80-100	2,60	11,69	12,72	45,55	24,28	5,76	30,04
C	150-170	0,62	78,90	10,58	5,72	3,62	1,20	4,82
Ельник с кленом кислично-снытевый (Рысин, 1982)								
A ₁	0-5	1,79	12,23	12,35	56,92	17,08	1,42	18,50
A ₂	10-15	0,87	6,76	8,68	56,94	23,94	3,68	27,62
B ₁	25-30	0,49	7,75	12,93	56,92	19,84	2,56	22,40
B ₂	50-80	1,51	20,96	31,72	29,24	15,80	2,28	18,08
B-C	80-120	1,66	13,08	28,62	39,38	16,40	2,52	18,92
C	180-210	1,07	18,86	41,68	38,76	0,38	0,32	0,70

Таблица 10 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Липняк волосистоосоково-зеленчуковый (Рысин, 1979)								
A ₁	5-10	1,66	18,07	22,67	44,76	13,32	0,98	14,30
A ₂ - B	20-30	1,09	17,23	35,71	30,06	15,00	2,00	17,00
B ₁	45-50	0,62	10,90	13,36	53,64	19,00	3,10	22,10
B ₂	50-55	11,04	31,26	35,24	19,90	8,48	4,72	13,60
BC	85-90	1,44	17,53	30,87	34,90	13,16	3,54	16,70
C	125-130	0,77	26,12	38,66	21,66	8,96	4,60	13,56

обильна *Carex pilosa*. Растения характеризуются крупными размерами и темно-зеленой окраской, свидетельствующей о высоком содержании в почве усвояемых форм азота. И здесь основная масса корней сосредоточена в верхних горизонтах почвы, обладающих наибольшим плодородием.

Наблюдения проводились не только в коренных, но и производных сосняках, сформировавшихся в условиях, где климаксовым типом леса является ельник. Примером является сосняк с дубом чернично-волосистоосоковый, встречающийся на сложенных суглинистой мореной водоразделах. Почва бурая лесная, ненасыщенная, супесчано-суглинистая. Как видно из табл. 1, содержание илистой фракции увеличивается до 14-19%, начиная с 60 см. Близкое залегание суглинков, обладающих слабой водопроницаемостью, обуславливает длинное сохранение верховодки, что также является важным экологическим фактором.

Первый ярус древостоя образует сосна, второй — дуб и примешивающаяся к нему береза, осина, клен, рябина. В травяно-кустарничковом покрове "уживаются" такие различные по своей экологии виды, как *Vaccinium myrtillus* и *Carex pilosa*, что является одним из признаков антропогенной нарушенности растительности. В будущем ценотическое значение видов неморальной группы будет возрастать как результат ослабления эдификаторной роли сосны.

Наряду с сосновыми лесами местами проведения раскопок корневых систем растений служили и лесные биогеоценозы других формаций — еловые, дубовые, липовые, березовые, осиновые. Мы не имеем возможности дать хотя бы краткие характеристики всех объектов и ограничимся только основными типами, сообщив пупутно некоторые физические и химические показатели свойственных им почв (табл. 10-11).

Одним из характерных типов еловых лесов на моренных равнинах является ельник с липой **лещиновый широкоотравно-зеленчуковый**. Подстилающей породой служит супесчано-суглинистая, зачастую карбонатная морена, сверху прикрывая супесями или легкими суглинками. В этих условиях формируются дерново-средне- и сильноподзолистые почвы, отличающиеся повышенным плодородием.

Древостой — с преобладанием ели в первом ярусе и липы во втором. Отчетливо выражена парцеллярная дифференциация ценоза — еловые группы перемежаются с группами липы, к которой примешиваются дуб

Таблица 11

Химический состав почв в ельниках и в производном липняке

Горизонт	Глубина, см	Углерод, %	Азот, %	Обменные основания		Гидролитическая кислотность, мг-экв.	Степень насыщенности основными, %	Подвижные, по Кирсанову		pH
				Ca	Mg			P ₂ O ₅	K ₂ O	
Ельник с липой лещиновый кислично-зеленчуковый (Рысин, 1979)										
A ₁	8-13	0,09	0,26	0,6	0,4	10,0	8	1,3	2,3	4,3
A ₂	20-25	0,04	0,08	0,4	0,3	5,5	11	3,4	1,5	4,5
B	35-40	0,03	0,03	1,4	0,6	2,9	40	2,1	1,6	5,1
C	65-70	0,03	0,04	2,0	1,0	7,7	27	5,3	4,0	4,8
D	260-270	Следы	Нет	6,5	2,1	3,1	73	50,9	6,3	5,6
Ельник разнотравно-черничный (Рысин, 1979)										
A ₁ A ₂	7-11	2,70	0,18	1,6	0,7	20,5	9	Нет	1,7	4,0
A ₂	14-19	0,56	0,08	0,3	0,25	7,9	6	2,2	0,6	4,5
A ₂ B	25-30	0,20	0,04	0,3	0,15	5,6	8	1,4	0,5	4,5
B	50-60	0,16	0,02	2,0	1,4	11,6	23	2,0	3,2	4,7
C	90-100	0,13	0,01	1,55	1,1	10,9	19	2,7	2,2	4,7
D	140-150	0,05	Нет	0,30	0,1	1,8	16	6,9	Нет	5,5
Ельник с дубом зеленчуково-волосистоосоковый (Рысин, 1982)										
A ₁	0-5	2,40	0,14	2,1	1,3	Не опр.		1,3	4,1	4,7
A ₂	10-15	0,60	0,04	1,6	0,4	"		2,0	2,9	4,6
B ₁	20-25	0,44	0,02	1,8	0,4			1,7	1,8	5,2
B ₃	55-65	0,45	0,02	7,6	3,3			3,6	7,8	5,6
BC	80-100	0,46	0,03	10,6	6,1			2,3	8,9	6,2
C	150-170	0,46	0,02	3,5	1,5			4,1	2,9	5,8
Ельник с кленом кислично-снытевый (Рысин, 1982)										
A ₁	0-5	3,63	0,36	12,0	4,9	Не опр.		1,9	17,2	5,2
A ₂	10-15	0,85	0,06	4,3	0,9	"		1,6	3,8	5,3
B ₁	25-30	0,31	0,02	1,9	0,6			1,4	2,6	5,8
B ₃	50-80	0,34	0,02	7,0	4,0			1,1	6,5	5,4
BC	80-120	0,36	0,02	8,0	4,1			2,3	9,8	5,2
C	180-210	0,14	0,02	10,0	4,0			4,0	5,5	5,8
Липняк волосистоосоково-зеленчуковый (Рысин, 1979)										
A ₁	5-10	3,10	0,26	10,5	2,0	6,1	67	2,4	7,6	6,2
A ₂ B	20-30	1,04	0,11	4,3	1,0	6,9	43	1,7	3,8	5,5
B ₁	45-50	0,20	0,02	1,2	0,8	5,0	28	1,0	1,5	5,2
B ₂	50-55	0,19	0,03	2,7	1,2	8,5	31	1,5	2,4	4,9
BC	85-90	0,14	0,02	7,0	2,6	6,5	58	15,4	4,3	5,0
C	125-130	0,55	0,02	6,6	1,5	1,5	96	26,2	3,2	7,8

и клен. Подлесок густо разрастается в окнах, но под сомкнутым древесным пологом заметно редет. Два четко различимых подъяруса есть в травяном покрове; доминантами являются *Galeobdolon luteum* и *Oxalis acetosella*. Присутствуют *Aegopodium podagraria*, *Ajuga reptans*, *Asarum europaeum*, *Carex pilosa*, *Milium effusum*, *Stellaria holostea* и другие виды, характерные для богатых и влажных почв.

Ельник разнотравно-черничный обычен для флювиогляциальных равнин с очень сложными по механическому составу почвами и подстилающими породами; последними могут быть и сцементированные песчаные толщи с включениями суглинка, и переотложенная сильноопесчанная суглинистая морена, и пески. Почвы слабо- и среднеподзолистые, супесчаные и легкосуглинистые.

Древостои обычно не имеют примеси широколиственных пород, нет и хорошо развитого подлеска с преобладанием лещины. Для травяного покрова типично чередование куртин *Vaccinium myrtillus* и лугово-лесного разнотравья и злаков.

Представители неморальной группы видов обычно растут пятнами различных размеров, что придает травяному покрову комплексный характер. Около 10–15% поверхности почвы занимают зеленые мхи: *Pleurozium schreberi*, *Dicranum scoparium*, *D. undulatum*, *Hylocomium splendens*, *Mnium affine*, *Rodobryum roseum*.

Мы не приводим описаний производных липняков, дубняков, осинников и березняков, где также проводились раскопки корневых систем — это слишком увеличило бы объем данной главы. То, что местами таких раскопок служили многие и различные по своей природе и сохранности участки леса, позволило решить две задачи: получить описания морфологического строения подземных органов большого числа видов растений, типичных для травяного покрова лесов центра Русской равнины, и провести сравнительные наблюдения за изменчивостью этого строения у растений одних и тех же видов, но произрастающих в разных типах леса, на разных почвах, при неодинаковом характере рекреационного воздействия. Морфологическая характеристика систем подземных органов отдельных видов растений составляет основное содержание следующих разделов.

ОСНОВНЫЕ ТИПЫ МОРФОСТРУКТУРЫ ПОДЗЕМНЫХ ОРГАНОВ ЛЕСНЫХ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ

В 1936 г. в Хельсинки была опубликована работа "О корневых системах и распространении корней луговых растений в различных луговых местообитаниях" (Linkola, Tiirikka, 1936). В ней приведено морфологическое строение подземных органов 61 вида растений, многие из которых обитают не только на лугах, но и в лесах. Авторы сосредоточили свое внимание на определении длины и диаметра корней, глубины их проникновения в почву, ширины простираания, характера ветвления; наблюдения проводились в трех луговых сообществах: при доминировании кощачьей лапки (*Antennaria dioica*), белоуса (*Nardus stricta*) и тысячелистника (*Achillea millefolium*). Это позволило проследить изменения основных показателей подземной морфоструктуры отдельных видов при произрастании их в разных экологических условиях. Несколько ранее была опубликована аналогичная работа по 118 видам болотных растений (Metsävainio, 1931). Через 11 лет В.Кивенхеймо (Kivenheimo, 1947) дал описание корневых систем 57 видов травянистых растений, встречающихся в лесах. Исследования проводились в нескольких типах леса — кислотно-лишайниковом, папоротниковом, кислотно-черничном, черничном, брусничном, вересковом и лишайниковом, что позволило автору сопоставлять данные по отдельным видам, полученные в различных условиях местообитания: раздел "сравнение" есть в характеристике каждого вида. Программа исследований включала не только морфологические наблюдения, но и изучение анатомических особенностей подземных органов растений. Значительно шире, чем Линкола и Тирикка, Кивенхеймо использовал литературные источники.

Аналогичные исследования в нашей стране были выполнены Г.М. Зозулиным (1959) и В.Н. Голубевым (1962) в различных растительных сообществах на территории Центрально-Черноземного заповедника. Зозулиным описаны подземные органы 139 видов растений, Голубевым — 366 видов. Оба исследователя, работавшие в одном и том же узко ограниченном регионе практически в одно и то же время, не только дают зачастую весьма различные параметры морфоструктуры подземных органов для одних и тех же видов растений, но и по-разному определяют тип этой морфоструктуры. Это обстоятельство дает повод напомнить, что морфологическая характеристика подземной части растений того или иного вида должна базироваться на многочисленных наблюдениях несмотря на очевидную трудоемкость работы: раскопанные растения могут существенно отличаться друг от друга не только вследствие различных условий обита-

ния, но и в результате разного возраста, а, возможно, и в силу различных случайных причин. Далеко не разработанной проблемой является типизация и классификация систем подземных органов видов растений.

Г.Н.Высоцкий (1915), изучавший растительность южных степей, предложил следующую классификационную схему.

1. Осевые: а) стержнекорневые, б) кистекорневые.
2. Дерновые.
3. Ползучие: а) корневишные. б) корнеотпрысковые.
4. Луковичные, клубнелуковичные.

Л.И.Казакевич (1921) предложенную им систему основал на способности растений к вегетативному размножению, в связи с чем выделилось пять групп: 1) стержнекорневые (вегетативное размножение отсутствует); 2) дерновые; 3) луковичные и клубнелуковичные (в обеих группах вегетативное размножение выражено слабо); 4) корневишные и 5) корнеотпрысковые (вегетативное размножение протекает интенсивно).

В последующем к этой проблеме продолжали обращаться многие исследователи (Лавренко, 1935; Раменский, 1938; Шалыт, 1950, 1955; Зозулин, 1959; Голубев, 1962 и др.). Зачастую особенности морфоструктуры подземных органов растений используются в качестве одного из критериев при разработке систем жизненных форм растений. Вот как, например, выглядит такого рода классификация в трактовке Г.М.Зозулина (1959), выделяющего несколько групп видов с учетом их приспособления к удержанию за особью площади обитания.

1. Группа удерживающихся растений: глубокостержневые простые, глубокостержневые ветвистые, мелкостержневые простые, мелкостержневые ветвистые, мелкостержневые широкопростертые, стержнекорневые с приповерхностным кругом, пучковатокорневые простые, пучковатокорневые широкопростертые.

2. Группа продвигающихся растений: короткорневишные простые, массивнокорневишные простые.

3. Группа нарастающих растений: плотнодерновинные, рыхлодерновинные, дерновинные кольцевые.

4. Группа расползающихся растений: короткорневишные ветвящиеся, короткорневишные дерновинковые, массивнокорневишные ветвящиеся, стержнекорневые отпочковывающиеся, пучковатокорневые отпочковывающиеся, корневишные дернообразующие.

5. Группа перебрасывающихся растений: длиннокорневишные неветвящиеся.

6. Группа разбрасывающихся растений: столонообразующие, длиннокорневишные поверхностные, длиннокорневишные приповерхностные, длиннокорневишные глубинные, корнеотпрысковые.

Отдельно выделены три двулетника и один однолетник.

На ином подходе построена классификация морфологических типов структур подземных органов травянистых растений центральной лесостепи, предложенная Голубевым (1962). Критически оценивая классификационные разработки своих предшественников, он пришел к выводу, что основные категории корневых систем следует устанавливать по признаку их морфологического происхождения, выделяя при этом две основные совокупности видов: первичнокорневые и придатчнокорневые растения с про-

межучточной категорией растений, имеющих первичнопридаточную корневую систему. Для дальнейшего подразделения принимаются во внимание степень и характер ветвления корней, их пространственное положение, глубина проникновения в почву и ширина простирающихся в стороны корневых ветвей. Голубев предлагает основывать в первую очередь на их длине, различая коротко-, средне- и длиннокорневищные растения. В качестве особых биологических типов выделяются растения с корнями, образующими особые типы корневых систем: корнеотпрысковые, надземностолончатые и ползучие. В целом предложенная им классификация выглядит следующим образом.

1. Полукустарники и полукустарнички: стержнекорневые с максимальным разветвлением главного корня в верхней части, стержнекорневые многоосевые ветвистые, стержнекорневые длиннокорневищные, стержнекорневые кистеобразные, стержнекорневые корнеотпрысковые.

2. Поликарпические травы

Растения стержнекорневого ряда

Короткорневищные: стержнекорневые простые, стержнекорневые многоосевые простые, стержнекорневые с максимальным разветвлением главного корня в нижней части, стержнекорневые с максимальным разветвлением главного корня в средней части, стержнекорневые с максимальным разветвлением главного корня в верхней части, стержнекорневые многоосевые ветвистые, стержнекорневые корнеотпрысковые.

Длиннокорневищные: стержнекорневые простые, стержнекорневые с максимальным разветвлением стержневых корней в нижней части, стержнекорневые с максимальным разветвлением стержневых корней в верхней части, стержнекорневые многоосевые ветвистые.

Стержне-кистеобразные растения: пучковатокорневые, горизонтальнопростертые, универсальные.

Растения кистеобразного ряда

Типичные кистеобразные: собственно кистеобразные (пучковатокорневые, горизонтальнопростертые, универсальные), кистеобразные клубневые (пучковатокорневые, горизонтальнопростертые, универсальные), кистеобразные корнеотпрысковые (горизонтальнопростертые, универсальные), корневищно-луковичные (универсальные), луковичные (горизонтально-простертые, универсальные), клубне-луковичные (универсальные).

Дерновинные: рыхлокустовые (пучковатокорневые, универсальные), плотнокустовые (пучковатокорневые, универсальные), короткоползучие (пучковатокорневые, универсальные).

Удлиненноосевые: длиннокорневищные (пучковатокорневые, универсальные), ползучие с многолетними и малолетними стелющимися побегами (пучковатокорневые), подземностолончатые (пучковатокорневые, универсальные), надземностолончатые (пучковатокорневые, универсальные).

3. Многолетние и малолетние монокарпики: стержнекорневые простые, стержнекорневые многоосевые простые, стержнекорневые с максимальным разветвлением главного корня в верхней части, стержнекорневые многоосевые ветвистые, стержнекорневые многоосевые ветвистые с клубнями, стержне-кистеобразные.

4. Однолетники: стержнекорневые простые, стержнекорневые многоосевые простые, стержнекорневые с максимальным разветвлением главного корня в нижней части, стержнекорневые с максимальным разветвлением главного корня в верхней части, стержнекорневые многоосевые ветвистые, стержне-кистекарневые.

Классификация приведена нами в ее полном виде потому, что она до сих пор является наиболее детальной. В своей работе мы не стремились к разработке какой-то принципиально новой и оригинальной классификации и поставили перед собой в качестве главной задачи описание морфоструктуры подземных органов тех видов растений, которые были объектами наших наблюдений. Поэтому мы ограничились выделением только основных типов морфоструктуры, используя при этом следующую схему.

А. Разнотравие

1. Стержнекарневые: короткокарневищные, среднекарневищные, корнеотпрысковые.

2. Стержне-кистекарневые.

3. Кистекарневые: короткокарневищные, среднекарневищные, длиннокарневищные, ползучие, надземные, клубневые.

Б. Злаки

Рыхлокустовые, плотнокустовые, длиннокарневищные.

В. Осоки

Короткокарневищные, среднекарневищные, длиннокарневищные.

Г. Кустарнички и полукустарнички

Как можно видеть, нами использованы показатели, характеризующие, с одной стороны, подземные побеги, а с другой — корни растений. Нельзя не согласиться с Голубевым (1962), который отмечал, что природное разнообразие форм подземных органов растений всегда богаче, чем это определяется любой исследованной системой, тем более что наблюдаются переходы от одного типа структуры к другому. По-видимому, разработка детализированной классификации типов морфоструктуры подземных органов растений является пока делом будущего. Сейчас же важно накапливать фактический описательный материал, характеризующий возможно большее число видов растений, произрастающих в различных условиях местобитания, в различных растительных сообществах. Как уже отмечалось, нельзя ограничиваться описанием одного, двух и даже нескольких особей, взятых из одного и того же места; нужны множественные наблюдения для того, чтобы составить достаточно полное представление о морфоструктуре подземных органов вида, о ее экологической и возрастной изменчивости. По многим видам такого рода данными мы еще не располагаем.

Коротко о выделенных нами основных типах морфоструктур. Группа стержнекарневых видов имеет главным и общим признаком наличие стержневого корня, сохраняющегося на протяжении всей жизни растения. В составе группы мы выделяем две основные подгруппы: стержнекарневые короткокарневищные (длина корневища менее 10 см) и стержнекарневые среднекарневищные (длина корневища более 10 см). Впрочем, надо отметить, что между этими двумя категориями не всегда можно провести гра-

ницу; один и тот же вид, будучи типично короткорневищным на открытом месте, обладает хорошо выраженными удлинёнными подземными побегами в тех случаях, когда растения обитают под пологом леса.

И.Г. Серебряков и Т.И. Серебрякова (1956), характеризуя особенности формирования подземных осевых органов у травянистых многолетников, определяют корневище как "подземный или ползучий по поверхности почвы побег, выполняющий функции отложения запасов, возобновления и, частично, вегетативного размножения" (с. 67); корневище функционирует в течение многих лет, нарастая верхушкой и отмирая в старой части. Последнее обстоятельство, по мнению авторов, не позволяет считать корневищами подземные побеги стержнекорневых растений, которые нарастают, но не отмирают в своей базальной части, чем определяется целостность особи на протяжении всей ее жизни; такие многолетние осевые органы в отличие от собственно корневища предлагается называть "каудексом". Каудекс является стеблевой частью "стеблекорня" (Федоров, Кирпичников, Артюшенко, 1962). Однако, если обратиться к литературе последних лет, то видно, что большинство авторов по-прежнему называет "корневищем" подземно-стеблевую часть стержнекорневых растений. Например, описывая морфологическое строение жабрицы порезниковой [*Seseli libanotis* (L.) Koch] — типично стержнекорневого многолетнего травянистого растения, — А.М. Былова (1983) пишет о вертикальных корневищах с хорошо заметными годичными приростами и пазушными спящими почками. В другой статье, также посвященной этому виду (Былова, Тихомиров, 1978), указывается, что у жабрицы порезниковой подземная часть моноподиально нарастающего полициклического побега превращается в вертикальное корневище. Начало ему дает гипокотиль, а последующий рост осуществляется за счет ежегодных приростов осевой части побега. По числу годичных рубцов на корневище можно определить возраст особи (Работнов, 1947, 1949, 1950, 1960). О каудексе у жабрицы порезниковой, по мнению А.М. Быловой и В.Н. Тихомирова, можно говорить только тогда, когда корневище ветвится. И.Ф. Сацыперова (1975), описывая борщевик сибирский (*Heraclium sibiricum*), определяет его как длительно вегетирующее травянистое растение со стержнекорневой системой, имеющее короткое корневище — одноглавое или многоглавое, — образующееся из остаточных частей ортотропных ди- или полициклических побегов, сохраняющих связь с сильно разросшимся гипокотилем. И.М. Ермакова (1983), характеризуя тот же вид, сначала пишет о формировании дву- или многоглавого каудекса, обычного для средневозрастных генеративных растений, но для особей последующих онтогенетических состояний сообщает только о наличии корневища.

Принимая во внимание существующую несогласованность позиций, мы посчитали целесообразным использовать в нашей работе термин "корневище" и применительно к стержнекорневым растениям, тем, более что, как отмечают И.Г. Серебряков и Т.И. Серебрякова (1965), и корневище, и каудекс (в их понимании) сходны между собой и функционально, и морфологически.

Большая часть наблюдавшихся нами стержнекорневых растений имела укороченные (не более 10 см) подземные побеги и поэтому отнесена к категории короткорневищных, но несколько видов (преимущественно из рода *Dianthus*) обладают способностью к формированию удлинённых под-

возобновления и размножения. Корневищной (геофильной) фазе развития побега всегда предшествует фаза надземного побега (фотофильная), первоначально ортотропное положение побега меняется на плагиотропное. Во втором случае корневища представляют собой специализированные подземные побеги, которые лишь в ходе онтогенеза выходят на поверхность, развиваясь далее как надземные побеги. Существуют корневища смешанного происхождения (Серебряков, Серебрякова, 1965). Различен способ нарастания корневищ — они могут быть моно- и симподиальными. Неодинаковы скорость и направление роста корневищ, их способности к ветвлению, по-разному выполняется функция "запасания" и т.д.

Однако, как уже отмечалось, мы не ставим перед собой задачи разработки детальной классификации типов морфоструктур подземных органов и в данном случае приняли в известном смысле формализованный подход, включив в подгруппу кистекорневых короткокорневищных растений виды, у которых система подземных органов состоит из короткого (менее 10 см в длину) корневища и обычно многочисленных придаточных корней. Подгруппа среднекорневищных растений объединяет виды, у которых длина живого корневища составляет несколько десятков сантиметров; у длиннокорневищных растений протяженность подземного побега может достигать нескольких метров. Способность в относительно короткое время осваивать значительные пространства под пологом леса превращает длиннокорневищные виды в мощных конкурентов; зачастую они имеют значение доминантов и субдоминантов, образуя заросли с высоким проективным покрытием.

Отличительной особенностью большой группы кистекорневых растений является наличие быстро растущих плагиотропных побегов с удлиненными междоузлиями; побеги интенсивно укореняются. В короткое время образуются клоны, идет усиленное вегетативное размножение, ведущее к "освоению" новых площадей. Среди этих видов Т.И. Серебрякова (1981) предложила различать три основные категории.

1. Растения, "ползущие всем телом".
2. Растения, формирующие специализированные плети с зелеными ассимилирующими листьями.
3. Растения, образующие специализированные надземные столоны ("усы"), с укореняющимися дочерними растениями.

У растений первой группы ползущие побеги неспециализированные, более или менее однотипные; неспециализированным является и вегетативное размножение, обусловленное постепенной партикуляцией, происходящей по мере отмирания более старых участков системы побегов. Для растений второй группы характерно наличие плетей, которые перекидываются на некоторое расстояние и укореняются на концах, образуя дочерний парциальный побег или куст, способный вскоре обособиться и приобрести самостоятельность. Укоренение происходит достаточно интенсивно; побеги, хотя и не очень четко, подразделяются на ортотропные и плагиотропные; быстрым отмиранием последних обусловлено вегетативное размножение. У растений третьей группы побеги очень слабые, быстро разрушающиеся, в результате чего обособляются дочерние розетки, а вегетативное размножение протекает особенно интенсивно. Следуя В.Н. Голубеву (1961, 1962), Т.И. Серебрякова (1981) особо выделяет категорию "короткоползущих растений", ко-

торые морфологически ближе к "плетеносным", а по стратегии роста — к "ползушим всем телом". Мы выделяем только две основные группы: ползучие (к ним отнесены наземно-, подстилично- и приповерхностно- ползучие растения) и надземностолонные виды.

В.Р. Вильямс (1922) подразделил злаки на три основные группы: рыхлокустовые, плотнокустовые и корневищные. Т.И. Серебрякова (1971) характеризует эти группы следующим образом.

Рыхлокустовые растения — с экстравагинальными боковыми побегами, отходящими от материнских под углом менее 90° и имеющими короткие дугообразные подземные основания; узел кушения находится под землей.

Плотнкустовые растения — с боковыми побегами, как интра-, так и экстравагинальными, растущими параллельно материнским; горизонтальная часть у побегов практически отсутствует, узел кушения находится обычно на уровне почвы или несколько выше.

Корневищные растения — с экстравагинальными боковыми побегами, отходящими от материнских почти перпендикулярно, с длинными горизонтальными подземными участками.

Это деление, глубоко продуманное и хорошо аргументированное, в течение долгого времени сохраняет популярность и с некоторыми модификациями (или вообще без них) используется многими авторами.

В своей монографии Серебрякова (1971) пишет, что разделение семейства злаковых на жизненные формы следует начинать с деления их по признаку наличия или отсутствия розеточной фазы в развитии побега; этот признак имеет важное значение для эволюционной оценки вида и с ним тесно коррелирует ряд других морфологических признаков. Разделив злаки на две основные категории — безрозеточные и розеткообразующие, — а в их пределах — на древесные формы, травянистые многолетники и однолетники, — только уже на следующем этапе классификации Т.И. Серебрякова (1971) подразделяет виды по способу кушения и форме роста на рыхлокустовые, дерновинные, корневищные и т.д. Поскольку для нас особый интерес представляли именно два последних признака, то мы полностью приняли классификацию В.Р. Вильямса, которая, как уже указывалось, предусматривает выделение трех основных групп злаков: рыхлокустовых, плотнокустовых и корневищных. Все злаки, которые были объектами наших наблюдений, являются травянистыми многолетниками.

При описании осок мы приняли в качестве основного признака длину живой части подземного побега; по этому показателю осоки подразделены на коротко, средне и длиннокорневищные.

В заключение рассматриваются группы кустарничков и полукустарничков.

МОРФОСТРУКТУРА ПОДЗЕМНЫХ ОРГАНОВ ВИДОВ ТРАВЯНОГО ПОКРОВА В ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВАХ

РАЗНОТРАВИЕ

Стержнекорневые виды

ACHYROPHORUS MACULATUS (L.) SCOP – ПАЗНИК КРАПЧАТЫЙ

Вид принадлежит к числу типично "боровых" видов и нередко встречается в сосняках зеленомошно-лишайниковых, брусничных и ракитниковых, т.е. в светлых суховатых сосновых лесах с относительно разреженным травяным покровом, а также в составе некоторых луговых и степных сообществ. Заметно отрицательно реагирует на вытаптывание несмотря на то, что листья образуют розетку, довольно плотно прижатую к поверхности почвы.

Наши наблюдения за развитием всходов пазника крапчатого в условиях лесного питомника показали, что проростки формируют короткий, несколько утолщенный гипокотиль, переходящий в тонкий длинный главный корень, углубляющийся в почву. Осенью благодаря контрактильной способности корня розетка листьев оказывается плотно прижатой к поверхности почвы (Рысина, 1973). Это же явление отмечено Л.С. Мусиной (1975), изучавшей онтогенез и возрастные особенности пазника крапчатого в условиях остепненных лугов Горного Алтая. По ее наблюдениям, уже в первый год жизни главный корень ветвится, образуя боковые корни второго порядка. На второй год длина главного корня увеличивается до 10–12 см. У растений третьего года жизни происходит заметное утолщение главного корня, причем боковые корни отмирают; сам корень все глубже уходит в почву. Контрактильная способность главного корня сохраняется, на что указывают поперечные морщинки на его базальной части – в результате ось розеточного побега постепенно втягивается в почву. Придаточных корней при этом не образуется.

У взрослых генеративных растений хорошо различимо короткое (1–3 см при диаметре 6–8 мм) ортотропное корневище, которое нерезко переходит в темно-коричневый главный корень. В сосняке редкотравно-зеленомошном, где нами раскопано большое число растений пазника, только однажды был обнаружен главный корень, идущий почти вертикально вниз; в остальных случаях уже на небольшой глубине этот корень начинал ветвиться, а образовавшиеся ветви направлялись косо вниз. В.Н. Голубев (1962) считает, что морфоструктура корневой системы пазника в значительной степени определяется возрастом растения – у молодых особей формируется прос-



Рис. 1. Пазник крапчатый в сосняке редкотравно-зеленомошном

тая стержневая корневая система, но позднее она усложняется. Кивенхеймо (Kivenheimo, 1947) различал для растений этого вида три типа корневых систем: 1) стержневой корень идет почти вертикально вниз, но на глубине 8–10 см делает изгиб, а затем оканчивается, как обрубленный; от конца отходит 6–10 корней следующего порядка; 2) стержневой корень на глубине 8–10 см делится на 2–3 крупные ветви; 3) разветвление главного корня происходит уже на глубине 1–2 см, далее идут 2–3 корня примерно одинаковой длины. Наблюдения, которые велись нами в условиях лесного питомника, подтверждают точку зрения В.Н. Голубева – молодые особи обладают хорошо выраженным главным корнем, но спустя несколько лет он начинает ветвиться (Рысина, 1973).

В сосняке редкотравно-зеленомошном глубина проникновения корней пазника составляет 40–50 см. По данным Линкола и Тиirikка (Linkola, Tiirikka, 1936), на лугу с преобладанием кошачьей лапки глубина корневых окончаний пазника достигала 70–80 см. В.Н. Голубев для разнотравно-злаковой степи называет значительно большую цифру – до 175 см.

Боковые корни у наблюдавшихся нами растений обычно были не длиннее 10 см при диаметре у основания 0,4–0,7 мм. Длина корней 3-го порядка – 0,5–2 см, 4-го порядка – до 0,5 см; диаметр составлял соответственно 0,2–0,3 мм и 0,1 мм. Корни светлоокрашенные, заметно извилистые, хрупкие. Голубев (1962) указывает, что в основании главного корня возможно развитие приповерхностных коротких недолговременно живущих корней, но нами это явление не наблюдалось (рис. 1). Ширина простирания корней – 30–60 см.

Таким образом, можно сделать вывод, что у пазника крапчатого в зависимости от возраста растений и условий местообитаний может несколько видоизменяться морфоструктура системы подземных органов (интенсивность ветвления главного корня, глубина проникновения корней), но тип ее остается одним и тем же – стержнекорневой.

Что же касается жизненной формы пазника крапчатого, то, по мнению Л.С. Мусиной (1976), на разных этапах онтогенеза, а также в разных условиях местообитания она тоже может меняться: в одних случаях растения этого вида имеют стержнекорневой монохазально-каудексный габитус, в других – это стержнекорневой дихазально-каудексный гемикриптофит, в третьих – стержнекорневой геофит. У стареющих особей подземная побеговая часть представляет собой многоглавый каудекс, есть придаточные корни. У сенильных растений могут образовываться самостоятельные партикулы (Мусина, 1975).

Angelica sylvestris L. – Дудник лесной

Вид с широкой фитоценотической амплитудой, встречающийся во многих типах леса из самых разных формаций и в различных условиях местообитания: в сосняках – от зеленомошников и брусничных до сложных и хвощово-сфагновых, в ельниках – от брусничных и черничных до приручевых и т.д., монокарпик.

Кивенхеймо (Kivenheimo, 1947) выделяет три основные формы корневой системы дудника лесного: 1) главный корень направлен вертикально вниз, 2) базальная часть главного корня направлена вертикально вниз, но от нее в горизонтальном направлении отходят несколько крупных корней, 3) главный корень с самого начала растет в горизонтальном направлении. Имеется и ряд промежуточных форм. Голубев (1962) для дубравы описывает только один тип морфоструктуры корневой системы – главный корень идет вертикально вниз, а от его базальной части отходит несколько недлинных корней, направленных горизонтально или под небольшим углом книзу. Этот же автор отмечает наличие крупных придаточных корней, расходящихся в стороны от короткого ортотропного корневища и усиленно ветвящихся.

Наблюдая дудник лесной в условиях питомника и в разных местообитаниях под пологом леса, мы установили, что всходы его имеют хорошо выраженный главный корень длиной 5–6 см, заметно утолщающийся к концу лета. У иматурных растений главный корень – короткий, конусовидно утолщенный, с большим числом боковых корней (Рысина, 1973). У взрослых растений отчетливо выраженный главный корень наблюдается не все-

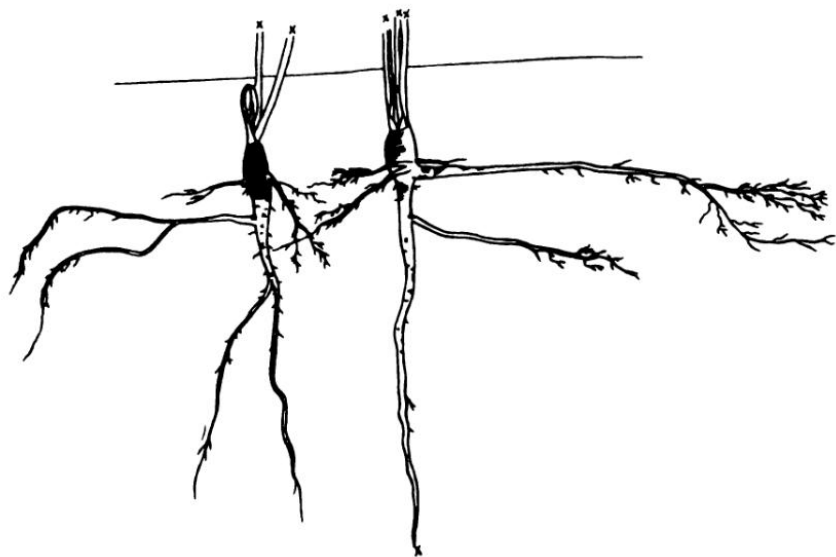


Рис. 2. Дудник лесной в сосняке с дубом лещиновом чернично-разнотравном

да, причем очень редко он направлен вертикально вниз (рис. 2); чаще он занимает в почве горизонтальное положение. Очень часто главный корень вообще не выражен, его заменяют несколько крупных, горизонтально направленных корней разной длины, неоднократно ветвящихся до 4–5 порядков, а по данным Кивенхеймо (Kivenheimo, 1947) – и до 7-го порядка включительно.

Наши наблюдения (табл. 12) не установили каких-либо специфических различий в биометрических показателях подземных органов дудника лесного в различных типах леса. Наиболее длинными (до 1 м) корни были в сосняке с дубом, наиболее интенсивное ветвление (до 5-го порядка) – в сосняке разнотравно-брусничном и в осиннике волосистоосоковом. Следует отметить, что в условиях сильного вытаптывания (березняк злаково-разнотравный) интенсивность ветвления заметно сокращается, а протяженность даже самых крупных корней уменьшается до 15–20 см, что свидетельствует об относительно невысокой антропоустойчивости этого вида; хрупкие наземные побеги тем более не выдерживают даже незначительного вытаптывания.

Различны данные о глубине и ширине простираения корневых систем дудника лесного. По данным Кивенхеймо (Kivenheimo, 1947) глубина корней этого вида и в кислично-черничном, и в папоротниковом типах не превышает 30 см, а ширина – от 65 до 100 см. По данным Голубева (1962), главный корень дудника в дубовом лесу достигает метровой глубины, а ширина простираения корневой системы – 2 м. По нашим наблюдениям, проведенным в ряде типов леса с разными почвами, корневая система дудника лесного размещается в верхнем 20-сантиметровом слое почвы, причем основная масса корней не заглубляется более 10 см; ширина простираения не превышает 80 см, но чаще имеет меньшие величины. Вегетативным путем дудник

Таблица 12

Биометрические показатели подземных органов дудника лесного

Тип леса	Корневище	Корни, порядок				
		1-й порядок	2-й порядок	3-й порядок	4-й порядок	5-й порядок
Сосняк разнотравно-бруснич- ный	$\frac{1}{20}$	$\frac{70}{10}$	$\frac{20-30}{1-3}$	$\frac{10-15}{0,5}$	$\frac{1-2}{0,2}$	$\frac{0,5}{0,1-0,2}$
Сосняк с дубом лещиновый чернично-разнотравный	$\frac{2}{15}$	$\frac{100}{10}$	$\frac{5-15}{1-1,5}$	$\frac{2-6}{0,4}$	$\frac{0,2-1,0}{0,1-0,2}$	-
Сосняк с липой чернично- разнотравный	$\frac{5}{20}$	$\frac{40}{10}$	$\frac{5-30}{0,5-1}$	$\frac{1-4}{0,2-0,4}$	$\frac{0,2-0,5}{0,1-0,2}$	-
Сосняк с дубом лещиновый пролесниково-широко- травный	$\frac{3}{15}$	$\frac{50}{5-6}$	$\frac{5-20}{2-3}$	$\frac{2-5}{0,2}$	$\frac{0,5-1,0}{0,1}$	-
Березняк с елью широко- травный	$\frac{1}{10-20}$	$\frac{20-40}{7-10}$	$\frac{1-2}{0,2-0,4}$	$\frac{0,3-0,6}{0,1-0,2}$		-
Березняк лещиновый волосистоосоковый	$\frac{0,5-1}{15}$	$\frac{10-20}{5-8}$	$\frac{5-15}{0,7-1}$	$\frac{1-3}{0,3}$	$\frac{0,5-1,0}{0,1-0,2}$	-
Осинник волосистоосоковый	$\frac{4}{15}$	$\frac{60}{8-10}$	$\frac{5-10}{1}$	$\frac{2-4}{0,2-0,4}$	$\frac{0,5-0,6}{0,1-0,2}$	$\frac{0,1-0,2}{0,1}$

Примечание: в этой и в последующих аналогичных таблицах в числителе указана длина (см), а в знаменателе — диаметр (мм).

лесной не размножается, но на коротком (1–2 см, редко до 4–5 см) ортотропном корневище имеются почки, которые могут начать рост после повреждения главной оси наземного побега или после скашивания розетки прикорневых листьев (Бельков и др., 1974).

Anthriscus silvestris (L.) Hoffm. — Купырь лесной

Встречается на лугах и в различных типах леса — по лесным опушкам, дорогам, в окнах и т.д. Значительная полиморфность в различных условиях местообитания обусловила неодинаковость его описания различными авторами. На начальных этапах онтогенеза растение обладает отчетливо выраженным главным корнем; уже к концу первого вегетационного периода его базальная часть заметно утолщается, а у растений второго года жизни главный корень приобретает форму конусовидного утолщения ("клубнекорень", по: Г.М. Зозулин, 1959)) с диаметром до 7–8 мм. Хорошо заметная морщинистость поверхности корня свидетельствует о его способности к сокращению, в результате чего основание надземного побега постепенно втягивается в почву. У основания материнского побега формируются дочерние пазушные побеги, способные давать немногочисленные придаточные корни, также обладающие контракильностью (Нухимовский, 1973). Макорни, также обладающие контракильностью (и надземный теринская особь после цветения и плодоношения отмирает (и надземный побег, и главный корень); происходит так называемая некротическая партикуляция, в ходе которой образуется несколько партикул — дочерних осо-

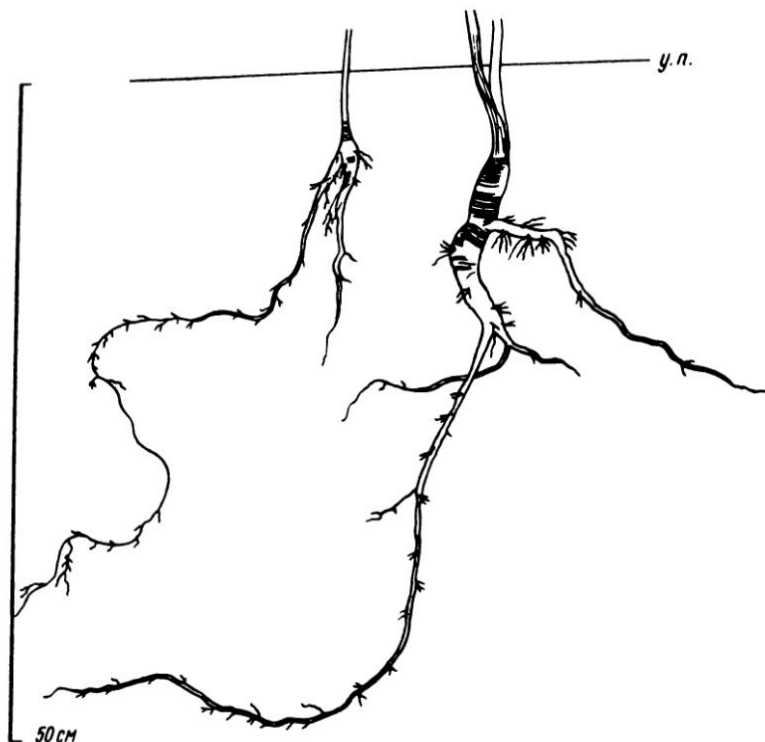


Рис. 3. Купырь лесной в сосняке с липой чернично-разнотравном

бей с системами придаточных корней; эти особи в свою очередь являются монокарпиками и после плодоношения отмирают. По данным Е.Л. Нухимовского (1973), в одном клоне купыря может насчитываться до 30 особей; почти вдвое большую цифру называет Т.А. Работнов (1950б). Процесс вегетативного размножения не сопровождается активным расселением по площади, так как клонисты неподвижны или очень малоподвижны (Нухимовский, 1973).

В лесу растения в течение ряда лет могут не цвести, и главный корень достигает зачастую больших размеров. Его утолщенная часть имеет в длину около 10 см при диаметре 1 см. Горизонтально и наклонно отходят немногочисленные крупные боковые корни, в свою очередь, неоднократно ветвящиеся. Обычная длина корней следующих порядков 1- 3 см, 0,5-1,0 см и 2-4 мм. Окраска корней светловато-желтая.

В различных типах леса мы наблюдали различные морфы корневых систем. В сосняке с липой чернично-разнотравном корневая система купыря лесного имеет отчетливо стержневой характер (рис. 3); главный корень углубляется на 40-60 см. Напротив, в сосняке с дубом лещиновом чернично-разнотравном главный корень на глубине 10 см разветвляется на несколько крупных корней, растущих в горизонтальном направлении. В сосняке с дубом лещиновом пролесниково-широкотравном главный корень достигает глубины 15-25 см, но дает до 10 крупных боковых корней

длиной 20–30 см с диаметром до 5 мм у основания. Боковые корни следующих порядков значительно тоньше и короче. По наблюдениям Голубева (1962), в условиях узкомятликового луга корневая система купыря достигает глубины 110 см.

Dianthus arenarius L. – Гвоздика песчаная

Встречается в сухих борах – лишайниковых, толокнянковых, овсяницевых и по их опушкам. Образует довольно плотные подушковидные дерновины, благодаря обилию укороченных бесплодных побегов и их густому компактному ветвлению. Обладает мощным главным корнем, уходящим на глубину 1,5 м и более.



Рис. 4. Гвоздика песчаная в молодых сосновых культурах

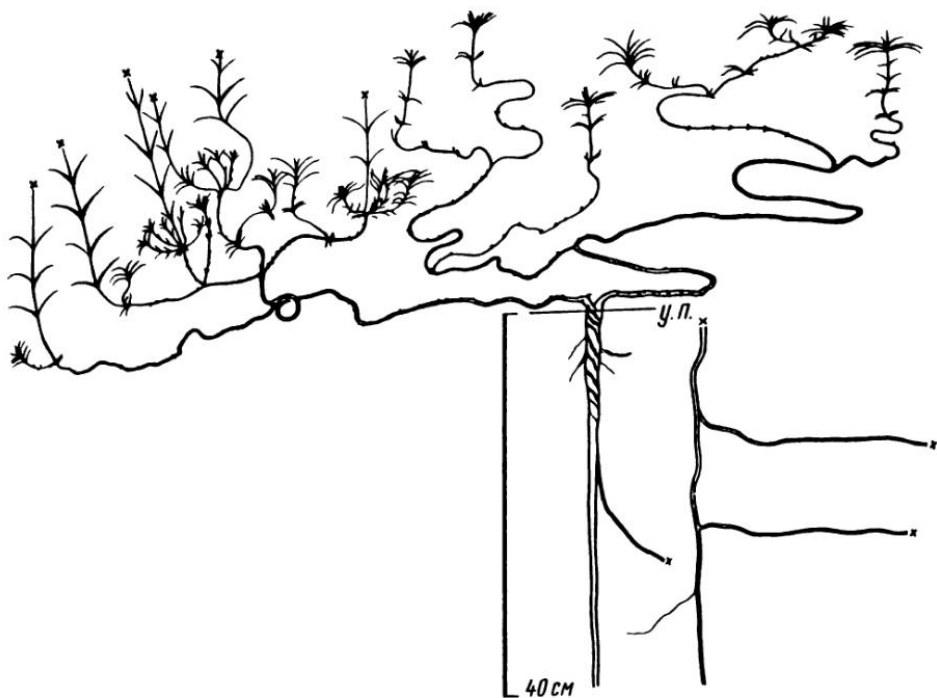


Рис. 5. Гвоздика песчаная в сосняке разнотравно-зеленомошном

В своей верхней части корень винтообразно закручивается, благодаря чему наземная часть растения притягивается к поверхности почвы (рис. 4). Диаметр главного корня у основания достигает 2 см, окраска темно-коричневая. Первые 30–50 см несут очень мало боковых корней, но затем их численность заметно возрастает. Длина их, как правило, редко превышает 5 см, а диаметр – 0,5 мм. Длина корней следующего порядка до 2–3 см, диаметр – 0,2 мм. Изредка встречаются еще более мелкие корни (4-го порядка); их длина 4–6 мм, а диаметр – 0,1 мм. Нередко уже на глубине 5–15 см от главного корня почти перпендикулярно, а затем наклонно вниз отходит крупный боковой корень, длина которого достигает десятков сантиметров. В других случаях ветвление начинается на большей глубине, или сам главный корень разделяется на 2–3 ветви, направленные вертикально вниз почти параллельно друг другу. Особи, растущие под пологом леса, обычно менее компактны и плотных дерновинок не образуют (рис. 5). Нам не приходилось наблюдать укоренения плагиотропных корневищ; распад растений на партикулы возможен только в сенильном возрасте и не может рассматриваться как вегетативное размножение и расселение. При выращивании гвоздики песчаной в условиях лесного питомника морфологический тип системы подземных органов сохранялся, но стержневой корень отличался заметной редуцированностью; вероятно, он уходит на большую глубину только при недостаточной влагообеспеченности.

По наблюдениям В.В. Благовещенского (1955), вид хорошо переносит усиленное вытаптывание. При массовом развитии является прекрасным закрепителем песков. Отличается высокими декоративными качествами.

Dianthus borbasii Vand. – Гвоздика Борбаша

Встречается по опушкам сухих сосновых боров, значительно реже заходя под полог леса. Как и гвоздика песчаная, обладает достаточно пластичной системой подземных органов. У растений, живущих под пологом леса, основу этой системы составляет мощный стержневой корень и несколько плагиотропных побегов, заканчивающихся надземными ортотропными побегами (рис. 6). Обычная протяженность этих корневищных ветвей – 20–25 см, диаметр 2–3 мм. Плагиотропные побеги имеют серую окраску, не укореняются и свободно лежат в подстилке или в самом верхнем слое минеральной части почвы. На них большое число спящих почек. Наиболее

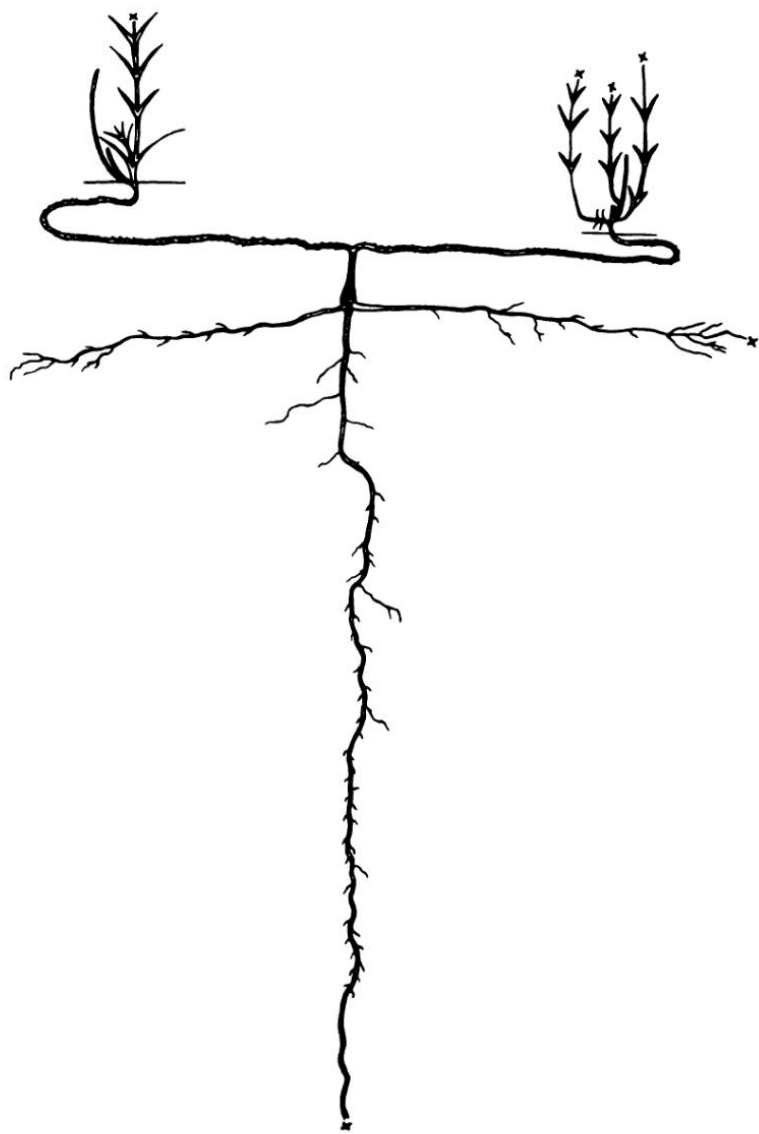


Рис. 6. Гвоздика Борбаша в сосняке редкотравно-зеленомошном

старая часть корневища, от которой расходятся эти побеги, имеет 2–3 см длины, 3–4 мм в поперечнике и расположена ортотропно. Главный корень вначале заметно утолщен (до 5–6 мм), но затем быстро утончается. Окраска корня коричневая, глубина проникновения до 1 м. На всем протяжении корня ответвлен боковыми корнями, обычно не превышающими в длину 3 см и, в свою очередь, ветвящимися. У основания корня формируются крупные боковые корни, идущие почти горизонтально у поверхности почвы на 40–50 см. Так же, как и главный корень, они несколько утолщены ближе к основаниям.

На открытых местах система подземных органов у гвоздики Борбаша состоит из короткого корневища с обильными спящими почками и нескольких придаточных корней, направленных наклонно вниз, тогда как главный корень выражен менее четко; в наших раскопках этот результат неизменно повторялся. Случаев преобразования особей в клон нами не наблюдалось; очевидно, что вегетативного размножения и у гвоздики Борбаша не происходит.

Dianthus fischeri Spreng. — Гвоздика Фишера

Обитает в сухих светлых сосновых лесах зеленомошной группы и на их опушках. Под пологом леса развивает систему подземных побегов, располагающихся непосредственно под подстилкой или моховым ковром и образующих рыхлую раскидистую латку. Длина отдельных побегов — 30–35 см, диаметр — 2–4 мм. От побегов отходят немногочисленные придаточные корни, располагающиеся в подстилке и в самом верхнем (гумусовом) горизонте почвы. Длина их — до 15–20 см, диаметр у основания — 1,5–2,0 мм. Как и подземные побеги, имеют темно-коричневую окраску. Слабо ветвятся, длина корней 2-го порядка — 2–3 см, диаметр — 0,2–0,4 мм. Главный корень сохраняется на протяжении всей жизни растений. Он идет вертикально вниз, достигая глубины 1 м. Розовато-коричневый, слегка извилист, очень прочен; диаметр у основания — 1,5–2,0 мм. Слабо ветвится, причем наиболее крупные боковые корни отходят на глубине 50 см и ниже (рис. 7). Тонкие корни 3–5-го порядков снабжены корневыми волосками.

На полянах и опушках стержневой корень обладает большими размерами, имея в диаметре у основания 5–6 мм. Боковые корни отходят от его базальной части. Плагитропных побегов в этих условиях не образуется, а есть короткое корневище с многочисленными ортотропными наземными побегами и еще более многочисленными придаточными корнями длиной до 10–15 см, очень сильно ветвящимися. Случаев трансформации особей в клоны мы не наблюдали.

Jovibarba soboliferum (Sims) Opiz — Молодило обыкновенный

Растение сухих и бедных песчаных почв; изредка встречается в зеленомошно-лишайниковых сосняках и на лесных полянах в этих же условиях местообитания. Суккулент. Короткое корневище находится на глубине 2–3 см; в стороны от него отходят придаточные корни длиной до 10 см при диаметре у основания 0,3–0,5 мм. Корневище переходит в главный корень,

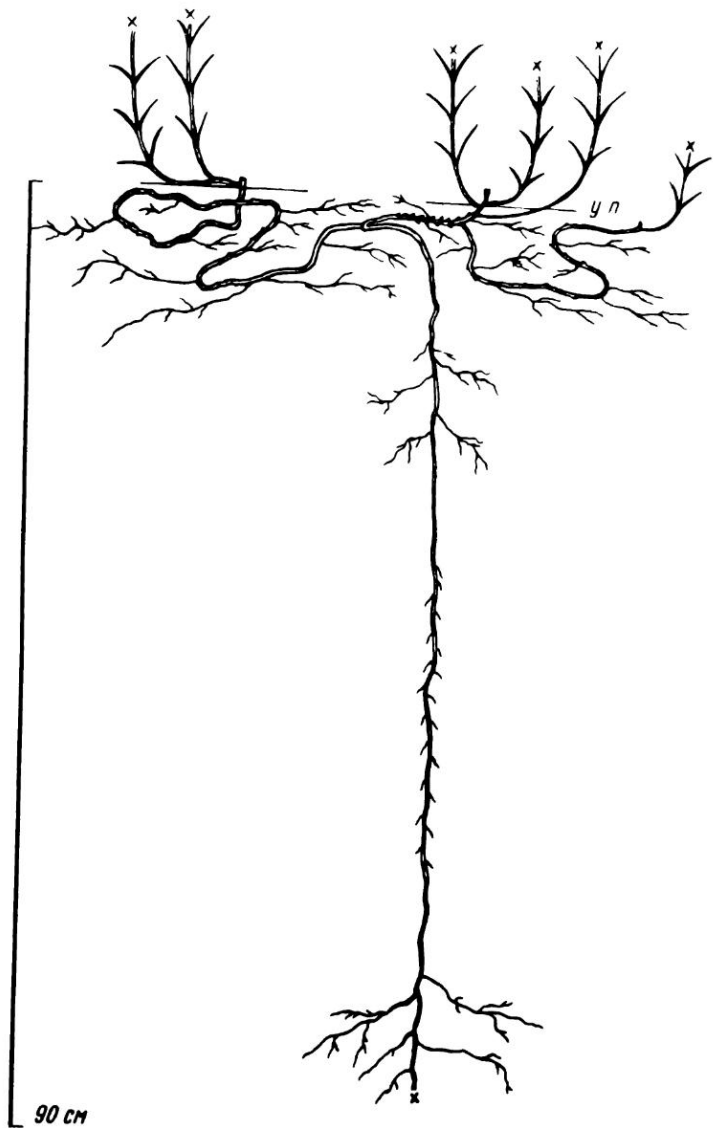


Рис. 7. Гвоздика Фишера в сосняке редкотравно-зеленомошном



Рис. 8. Молодильо обыкновенный в сосняке редкотравно-зеленомошном (сбоку - отделившаяся дочерняя особь)

очень быстро приобретающий горизонтальную направленность. Диаметр корневища — 1,0 см, главного корня — 0,5 мм. Корень отличается большой прочностью, он имеет светло-коричневую окраску. По всей длине от него отходят боковые корни, в свою очередь, неоднократно ветвящиеся. В пазухах розеточных листьев в течение первой половины вегетационного периода формируются очень короткие столоны, каждый из которых имеет лишь одно междоузлие и заканчивается терминальной розеткой. Столон отмирает в то же лето, а укоренившиеся дочерние розетки продолжают развитие как самостоятельные растения (рис. 8), чем обеспечивается интенсивное вегетативное размножение растения.

Jurinea cyanoides (L.) Rchb. — Наголоватка васильковая

Нередко встречается в светлых и сухих сосняках Мещерской равнины, достигая особенно крупных размеров в негустых сосновых культурах, где поверхность почвы хорошо освещена, — в этих условиях наголоватка интенсивно цветет и плодоносит, тогда как под пологом сомкнутого леса обычно только вегетирует. Световой режим отражается и на характере системы подземных органов — с усилением затенения удлиняется (до 10 см) корневище, располагающееся в этих условиях плагитропно. На освещенных участках оно занимает вертикальное положение и заметно короче (до 5 см). Диаметр корневища — 4–5 мм, окраска серая. Много спящих почек

Уже на первых стадиях развития главный корень начинает быстро углубляться в почву (рис. 9), у иматурных растений его длина достигает 0,5 м, у молодых вегетативных — 1,0 м, у взрослых вегетативных и генеративных — 1,5 м. В верхней части корень обычно коленчато изгибается, а на всем протяжении — извилист. Окраска светло-коричневая, с немногочисленными боковыми корнями длиной 3–8 см (диаметр — 0,3–0,4 мм, реже — 1,5–2,0 мм), направленными горизонтально или наклонно вниз. Боковые корни почти не ветвятся. С глубиной ветвление несколько усиливается. Иногда от главного корня отходит крупная боковая ветвь, вначале направленная горизонтально, а затем также поворачивающая вертикально вниз.

Knautia arvensis (L.) Coult. — Короставник полевой

Нередко обитает в светлых сосновых и мелколиственных лесах, чаще — на песчаной почве. В условиях чернично-разнотравного сосняка растения обладали относительно коротким (2–10 см) изогнутым корневищем (диаметр — 0,5 см), темно-бурым, с многочисленными спящими почками. Есть немногочисленные придаточные корни, длина которых 5–15 см, а диаметр — около 1 мм; длина корней 2-го порядка — до 2 см, диаметр — 0,2 мм.

От корневища вертикально вниз уходит главный корень, длина которого 20–40 см, а диаметр — 0,5 мм. Корень интенсивно ветвится. Длина корней 2-го порядка — до 20 см, диаметр — 1 мм, длина корней 3-го порядка — до 3 см, диаметр — 0,4 мм. Нередко от корневой шейки отходят несколько крупных боковых ветвей, направленных почти горизонтально и усиленно ветвящихся. В ряде случаев главный корень делится на несколько ветвей, расходящихся под острым углом.

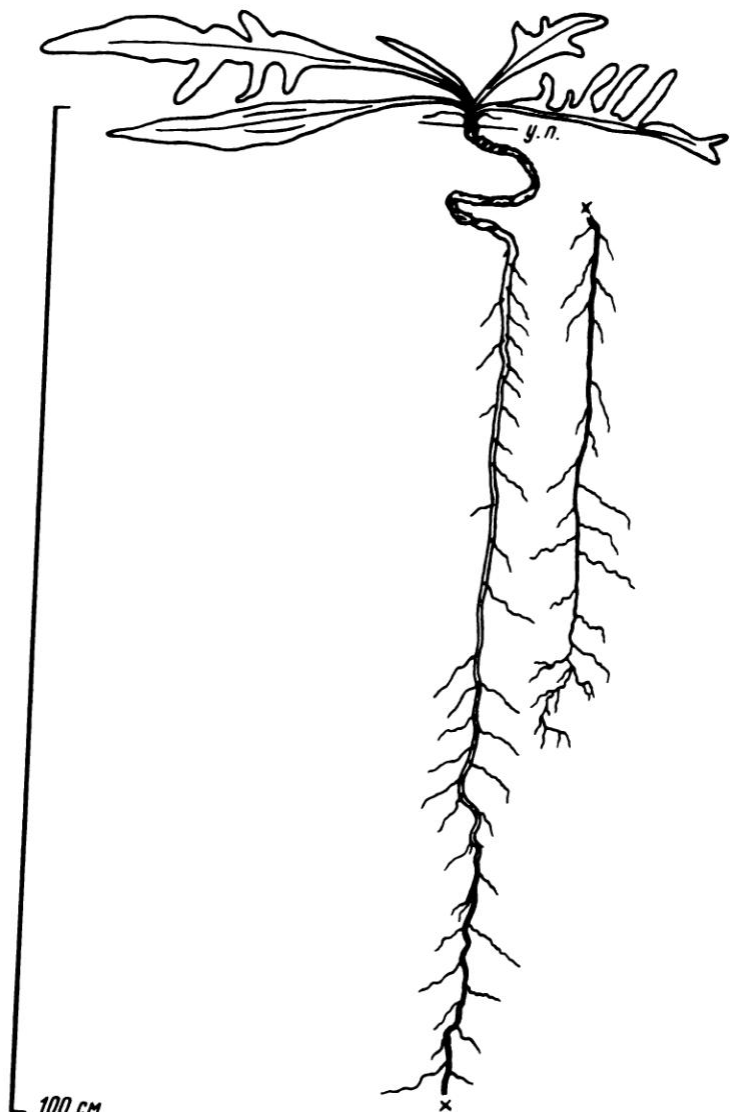


Рис. 9. Наголоватка васильковая в сосняке редкотравно-зеленомошном

Г.М. Зозулин (1959), проводивший наблюдения в луговом сообществе, отмечает, что корень может достигать глубины 100 см. В степи, по наблюдениям В.Н. Голубева (1962), эта величина еще выше — более 200 см. Оба автора отмечают возможность формирования крупных боковых корней.

Четкую зависимость формирования корневой системы короставника от характера субстрата показали Линкола и Тирикка (Linkola, Tiirikka, 1936). Если на лугу с преобладанием кощачьей лапки на песчаных почвах глубина главного корня достигала 80–100 см, то на белоусовом и манжетковом лугах с суглинистыми почвами этот корень имел длину всего лишь

7–30 см, причем в ряде случаев очень быстро начинал расти в горизонтальном направлении. Соответственно уменьшалось и ветвление.

На рыхлых песчаных почвах спящие почки, имеющиеся на корневище, дают начало новым побегам (Корсмо, 1933; Котт, 1948; собственные наблюдения), число которых может достигать 20. Под пологом леса этого не наблюдается.

Laserpitium pruthenicum L. – Гладыш прусский

Вид с широкими экологической и фитоценотической амплитудами. В приповерхностном слое почвы размещается короткое (1,5–2,0 см) утолщенное (6–8 мм) светло-серое корневище. Переходит в главный корень, протягивающийся почти параллельно поверхности почвы и ветвящийся (рис. 10); нередко его разветвление происходит в непосредственной близости от корневища. По нашим данным, его длина составляет около 0,5 м. Голубев (1962) сообщает, что глубина проникновения корней гладыша может достигать 70 см, а ширина простираения корневой системы – 80–100 см. На корне и его ветвях располагаются многочисленные бугорки, из которых выходят пучки коротких и очень тонких, почти волосовидных корешков.

Lathyrus silvester L. – Чина лесная

Многолетнее травянистое растение с удлиненными лианообразными надземными побегами. В небольших количествах встречается в светлых лесах разных типов. М.А. Гуленкова (1977), изучавшая становление жизненной формы чины лесной в онтогенезе, показала, что в процессе индивидуального развития происходит смена жизненных форм от стержнекорневой

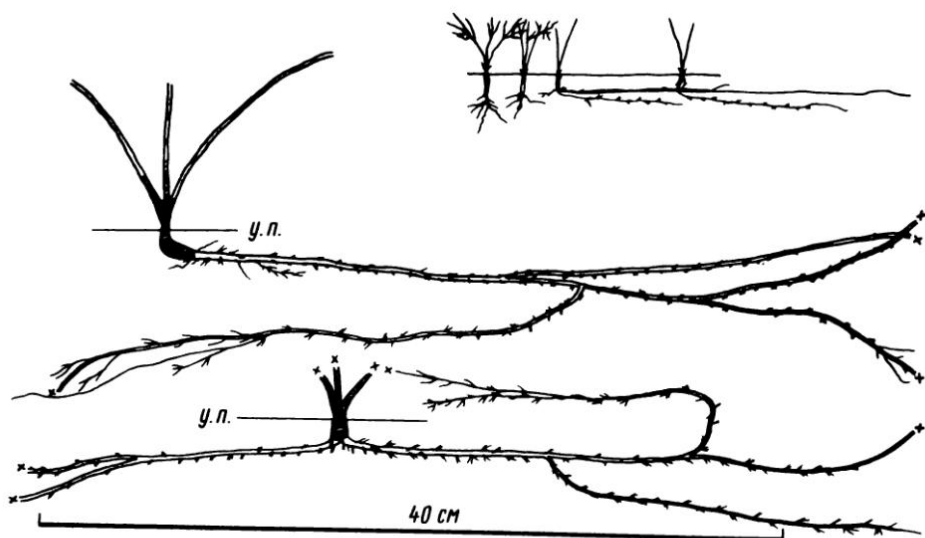


Рис. 10. Гладыш прусский в сосняке с дубом костянично-разнотравном

одноглавой к кустистой стержнекорневой, которая, в свою очередь, сменяется длиннокорневищно-стержнекорневой. Последняя форма типична для формирования более длинных подземных побегов, чем на открытых участках. Кроме хорошо развитого, глубоко уходящего в почву главного корня, для чины лесной характерны придаточные корни, отходящие от корневищ. Автор отмечает у взрослых растений также наличие каудекса.

Подземные органы взрослых генеративных особей чины лесной мы наблюдали в сосняке редкотравно-зеленомошном. Главный корень — очень мощный и прочный, уходящий вертикально вниз до глубины 1 м и более; по всей длине оветвлен. Длина боковых корней 2-го порядка — до 15 см (диаметр 0,5 мм), 3-го порядка — до 10 см (0,3 мм), 4-го порядка — 5–10 мм (0,1 мм). Корни имеют темную окраску, на них располагаются немногочисленные клубеньки. Слабоветвящееся корневище расположено в почве на глубине 3–4 см; его диаметр — 5–6 мм, длина побегов — 5–30 см. Подземные побеги очень прочные, с отслаивающейся корой. В стороны отходят немногочисленные придаточные корни длиной 10–15 см при диаметре до 1 мм. Длина корней 2-го порядка — 1–5 см (диаметр 0,2 мм), 3-го порядка — 2–4 мм (0,1 мм). На тонких корнях имеются корневые волоски.

Libanotis intermedia Rupr. — Порезник промежуточный

Луговой вид, монокарпик, изредка встречающийся в светлых лесах, в том числе и в сосновых (нами наблюдался в сосняке с дубом костянично-разнотравном на древней террасе Оки).

Онтогенез этого вида описан рядом авторов (Былова, Грошева, 1973; Былова, Тихомиров, 1978; и др.). Проростки обладают главным корнем с тонкими боковыми корнями, в свою очередь, ветвящимися. Уже на втором году жизни начинает формироваться короткое корневище. С возрастом оно

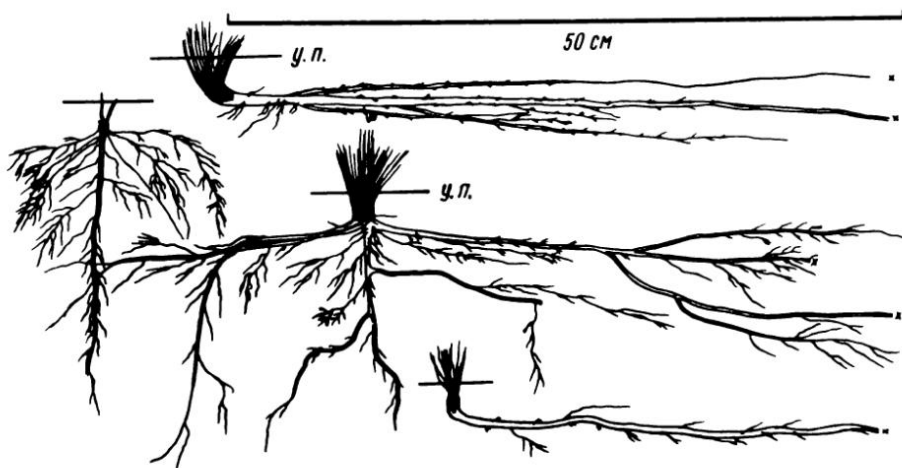


Рис. 11. Порезник промежуточный в сосняке с дубом костянично-разнотравном

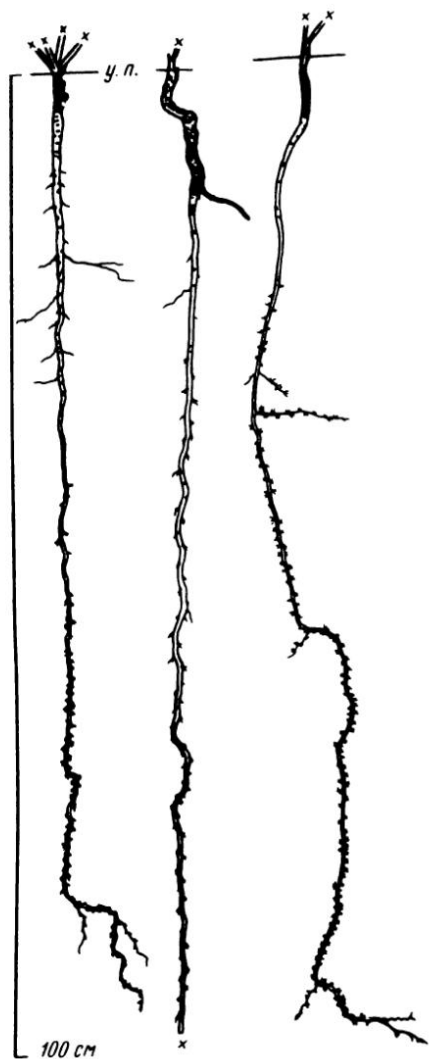


Рис. 12. Бедренец камнеломка в сосняке редкотравно-зеленомошном

постепенно удлиняется и утолщается, а корневая система достигает глубины 2 м и более. У взрослых генеративных растений имеется отчетливо выраженное ортотропное корневище длиной до 10 см при 1,0–1,5 см в диаметре (рис. 11); оно удлиняется за счет ежегодных приростов осевой части побега. По "годовалым рубцам" можно определить возраст растения (Работнов, 1960). Корневище цилиндрическое, морщинистое, желтовато-коричневое, с многочисленными пазушными почками, сидящими на небольших бугорках. Одето волокнами черешков засохших листьев прошлых лет. В лесу его длина значительно меньше, чем в луговых местообитаниях, и редко превышает 3 см при диаметре около 1 см. Обычно не ветвится и не имеет придаточных корней, в то время как главный корень в базальной части дает боковые корни. Голубев (1962) отмечает, что корни есть и на корневище.

Под пологом леса главный корень нередко также направляется почти вертикально вниз, но вскоре резко изменяет направление и растет почти горизонтально на протяжении 60–70 см, причем сильно ветвится, на протяжении первых двух-трех сантиметров отчетливо морщинист. Диаметр базальной части

корня около 1 см. Боковые ветви могут быть очень крупными и также достигают в длину нескольких десятков сантиметров, но наряду с ними есть и более мелкие корни длиной до 5 см при диаметре 0,2–0,3 мм.

Pimpinella saxifraga L. – Бедренец камнеломка

Встречается в различных типах светлых лесов, преимущественно сосновых, а также на полянах, по опушкам и на лугах. Короткое (1–3 см) ортотропное корневище, сохраняющее остатки листьев прошлых лет, располагается непосредственно у поверхности. Обычно оно не ветвится, но иногда

встречаются особи с 2–3 наземными побегами. Диаметр корневища – 4–7 мм. В стороны отходят немногочисленные придаточные корни, короткие и тонкие.

Корневище переходит в главный корень, направленный отвесно вниз (рис. 12), очень прочный, серовато-коричневый, книзу несколько светлеющий. Верхние 3–5 см отчетливо морщинистые (признак контрактильности). Боковых корней относительно немного, и они небольших размеров, но ближе к окончанию главного корня длина их увеличивается до 20 см, а диаметр до 0,8 мм. При этом корни становятся очень хрупкими, легко обламываются или обрываются. Длина корней 3-го порядка – до 2–3 см, диаметр – 0,1–0,2 мм; длина корней 4-го порядка – 3–4 мм, диаметр – 0,1 мм. На главном и на крупных боковых корнях негустыми пучками располагаются короткие тонкие корешки, выполняющие функции сосушек. Глубина проникновения корней в сосняке редкотравно-зеленомошном составляет 1,0–1,2 м, что в значительной степени обусловлено характером субстрата. Интересные сравнительные наблюдения провели Линкола и Тирикка (Linkola, Tiirikka, 1936). На лугу с преобладанием кощачьей лапки, где почвообразующей породой являлись пески, главный корень проникал на 65–85 см, давая при этом немалое число крупных боковых ветвей. На белоусовом и щучково-манжетковом лугах, где близко от поверхности располагался слой плотных суглинков, глубина корневой системы составляла 17–43 и 14–18 см соответственно. Главный корень, подойдя к плотному горизонту, начинал расти в горизонтальном направлении или даже заворачивал кверху; одновременно менее интенсивным становилось и боковое ветвление, уменьшалась длина боковых корней.

Saponaria officinalis L. – Мыльнянка лекарственная

Встречается изредка в суховатых лесах (например, в сосняке с дубом костянично-разнотравном), преимущественно на открытых участках. Взрослые генеративные растения обладают изогнутым, многократно ветвящимся корневищем, располагающимся на глубине 3–4 см; очень мощным, одревесневшим, 4–6 мм в диаметре, с пеньками от базальных частей надземных побегов прошлых лет и спящими почками, способными давать новые надземные побеги. Сенильные особи распадаются на отдельные партикулы (некротическая партикуляция).

В течение всей жизни растений сохраняется главный многоосевой корень, который наряду с крупными (диаметр 6–7 мм) боковыми ветвями уходит на глубину до 1,5 м. Немногочисленные, но тоже хорошо развитые придаточные корни направлены в стороны и наклонно вниз. Окраска корней коричневая, ближе к окончаниям они приобретают более светлую окраску и начинают интенсивно ветвиться.

Scabiosa ochroleuca L. – Скабиоза желтая

Изредка встречается в светлых сосняках приокской полосы; типичный псаммофит. Короткое (2–3 см), утолщенное (5–6 мм), темно-бурое корневище дает начало нескольким надземным побегам, сохраняются следы прошлогодних побегов. Переходит в стержневой корень, направленный

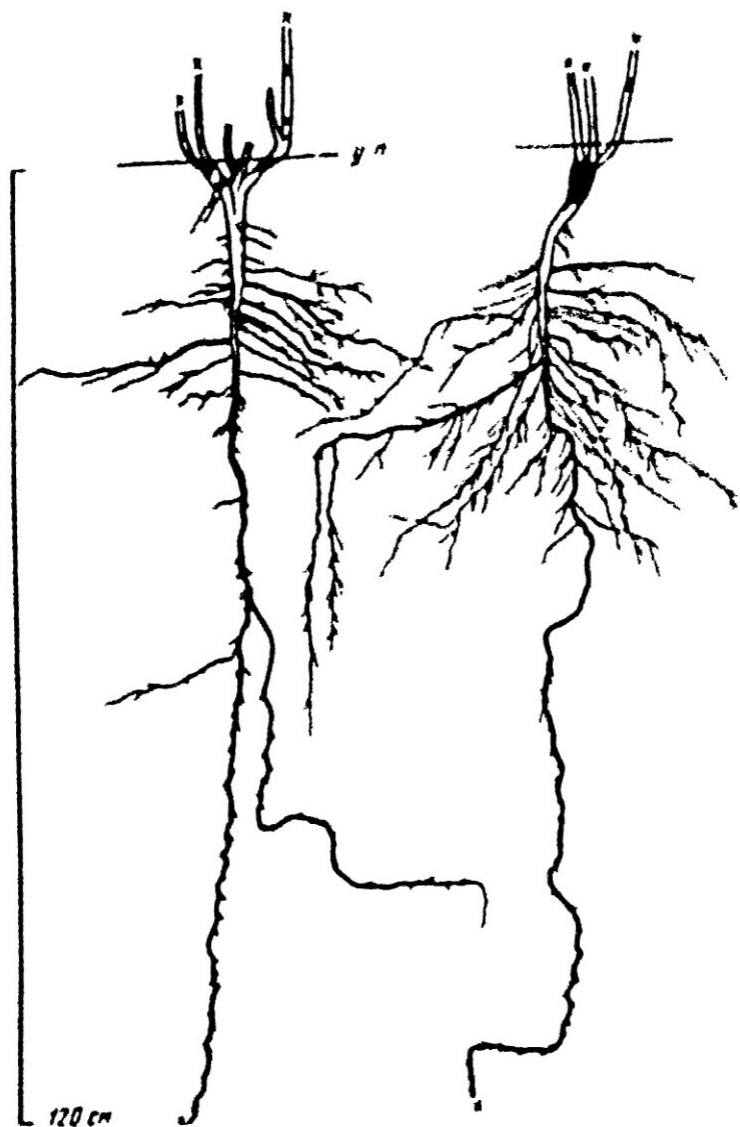


Рис. 13. Скабiosa желтая в сосняке редкотравно-зеленомошном

вертикально вниз (рис. 13). Диаметр у основания — до 1 см, длина — 1,0–1,5 м (в сосняке редкотравно-зеленомошном); В.Н. Голубев (1962) зафиксировал проникновение главного корня на глубину 2,2 м. Верхний отрезок (первые 2–3 см) имеет признаки contractility. Окраска корня серовато-светло-коричневая. По всей длине от главного корня отходят тонкие боковые корни (0,5 мм), протяженность которых обычно не превышает 10–15 см. Есть и более крупные ответвления: их длина — 25–30 см, а диаметр — до 1 мм. Нередко главный корень на глубине 1 м разветвляется на несколько крупных корней, продолжающих углубляться,

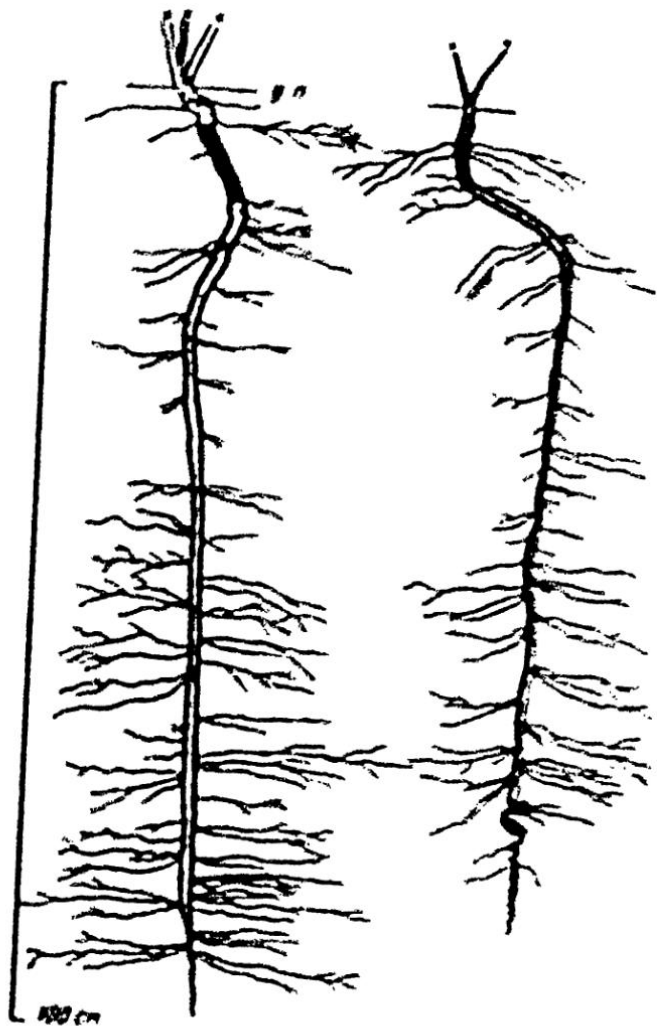


Рис. 14. Козелец приземистый в сосняке редкострельно-елочномышном

но под небольшим углом друг к другу. Имеются корни 3-го порядка (длина — до 10 см, диаметр — до 0,5 мм) и 4-го порядка (длина — 2-5 мм, диаметр — 0,1-0,2 мм). Голубев (1962) обращает внимание на чрезвычайную извитость корней, но корни они не приближались; возможной причиной этому являются различия в почвенных условиях. На главном корне хорошо различимы пучки очень тонких и коротких корешков.

Scottopelta humilis L. — Козелец приземистый

Часто встречается в светлых сосновых лесах на сухих и бедных песчаных почвах.

Ортогностное, нередко многоглавое корневище (длина 5-6 см, диаметр 5-8 мм), темно-бурое, с рубцами в местах формирования побегов прош-

лых лет. Угол расхождения надземных побегов очень мал, они образуют компактную группу. В стороны от корневища отходят немногочисленные придаточные корни обычно не длиннее 10–15 см.

Корневище постепенно переходит в главный корень, длина которого в наших наблюдениях (сосняк редкотравно-зеленомошный) не превышала 1 м; В.Н. Голубев (1962) называет бóльшую величину – 170 см. Корень направлен вертикально вниз; встретившись с каким-либо непреодолимым препятствием, завивается спиралью (рис. 14). На глубине нескольких десятков сантиметров нередко раздваивается, а заканчивается несколькими тонкими корнями. В верхней части – отчетливо морщинистый (признак контрактильности). В стороны от главного корня, почти перпендикулярно ему, отходят немногочисленные боковые корни длиной 5–10 см и с диаметром у основания 0,5–0,6 мм. В свою очередь, ветвятся: длина корней 3-го порядка – до 2 см, диаметр – 0,2–0,3 мм; длина корней 4-го порядка – 3–6 мм, диаметр – 0,1–0,2 мм. Как и главный корень, имеют темно-серую окраску. Ветвление и длина боковых корней несколько увеличиваются с глубиной. Корни хрупкие, легко обламываются.

Silene alba (Mill.) E.H.L. Krause – Смолевка белая

Встречается в светлых сосняках и лесных полянах на рыхлых лесных почвах. Короткое (5–7 см) ветвящееся корневище переходит в главный корень, направленный вертикально вниз; его диаметр у основания – 0,5–1,0 см. Уже на глубине 10–15 см он делится на несколько крупных ветвей, направленных горизонтально (приповерхностно). Длина их – до 70–80 см, диаметр – 2–4 мм. На всем протяжении они ветвятся, образуя боковые ветви разной длины (до 40 см) и диаметра (до 1 мм). Ветвление продолжается до 5-го порядка включительно. Корни имеют светлую окраску, очень прочные. На тонких корнях много волосков.

Silene nutans L. – Смолевка поникшая

Растет в светлых сухих борах, преимущественно в зеленомошной и брусничной группах типов леса.

Извилистое ветвящееся корневище лежит на глубине 1–4 см, длина его – несколько десятков сантиметров, диаметр – 5–6 мм; несет большое количество спящих почек. Основная часть подземных побегов располагается плагиотропно, но наиболее старый отрезок корневища, переходящий в главный корень, направлен вертикально вниз. Каждая из ветвей корневища заканчивается наземным ортотропным побегом. Корневище укореняется многочисленными придаточными корнями, размещающимися в основном в нижнем слое подстилки. В сосняке редкотравно-зеленомошном их длина – 5–15 см, диаметр – 0,4–0,6 мм; в сосняке орляково-брусничном – 15–30 см и 2–4 мм соответственно. Ветвление идет до 5-го порядка включительно. Молодые корни несут большое количество корневых волосков.

На глубину до 1 м уходит главный корень – коричневато-желтый, очень прочный, с диаметром у основания – 5–7 мм. Иногда корень сразу же ветвится, разделяясь на 2 или 3 более или менее равные по диаметру и длине

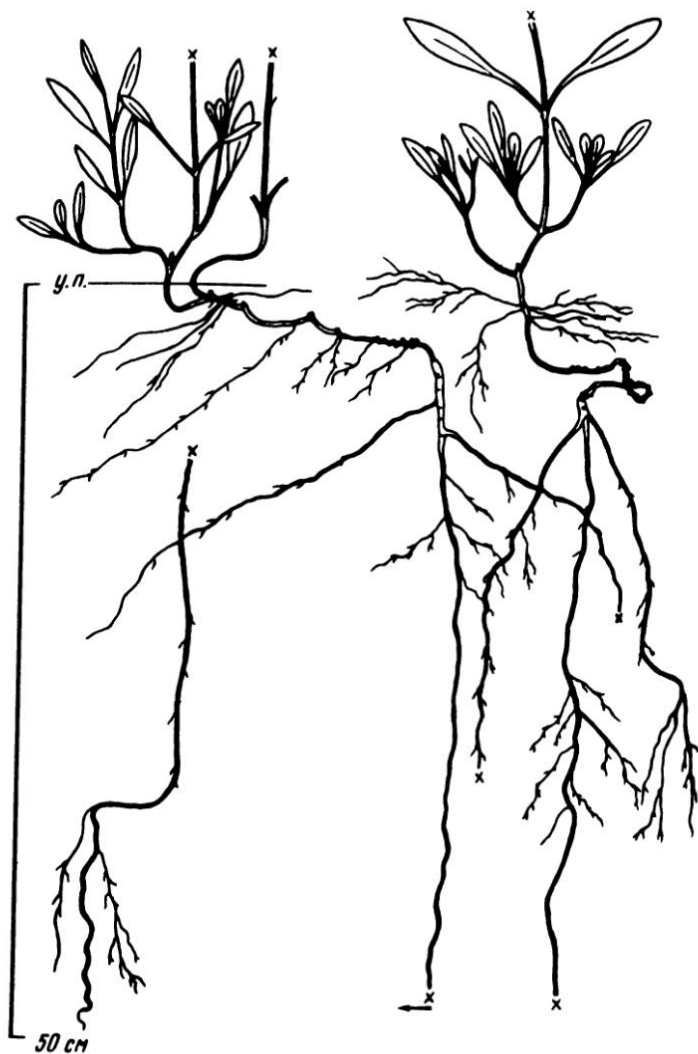


Рис. 15. Смолевка поницкая в сосняке редкотравно-зеленомошном

ветви. В этом случае общая глубина корневой системы уменьшается до 30–40 см. Если главный корень четко выражен на всем протяжении, то от его верхней части отходят крупные боковые корни длиной до 40 см при диаметре 3–4 мм; они направлены почти горизонтально или наклонно вниз. В свою очередь, боковые корни усиленно ветвятся, обеспечивая значительный охват почвенной толщи в месте произрастания растения (рис. 15).

Нам не приходилось наблюдать отделения побегов корневища друг от друга. Голубев (1962), описывая строение корневых систем смолевки поницкой, отметил, что в некоторых случаях боковые корни способны давать вертикально идущие корни типа якорных. В луговых ценозах корни уходят на глубину более 2 м.

Trifolium montanum L. — Клевер горный

Изредка встречается в сухих светлых сосновых лесах. Н.М. Григорьева (1983), изучавшая клевер горный на суходольных и пойменных лугах, относит этот вид к многолетним поликарпическим стержнекорневым травам с главным вегетативным моноподиально нарастающим и боковыми безрозеточными генеративными монокарпическими побегами.

В виргинильном периоде растения имеют развитую многолетнюю стеблевую часть — каудекс с запасом почек; главный корень углубляется в почву до 60–80 см. У молодых генеративных растений каудекс одноглавый, диаметром 1–2 см, с придаточными корнями; главный корень утолщается, ветвится до 4–5-го порядков, углубляется в почву до 1,2 м. Средневозрастные генеративные растения имеют многоглавый каудекс. Главы каудексов представляют собой боковые розеточные побеги 2–3-го порядка, моноподиально нарастающие. Главный корень ветвится до 5–6-го порядков, углубляется в почву до 2 м, его диаметр в основании — до 3–4 см. У старых генеративных растений он постепенно отмирает. У субсенильных особей каудекс имеет мертвые участки — с полостями от отмерших вегетативных и генеративных побегов, партикулирует. Процессы партикуляции захватывают главный корень; начинают отмирать и придаточные корни.

По наблюдениям Т.М. Покровской (1976), в подзоне хвойно-широколиственных лесов и на лугах в подзоне южной тайги клевер горный представляет собой стержнекорневое растение с многолетней моноподиально нарастающей главной розеткой. В отдельных случаях развивается дву-многоглавость.

В условиях луговой степи (Голубева, Голубев, 1964) клевер горный — типичное стержнекорневое растение. Стержневой корень в основании переходит в моноподиально нарастающее вертикальное корневище, несущее на верхушке розетку листьев. Даже в однородных условиях произрастания подземные органы клевера горного отличаются большим разнообразием индивидуальных особенностей. Обнаружено явление факультативной корнеотпрысковости при повреждении корней (как главного, так и придаточных и боковых). Глубина проникновения корней в почву в этих условиях — 120–140 см.

В сосняке редкотравно-зеленомошном, где мы проводили наблюдения, клевер горный обладает коротким ортотропным корневищем, иногда двуглавым, снабженным приповерхностными придаточными корнями. Длина корневища — 1–10 см, диаметр — 0,5–1,0 см; оно очень прочное, светло-коричневого цвета. В стороны, а затем наклонно вниз расходятся придаточные корни длиной от 5 до 60 см при диаметре 0,3–3 мм. Корни коричневатосветло-серые, очень прочные. Длина корней 2-го порядка — 3–10 см, диаметр — 0,5 мм, корней 3-го порядка — 1 см и 0,2 мм корней 4-го порядка — 2–3 мм и 0,1 мм. Корневище переходит в главный корень, направленный вертикально или косо вниз, у основания отчетливо морщинистый. Его длина — 1–1,5 м, диаметр — 5–6 мм. Окраска коричневатосветло-черная, с глубиной он постепенно светлеет. Оветвлен слабо, но отдельные боковые корни имеют значительные размеры. Ближе к окончаниям корней их ветвление становится более интенсивным.

Verbascum nigrum L. – Коровяк черный

Растет в сухих светлых сосняках, главным образом по опушкам, на рыхлых песчаных почвах; монокарпик. Молодые генеративные особи обладают коротким корневищем и очень мощным стержневым корнем, направленным вертикально вниз. Вот несколько цифр, характеризующих его размеры в сосняке редкотравно-зеленомошном: у основания диаметр корня – 2,5–3,0 см, на глубине 10 см – 1,5 см, 20 см – 1 см, 30 см – 8 мм, 40 см – 8 мм, 50 см – 7 мм, 60 см – 4 мм, 70 см – 3 мм, 80 см – 3 мм, 100 см – 2 мм, 120 см – 2 мм, 140 см – 2 мм и т.д., глубина проникновения корня – до 2 м. В стороны отходят немногочисленные, но очень крупные боковые корни, располагающиеся в почве почти горизонтально (рис. 16). Главный корень

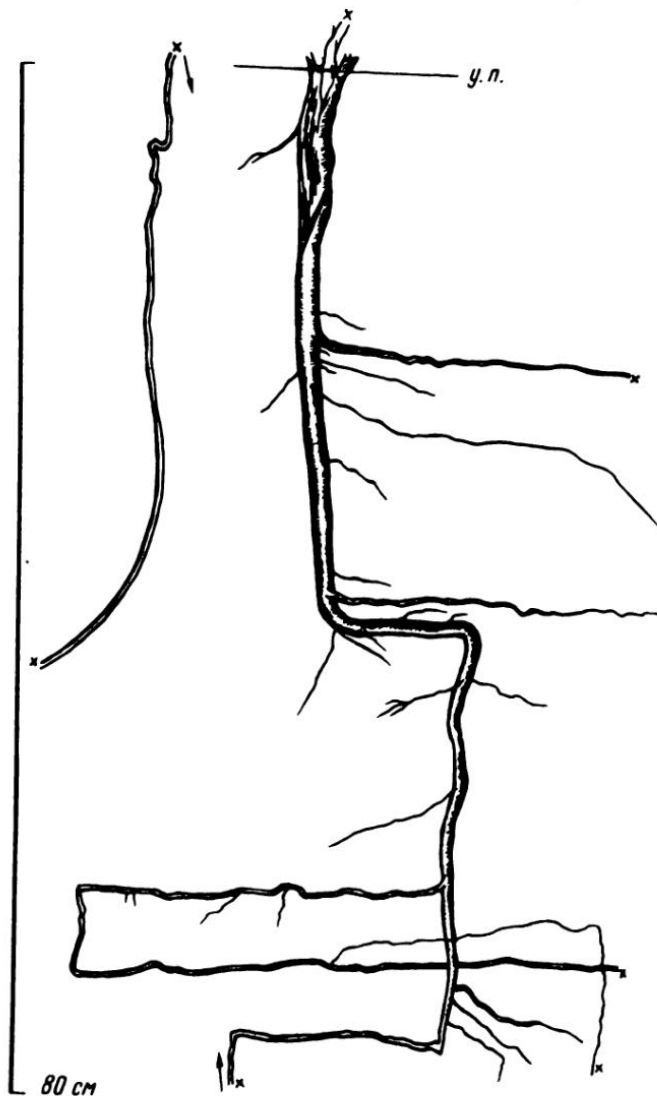


Рис. 16. Коровяк черный в сосняке редкотравно-зеленомошном

очень прочный, слегка извилистый, но нередко изгибается почти под прямым углом.

С возрастом корневище начинает разрушаться, причем этот процесс захватывает и базальную часть главного корня.

Verbascum thapsus L. — Коровяк "медвежье ухо"

Как и предыдущий вид, обитает в светлых сосняках на рыхлых песчаных почвах и является монокарпиком, однако морфоструктура подземных органов у этого вида несколько иная. У одних растений главный корень, интенсивно ветвящийся, располагается почти горизонтально в верхнем слое почвы. Длина корней 2-го порядка — до 20 см, диаметр — 1 мм, корней 3-го порядка — до 15 см (0,3–0,4 мм), корней 4-го порядка — до 10 см (0,2–0,3 мм), корней 5-го порядка — до 1 см (0,1–0,2 мм). У других особей главный корень уже на глубине 5–6 см делится на несколько крупных ветвей, также направленных горизонтально и многократно ветвящихся. Таким образом, если растения коровяка черного получают влагу и элементы питания в основном из глубинных почвенных горизонтов, то растения коровяка "медвежье ухо" используют для этого верхние слои почвы.

* * *

В качестве отдельной подгруппы среди стержнекорневых растений мы выделяем несколько видов с активной корнеотпрысковой способностью, проявляющейся не факультативно, а в "обязательном порядке" в тех случаях, когда растения этих видов развиваются в достаточно благоприятных для них условиях и прежде всего на рыхлых песчаных почвах.

Helichrysum arenarium (L.) Moench. — Цмин песчаный

На юге Московской области часто растет по опушкам лишайниковых и зеленомошных лесов, а также среди негустых культур сосны в этих же местообитаниях. У растений генеративного происхождения короткое корневище (длина 3–4 см, диаметр 2–4 мм) переходит в главный корень, направленный в глубь почвы вертикально или под небольшим углом. По нашим наблюдениям, в сосновых культурах его длина достигает 1 м при глубине проникновения 0,5–0,7 м, диаметр базальной части — 2–3 мм; светло-коричневый, извилистый, на всем протяжении оветвлен тонкими боковыми корнями длиной 0,5–10 см при диаметре 0,2–0,3 мм. Длина корней двух следующих порядков — 0,5–1,0 см и 2–3 мм, диаметр — 0,1 мм. Ветвление усиливается ближе к окончаниям корней. Нередки случаи, когда главный корень на небольшой глубине разветвляется на две-три крупные ветви, которые идут книзу, постепенно расходясь в стороны.

Характерной особенностью цмина песчаного является его способность давать корневые отпрыски, формирующиеся из почек на крупных боковых корнях, отходящих от главной оси на глубине 3–10 см и идущих почти параллельно поверхности почвы. Способность цмина расселяться вегетативным путем была отмечена давно. По наблюдениям Д.С. Ивашина и Л.Д. Демчишиной (1969, 1970), уже на втором или третьем году жизни на горизонтальных боковых корнях образуются придаточные почки, из кото-

рых впоследствии развиваются побеги. Обычно дочерние растения образуют корни, но остаются связанными с материнскими. Материнский куст после двух-трех плодоношений часто отмирает, но побеги, расположенные на горизонтальных корнях, остаются связанными в течение нескольких лет.

А.П. Исайкина (1974) отмечает, что чем активнее идет вегетативное размножение, тем ниже семенная продуктивность. Описывая корневую систему цмина, Голубев (1962) указывает, что ее глубина приближается к 2 м.

Цмин рекомендуется для укрепления подвижных песков, эродированных склонов.

Hypericum perforatum L. – Зверобой продырявленный

Встречается в различных типах леса, но предпочитает относительно хорошо освещенные участки, где интенсивно цветет. Обладает укороченным деревянистым корневищем (длина 3–6 см, диаметр 2–4 мм), располагающимся в приповерхностном слое почвы. Корневище ветвится, каждая ветвь заканчивается наземным побегом. Указание Г.М. Зозулина (1959) на наличие у зверобоя плагиотропных корневищ нашими наблюдениями не подтвердилось. От корневища косо вниз уходит главный корень – как и корневище, он имеет светло-коричневую окраску, извилист. В сосняках зеленомошных его длина редко превышает 50 см, а глубина проникновения – 25–30 см. От главного корня отходят несколько крупных ветвей, имеющих преимущественно приповерхностное расположение; на них и могут развиваться из почек корневые отпрыски. Длина этих боковых корней может достигать нескольких десятков сантиметров. На всем протяжении они оветвлены очень тонкими (0,1 мм), недлинными (0,5–2,0 см) корешками. Наряду с относительно длинными боковыми корнями от главного корня отходят и более короткие (до 10 см) корни, но ветвящиеся более интенсивно – до 6-го порядка включительно. Корни отходят и от корневищ, достигают 10–12 см при диаметре у основания до 0,5 мм. Они также ветвятся: длина корней 2-го порядка – до 3 см, 3-го порядка – до 1 см.

Зверобой продырявленный достаточно устойчив против вытаптывания, но в посещаемых участках леса очень быстро истребляется как лекарственное растение.

По данным В.Н. Голубева (1962), на луговых участках растения этого вида формируют глубоко идущие (133 см) корневые системы, но на затененной поляне основная масса корней располагается в верхнем слое почвы (не глубже 52 см).

Linaria vulgaris Mill. – Лянка обыкновенная

Растение открытых мест, заходящее в светлые леса на песчаных почвах (например, в сосняки зеленомошной группы). У растений семенного происхождения отчетливо различим главный корень, идущий вертикально или косо вниз на глубину около полуметра; диаметр корня в базальной части – 1–2 мм. Он темноокрашенный, слегка извилистый, на всем протяжении оветвлен боковыми корнями, преимущественно 1–3 см длины (диаметр 0,2–0,3 мм).

Непосредственно под лесной подстилкой располагаются длинные го-

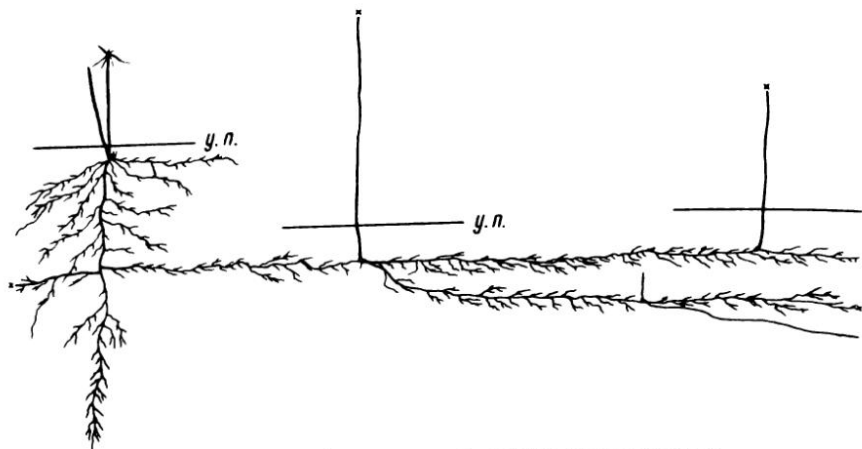


Рис. 17. Льянка обыкновенная в сосняке зеленомошном

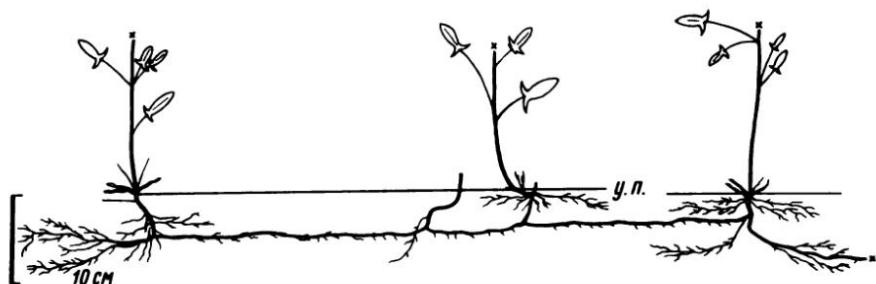


Рис. 18. Щавелек в сосняке редкотравно-зеленомошном

ризональные корни, на которых формируются придаточные почки, дающие корневые отпрыски (рис. 17); благодаря этому льянка довольно быстро заселяет благоприятные для нее местообитания. В.Н. Голубев (1962) отмечает способность горизонтальных корней давать новые стержневые корни, разветвляющиеся на глубине 20–40 см на несколько боковых вертикально направленных корней, также ответвленных. По его наблюдениям, на некосимой степи стержневые корни льянки могут достигать полуметровой глубины.

Rumex acetosella L. – Щавель малый, щавелек

Сорняк, нередко встречающийся в расстроенных и светлых лесах; может расти на бедных песках (например, в сосняке редкотравно-зеленомошном).

Онтогенез этого вида изучен В.П. Лебедевым (1983). У проростков и ювенильных особей имеется главный корень длиной до 10 см, короткие боковые корни 2-го и 3-го порядков. У иматурных растений его длина увеличивается до 15 см, а ветвление возрастает еще на один-два порядка. Адвентивные почки на боковых корнях способны давать корневые отпрыски.

рыски. У молодых генеративных растений глубина корневой системы достигает 50 см, а ветвление увеличивается еще на порядок. Связь между материнскими и дочерними особями нарушается только спустя несколько лет, и тогда растение трансформируется в клон.

Особи корнеотпрыскового происхождения имеют короткое косое корневище длиной до 3 см, переходящее в надземный побег. В стороны отходят многочисленные придаточные корни, светло-желтые, ветвящиеся до 3-го порядка включительно. В сосняках на рыхлых песчаных почвах основная масса корней располагается приповерхностно (рис. 18), но в других условиях (Голубев, 1962) они могут углубляться до 130 см.

* * *

Стержнекорневые системы имеют многие виды растений, жизненный цикл которых составляет 1–2 года. Ниже приводится описание корневых систем пяти видов.

Carlina intermedia Schur. – Колочник промежуточный

Иногда встречается в сухих и светлых разреженных сосновых лесах, на их опушках и в местах вырубок. Обычно это сосняки зеленомошной группы (сосняк зеленомошно-лишайниковый, сосняк редкотравно-зеленомошный), а также сосняки брусничные.

Принадлежит к видам короткокорневищным, стржнекорневым – многоосевым ветвистым. Корневище направлено вертикально вниз. Длина его – 2–3 см, диаметр – 0,5–0,8 см. Морщинистость в верхней части корневища свидетельствует о его контрактильности. Корневище имеет коричневатую окраску. Постепенно переходит в главный корень, который вначале тоже идет вертикально вниз, но затем более или менее значительно изгибается и может даже принимать почти горизонтальное направление. Длина его, как правило, не превышает 30 см. На всем протяжении корень оветвлен боковыми корнями разной длины и диаметра, но преобладают корни довольно тонкие (диаметр 0,1–0,2 мм), недлинные (до 7 см), слабо ветвящиеся. Преимущественная длина корней 3-го порядка – 2–3 мм (до 1,5 см), диаметр – 0,1 мм.

Chelidonium majus L. – Чистотел большой

Сорничает в лесу на богатых и влажных почвах. Короткое (2–5 см) ортотропное корневище с диаметром 1–2 см охристого цвета, со спящими почками, переходит в главный корень с большим числом крупных корней разной длины (до 70 см) и диаметра (до 5 мм). И главный корень, и его ответвления направлены почти горизонтально, вследствие чего общая глубина корневой системы обычно не превышает 10–15 см. Нередко главный корень вообще незаметен среди других корней. Боковые корни, в свою очередь, интенсивно ветвятся. Молодые корни имеют темно-желтую окраску, которая позже становится ярко-коричневой; старые корни – темно-коричневые. Корни отходят и от корневища.

В условиях питомника (Левченко, 1974) генеративные растения имели хорошо выраженную систему главного корня длиной до 18 см

и с диаметром базальной части 0,7–0,8 см; ветвление идет до 4-го порядка включительно. Осенью в конце первого года жизни на гипокотиле появляются придаточные корни длиной 3–10 см при диаметре 0,1–0,2 см, наиболее крупные корни ветвятся. К концу следующего вегетационного периода система главного корня отмирает, и в последующем все поглощающие функции выполняют только придаточные корни, длина которых достигает 20–30 см при диаметре до 1 см у основания. Вследствие контрактильности корней происходит постепенное втягивание основания наземного побега в почву. Длительность жизни растения в культуре достигала 5 лет.

Сочные наземные побеги чистотела совершенно не выдерживают вытаптывания и при повышении рекреационных нагрузок вид быстро исчезает из состава травяного покрова.

Jasione montana L. – Букашник горный

Двулетник, предпочитающий сухие открытые участки, но изредка встречающийся и под пологом лишайниковых и зеленомошных сосняков. Особи второго года жизни обладают коротким (5–6 мм) корневищем (диаметр 4–5 мм) светло-серой окраски, одетым остатками прошлогодних листьев. Переходит в быстро утончающийся главный корень – тоже светло-серый, идет вертикально вниз, длина 10–15 см; иногда очень слабо развит. Главный корень по всей длине оветвлен, причем самые крупные боковые ветви отходят от его верхней части. Их длина – 4–6 см, диаметр у основания – 0,3 мм. Корни 2-го порядка имеют 0,5–2 см длины и 0,1–0,2 мм в диаметре, корни 3-го порядка – 2–3 мм.

Melampyrum nemorosum L. – Иван-да-Марья

Однолетний полупаразит, часто встречающийся довольно обильно в светлых лесах разного породного состава на достаточно влажных и богатых почвах, а также на лесных полянах и вырубках. Имеет многоосевой главный корень длиной до 10 см, уходящий на глубину 5–6 см. Ширина простираения корневой системы – около 10 см.

Для прохождения полного жизненного цикла растениям этого вида необходимы ненарушенные условия местообитания, в том числе достаточно рыхлый субстрат. Поэтому усиление посещаемости ведет к выпадению растения из состава травяного покрова.

Melampyrum pratense L. – Марьянник луговой

По сравнению с предыдущим видом менее требователен к почвенным условиям и встречается на более бедных и сухих почвах, полупаразит. Длина стержневого корня до 10 см, диаметр у основания – 1–2 мм. Корень неоднократно ветвится.

Поданным Кивенхеймо (Kivenheimo, 1947), длина главного корня марьянника лугового в сообществах брусничного типа составляет 12 см, в сообществах черничного типа – 9–11 см, в сообществах кислично-чер-

ничного типа — 9–10 см, т.е. фактически она одинакова. Ветвление идет до 4-го порядка включительно. Опушение на корнях отсутствует или же очень незначительно, длина корневых волосков не превышает 0,4 мм. На вытаптываемых участках этот вид не встречается.

Стержне-кистекорневые виды

Campanula glomerata L. — Колокольчик скученный

Лугово-лесной вид, изредка встречающийся под пологом светлых лесов разных типов, на лесных полянах и лугах. Корневая система этого вида обладает большой пластичностью, характер ее может существенно меняться в зависимости от условий обитания и от возраста. Вероятно, поэтому разные авторы весьма неодинаково определяют ее тип. Например, В.Н. Голубев (1962) относит колокольчик скученный к группе универсальных, типично кистекорневых видов. Н.П. Писковацкова (1980) определяет этот вид как травянистый короткостержне-кистекорневой многоглавый, вынужденно корневищный, факультативно корнеотпрысковый поликарпик с системой симподиальных побегов возобновления.

У всходов есть главный корень, ветвящийся до 2-го порядка. Ювенильные особи имеют 2–7 придаточных корней, имматурные и виргинильные — 9–11. Для молодых генеративных растений характерно наличие каудекса уже со значительно большим числом придаточных корней. Каудекс с возрастом начинает разрушаться, причем некротические процессы захватывают базальную часть главного корня; в результате ранее целостная особь распадается на отдельные партикулы. У старых генеративных, субсенильных и сенильных растений главный корень, как правило, отсутствует, имеются только придаточные корни. Так проходит процесс онтогенеза колокольчика скученного на заливных и суходольных лугах Архангельской области (Писковацкова, 1972, 1983). Есть данные о полиморфизме корневой системы растений этого вида в разных условиях местообитания. Например, по наблюдениям Голубева (19576), у растений этого вида, обитающих в прирусловой части поймы, есть хорошо развитый, удлинённый главный корень и система придаточных корней, в то время как у растений на злаково-осоковом лугу главный корень быстро исчезает и формируется типичная кистекорневая структура подземных органов.

Наши наблюдения, проводившиеся в сосняке чернично-разнотравном, позволяют определить тип корневой системы колокольчика скученного как стержне-кистекорневой. Растения обладают коротким (2–3 см), несколько утолщенным (3–5 мм), изогнутым светло-серым корневищем, располагающимся на глубине 3–4 см. Корневище слабо ветвится, на нем есть спящие почки. В стороны расходятся придаточные корни, имеющие в длину до 20 см при диаметре у основания около 1 мм и довольно обильно ветвящиеся. Длина корней 2-го порядка — до 5 см, диаметр — 0,2 мм; 3-го порядка — до 2 см, диаметр — 0,1 мм, 4-го порядка — до 5 мм, диаметр — 0,1 мм. Ветвление усиливается ближе к окончанию корня. Иногда главная ось корня дает крупное ответвление. Обычно придаточные корни не уходят глубже 10 см от поверхности почвы.

Во всех случаях мы наблюдали хорошо выраженные главные корни протяженностью до 60–70 см с диаметром в базальной части – 2–4 мм. Они очень прочные, почти прямые, с несколькими крупными ответвлениями длиной до 40 см. Интересно, что без всяких видимых причин главный корень нередко направлен почти горизонтально и не углубляется ниже 10 см. Совершенно иную картину наблюдал В.Н. Голубев (1962) в лугово-степных ценозах лесостепи: там корни колокольчика скученного углублялись на 170–180 см при ширине простираения 60–70 см. На лесных полянах глубина проникновения корней колокольчика уменьшалась до 1 м.

По данным Н.П. Писковацковой (1980), продолжительность большого жизненного цикла колокольчика скученного составляет 25–30 лет. В местах рекреационного пользования лесом колокольчик скученный страдает одновременно и от обрывания генеративных побегов, и от вытаптывания, вследствие чего быстро выпадает из состава травяного яруса.

Campanula rotundifolia L. – Колокольчик круглолистный

Нередкий обитатель сухих и светлых сосновых лесов на песчаных почвах, причем особенно часто встречается в сосняках зеленомошной группы. Раскапывая растения этого вида в сосняках редкотравно-зеленомошном и разнотравно-брусничном, мы постоянно обнаруживали сложную систему неоднократно ветвящихся корневищ, находящихся на глубине 2–3 см (в нижнем слое подстилки или в самом верхнем слое минеральной части почвы). Также во всех случаях обнаруживался стержневой корень, уходящий на глубину 25–30 см в сосняке брусничном и на 1 м и более – в сосняке зеленомошном. По данным Голубева (1962), в степ-

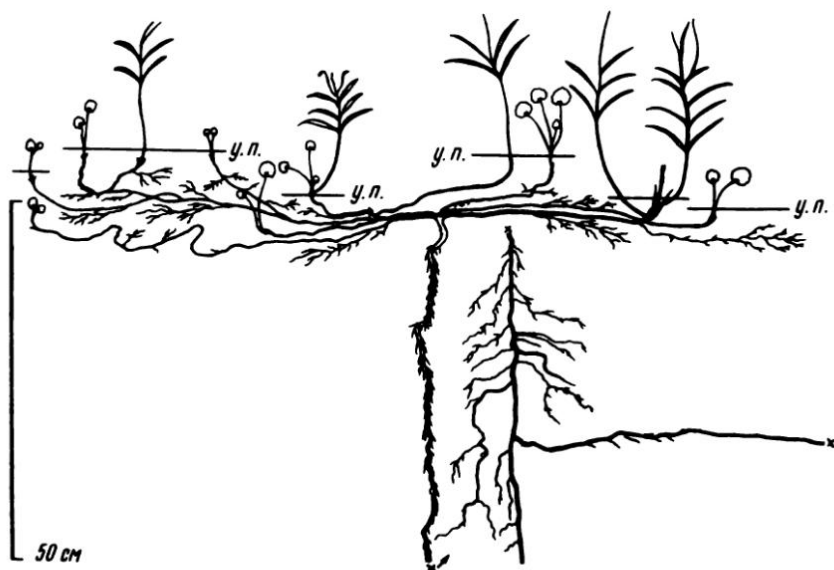


Рис. 19. Колокольчик круглолистный в сосняке редкотравно-зеленомошном (под пологом леса)

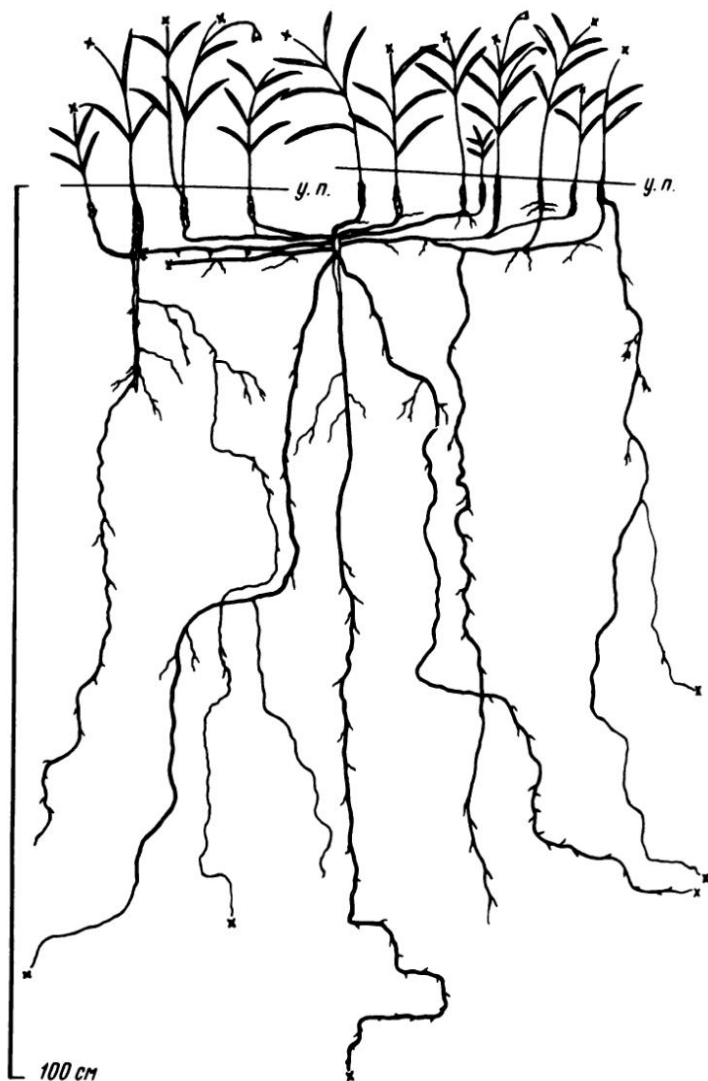


Рис. 20. Колокольчик круглолистный в разреженных сосновых культурах

ных сообществах корень углубляется до 180 см. Линкола и Тирикка (Linkola, Tiirikka, 1936) изучали корневые системы колокольчика круглолистного в трех типах луговых сообществ на песчаной и суглинистой почвах; в первом случае стержневой корень уходил вглубь почвы на 50–60 см, во втором – на 20 см.

На рис. 19 и 20 показаны два основных типа системы подземных органов колокольчика круглолистного: 1) корневая система состоит из глубоко идущего стержневого корня и ветвящихся плагиотропных тонких корневищ и 2) от корневищ вертикально вниз отходят многочис-

ленные придаточные корни, достигающие той же глубины, что и главный корень. Боковые корни ветвятся, но длина корней 3-го и 4-го порядков обычно не превышает 0,5–1,0 см.

В связи с тем, что отдельные участки корневищ со временем разрушаются, происходит обособление частей растения друг от друга, в связи с чем есть основания говорить о постепенном вегетативном расселении. Аналогичные данные получены Голубевым (1962).

Galium boreale L. – Подмаренник северный

Обитает на лугах, лесных полянках, вырубках. Обладает мощной системой подземных органов стержне-кистекарневого типа. Многократно ветвящиеся одревесневающие корневища располагаются на контакте нижнего слоя подстилки и верхнего минерального слоя почвы (рис. 21). Их протяженность достигает нескольких десятков сантиметров при диаметре 1–2 мм. Окраска корневищ темно-коричневая. Отчетливо различимы узлы, находящиеся на расстоянии 2–3 (4) см друг от друга. От узлов отходят новые побеги и придаточные корни, направленные вначале горизонтально, а затем постепенно углубляющиеся. По нашим наблюдениям, их длина редко превышает 50 см, диаметр – 0,4–0,8 мм. Корни темно-коричневые, прочные, по всей длине ветвятся. В сосняке редко-зеленомошном длина корней 2-го порядка достигает 5 см (диаметр 0,2–0,4 мм), 3-го порядка – 0,5–2 см (0,1–0,2 мм), 4-го порядка – 2–3 мм (0,1 мм). Глубина корней – до 30–40 см. Не всегда удается обнаружить главный корень.

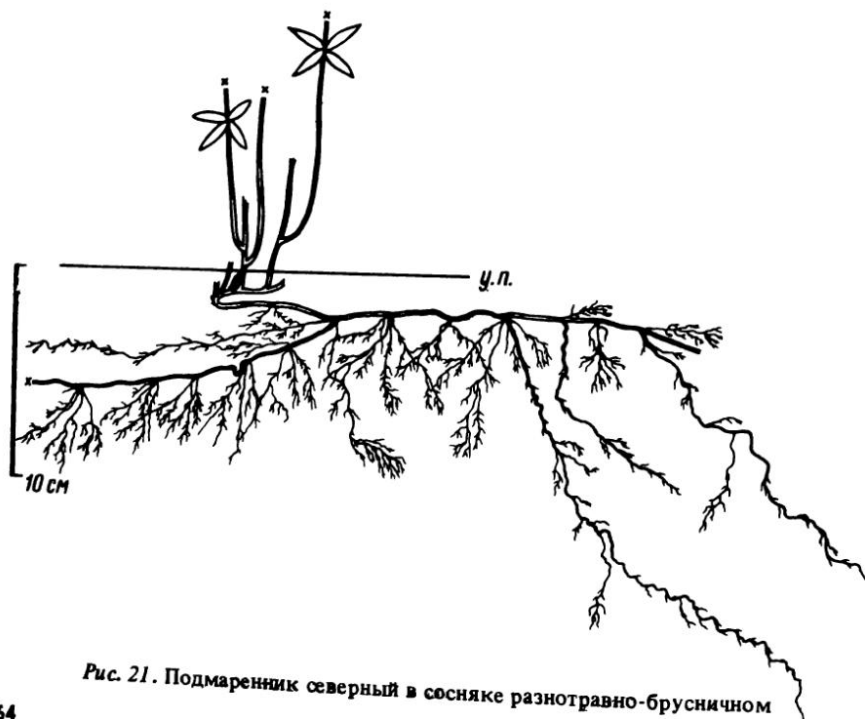


Рис. 21. Подмаренник северный в сосняке разнотравно-брусничном

Иные цифры приводит В.Н. Голубев (1962), по наблюдениям которого корни подмаренника северного в условиях Центрально-Черноземного заповедника уходят на глубину до 3 м. Напротив, Линкола и Тирикка (Linkola, Tiirikka, 1936), проводившие раскопки корневых систем растений этого вида на суходольных лугах, отмечают, что длина придаточных корней составляет 6–18 см при глубине проникновения 2–13 см на лугу с доминированием кощачьей лапки и 4–22 см (глубина 1–6 см) – на манжетковом лугу. Лишь очень немногие корни достигают глубины 13–16 см (при длине 14–22 см).

Жесткие упругие надземные побеги и прочные корневища позволяют подмареннику северному достаточно успешно противостоять вытаптыванию.

Galium mollugo L. – Подмаренник мягкий

Нередко встречается в светлых лесах – сосновых и мелколиственных – разных типов: от зеленомошных до сложных. Многократно ветвящееся корневище располагается на глубине 2–3 см. Длина живой части – до 1 м, диаметр – 1–2 мм. Величина годовичного линейного прироста обычно не превышает 10 см (об этом можно судить по расстояниям между пеньками на корневище). Через 1–3 см образуются узлы, от которых отходят боковые побеги, а также 1–3 придаточных корня. Обычная длина корней – 5–6 см при диаметре 0,2–0,3 мм. Однако встречаются и более крупные корни. У одного из раскопанных нами растений придаточный корень шел по корневому ходу сосны на протяжении 1 м до глубины 60 см, а далее, следуя изгибу хода, направлялся горизонтально.

Длина корней 2-го порядка – 3–6 см (до 25 см) при диаметре 0,2–0,3 мм, 3-го порядка – 2–3 см (до 8 см), 4-го порядка – до 1–2 см, 5-го порядка – 1–5 мм. Корни коричневые, с редкими волосками.

Очень часто сохраняется главный корень, идущий косо или вертикально вниз на глубину 50–60 см (в сосняке редкотравно-зеленомошном на рыхлой песчаной почве). Длина его – до 1 м, диаметр – до 3–4 мм. Подобно корневищу одревесневает; имеет темно-бурую окраску, извилист. С глубиной ветвится, причем отдельные боковые корни могут превосходить его и по длине, и по глубине проникновения в почву. Длина боковых корней 1-го порядка – 5–10 см (до 70 см) при диаметре 0,5 мм, 2-го порядка – до 6 см (0,3 мм), 3-го порядка – до 4 см (0,2 мм), 4-го порядка – 6–8 мм (0,1 мм). На крупных боковых корнях различаются корни еще двух порядков.

Хорошо развитая система подземных органов позволяет подмареннику успешно выдерживать умеренное вытаптывание.

Н.М. Григорьева (1983) на основании наблюдений, проводившихся на суходольных и пойменных лугах р. Угры (Калужская обл.) характеризует процесс онтогенеза этого вида следующим образом.

У проростков есть главный корень, ветвящийся до 2-го порядка. У ювенильных растений ветвление выходит на уровень 3-го порядка, у имматурных растений – на уровень 4-го порядка. У виргинильных особей главный корень часто оказывается изогнутым; на этой же стадии формируются короткие плагиотропные гипогейные корневища,

от которых отходят придаточные корни. У молодых генеративных растений ежегодный линейный прирост этих корневищ составляет 2–10 см. Главный корень продолжает функционировать, а среди придаточных корней различаются более крупные вторично-стержневые и более тонкие корни. Средневозрастные генеративные растения обладают хорошо выработанным каудексом, погруженным в почву на 8–10 см; на нем различимы отмершие участки. На этой стадии годичный прирост корневищ убыстряется до 15–20 см. Хорошо развиты придаточные корни, которые, как каудекс и корневища, отличаются большой прочностью. В результате разрушения отдельных участков подземных побегов становится возможным и нередким вегетативное размножение. Для старых генеративных растений характерна усиливающаяся партикуляция каудекса при одновременном разрушении главного корня и старых корневищ. Новых корневищ и глубоко идущих вторично-стержневых корней на этой стадии онтогенеза образуется мало. Тем более они не появляются у субсенильных и сенильных особей с разрушенным каудексом и отмершим главным корнем.

Сходным образом протекает изменение морфоструктуры подземных органов у особей вегетативного происхождения, представляющих собой партикулы с хорошо развитым каудексом и системой придаточных корней. С возрастом процесс образования новых корневищ и корней постепенно затухает; напротив, интенсивнее становится процесс разрушения.

Galium schultesii Vest. – Подмаренник Шультеса

Встречается в тенистых широколиственных лесах на богатых, влажных и рыхлых почвах. Темно-коричневое одревесневшее ветвящееся корневище залегает на глубине 3–5 см, его длина – несколько десятков сантиметров, диаметр – около 2 мм. Многократно ветвится, побеги отходят от узлов. В течение долгого времени сохраняется главный корень, идущий наклонно вниз на глубину 15–20 см (в сосняке с дубом кустянично-разнотравном). Он также одревесневший, темно-коричневый, слегка извилистый. Длина боковых корней 1-го порядка – до 10 см, диаметр – 0,2 мм, 2-го порядка – до 1 см. Ближе к окончанию ветвления усиливается.

Придаточные корни отходят от узлов корневища, направлены преимущественно горизонтально. Их длина – до 1 м, диаметр – до 2,0 мм. По всей длине ветвятся. Длина корней 2-го порядка – до 10 см (диаметр – 0,2 мм), 3-го порядка – до 6 см (0,1 мм), 4-го порядка – до 2 см, 5-го порядка – до 1 см. Обычно корни сосредоточены в верхних 15–20 см.

Galium verum L. – Подмаренник настоящий

Нечасто встречается в сухих сосняках и более обычен для лугов. Система подземных органов состоит из деревянистого корневища с придаточными корнями и главного корня. Длина корневища – несколько десятков сантиметров, диаметр – 1–2 мм. От узлов, расстояние между которыми составляет 1–2 см, отходят корни длиной до 10 см (диаметр 0,3 мм); длина корней 2-го порядка – до 3 см (диаметр 0,2 мм), 3-го

порядка — до 2 см (0,1 мм), 4-го — 3–6 мм. Корневище ветвится, плагиотропные боковые побеги располагаются на глубине 3–5 см.

Главный корень — очень прочный, одревесневший, извилистый — направлен наклонно вниз. Его длина — 60–80 см, диаметр у основания — может достигать 60–70 см. Длина корней 2-го порядка — до 20 см (диаметр — 0,4 мм), 3-го порядка — до 6–7 см (0,3 мм), 4-го порядка — до 2 см (0,2 мм), 5-го порядка — 3–6 мм (0,1 мм).

По наблюдениям Голубева (1962), главный корень может проникать на глубину до 2,5 м и более. Этот же автор отмечает, что глубинные корни могут формироваться и на боковых побегах.

Линкола и Тирикка (Linkola, Tiirikka, 1936), изучавшие морфоструктуру подземных органов подмаренника желтого на лугу с преобладанием кошачьей лапки, обращают внимание на наличие мощного главного корня длиной 95–125 см с диаметром 2–3 мм, уходящего на глубину 50–75 см и дающего боковые корни до 5-го порядка включительно. Значительно слабее развиты придаточные корни, отходящие от узлов на корневище; их длина — 3–16 см, диаметр — 0,2–0,5 мм, а глубина проникновения — 2–10 см.

Viscaria viscosa (Scop) Aschers. — Смолка обыкновенная

Встречается в светлых сухих сосняках на песчаных почвах. Ветвящееся корневище длиной до 15 см при диаметре 4–6 мм несет несколько генеративных побегов и розеток листьев; на нем много спящих почек. От корневища отходят многочисленные придаточные корни обычно не длиннее 10–15 см с диаметром у основания 0,4–0,5 мм. Длина корней 2-го порядка — до 10 см, 3-го — 1–4 см, 4-го — 2–4 мм; диаметр составляет соответственно 0,2, 0,1 и менее 0,1 мм. Корни (особенно двух последних порядков) обильно опушены.

Хорошо выражен главный корень, направленный вертикально или косо вниз и достигающий глубины 1 м при диаметре в базальной части 3–4 мм. Как и корневище, имеет светло-серую окраску. Ветвится на всем протяжении, но заметно интенсивнее — в верхней части. Боковые корни имеют в основном горизонтальную направленность; длина их — до 25–30 см. Крупные боковые ветви, отходящие от главного корня ближе к его окончанию, также направляются вертикально вниз. Кроме крупных, есть много корней значительно меньших размеров: тонкие корни, как и придаточные, снабжены опушением.

Линкола и Тирикка (Linkola, Tiirikka, 1936), наблюдавшие растения этого вида на лугу с кошачьей лапкой, установили наличие двух типов корневых систем. В одних случаях растения имели короткое многоглавое корневище с многочисленными придаточными корнями и ясно выраженный главный корень длиной 90–105 см при диаметре у основания 3,5 мм, причем некоторые, наиболее крупные, придаточные корни также уходили почти вертикально вниз, достигая 30–60 см глубины. Растения второй группы имели только придаточные корни, углублявшиеся на 40–50 см (до 55 см). В наших наблюдениях встречались случаи, когда главный корень имел относительно небольшие размеры, но сохранялся он всегда.

Viola arenaria DC. -- Фиалка песчаная

Нередко встречается в сухих светлых сосняках на рыхлых песчаных почвах. Буровато-коричневое корневище с остатками листовых влагалищ располагается слегка наклонно на глубине 2–4 см. Длина корневища 2–5 см, диаметр 1–2 мм. Изредка слабо ветвится, но полного разделения подземных побегов мы не наблюдали.

В течение нескольких лет может сохраняться главный корень, уходящий на глубину 10–15 см. По всей длине ветвится. Длина боковых корней 1-го порядка – до 8–10 см (диаметр 0,4–0,6 мм), 2-го порядка – 1–2 см (0,2–0,3 мм), 3-го порядка – 0,5–1,5 см (0,1–0,2 мм), 4-го порядка – 1,5 мм (0,1 мм). Ширина простираения корневой системы – 20–25 см.

Viola canina L. -- Фиалка собачья

Вид, встречающийся в различных типах леса (например, в сосняках – от зеленомошно-лишайниковых до сложных).

Корневище у взрослых генеративных растений лиловато-буроватое, изогнутое, длиной до 10 см, с диаметром 2–3 мм, слабовегетивное, симподиальное; в течение ряда лет сохраняются пеньки от оснований отмерших надземных побегов прошлых лет. От корневища отходят несколько придаточных корней – относительно коротких (до 15 см), почти белых. Длина корней 2-го порядка – до 5 см (диаметр – 0,2 мм), 3-го порядка – до 2 см (0,1–0,2 мм), 4-го порядка – 0,5–1 см (0,1 мм). Много корневых волосков длиной 0,2–0,4 мм.

Корневище переходит в главный корень, длина которого 20–30 см, а диаметр у основания – 1–2 мм, он направлен косо вниз (рис. 22). Ответвлен по всей длине, но особенно обильно – ближе к верхушке (до 5-го порядка включительно). Если главный корень отмирает или оказывается поврежденным, то начинает усиленно расти один из боковых корней, находящийся поблизости от места повреждения.

Общая глубина корневой системы – 15–25 см, ширина простираения 20–30 см.

Viola hirta L. -- Фиалка опушенная

Встречается в лесах разных типов на достаточно богатых и влажных почвах.

Как и некоторые другие виды фиалок, в онтогенезе проходит фазы стержнекорневой, стержне-кистекарневой и кистекарневой морфоструктуры подземных органов, что было отмечено Голубевым (1962). Главный корень очень хорошо различим у молодых растений, но позднее он отмирает. Взрослые растения обладают хорошо развитым эпигеогенным корневищем длиной до 30 см при диаметре 2–4 мм, располагающимся на глубине 2–5 см, которое нередко ветвится, заканчиваясь двумя-тремя надземными побегами. Корневище светло-коричневое, с многочисленными рубцами в местах оснований надземных побегов прошлых лет. Длина придаточных корней 2-го порядка – до 5 см (диаметр 0,3 мм), 3-го порядка – 0,5–3 см (0,2 мм), 4-го порядка – до 1 см (0,1 мм), 5-го по-

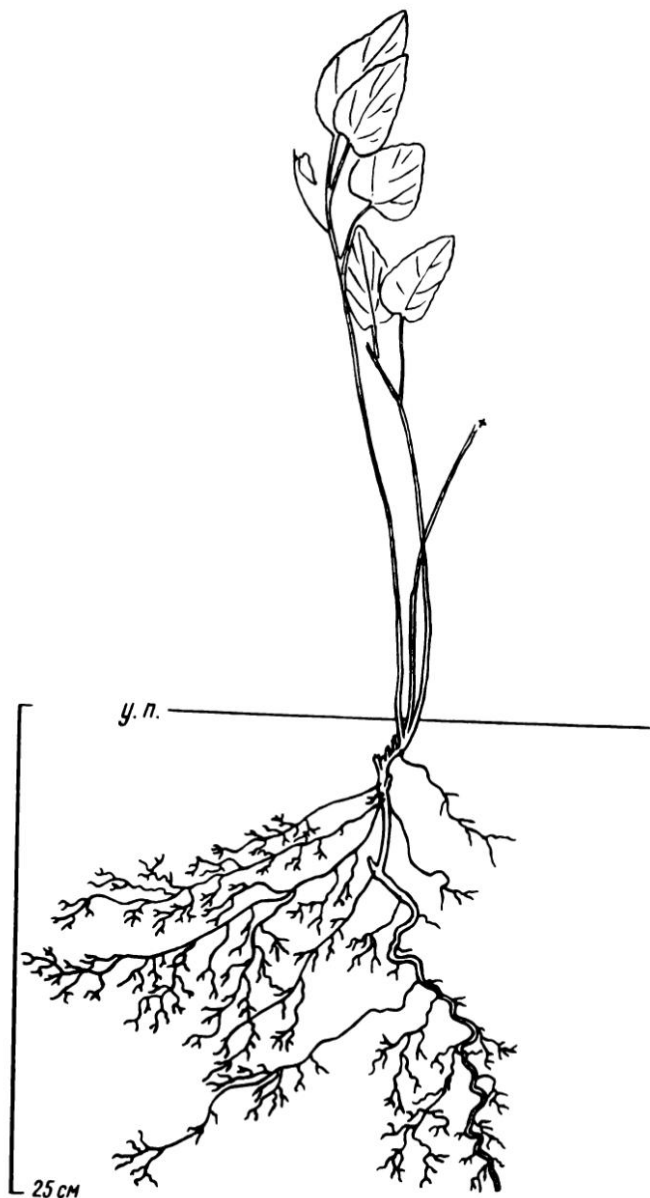


Рис. 22. Фиалка собачья в сосняке разнотравно-черничном

рядка — 2–3 мм (0,1 мм). Старые корни — желтовато-коричневые, молодые — почти белые.

Глубина корневой системы в сосняке с дубом костянично-разнотравном и сосняке лещиновом чернично-разнотравном, где проводились наши наблюдения, составляла 20–25 см, ширина простираия — 20–30 см. Другие цифры называет В.Н. Голубев (1962): глубина — 52 см, ширина простираия — 40–50 см.

Нередко встречается в хвойно-широколиственных и широколиственных лесах на богатых и влажных почвах. Ход развития системы побегов неоднократно описывался (Серебряков, 1952; Серебряков, Серебрякова, 1965; Смирнова, Кагарлицкая, 1972; Серебрякова, Богомолова, 1984).

Проростки имеют гипокотиль (1–2 см) и главный корень со слабо развитыми боковыми корнями. У ювенильных растений наблюдается изгиб и полегание гипокотыля и первых приростов эпигеогенного корневища. Придаточные корни на гипокотыле и корневище несколько втягивают их в подстилку и почву. Приросты корневища с каждым годом увеличиваются. Нарастает число придаточных корней, что приводит к интенсивному погружению корневища в почву. Уже у молодых вегетативных растений, полностью сформированных, но еще не переходивших к цветению, наблюдается отмирание системы главного корня и частично гипокотыля. У фиалки удивительной на корневище всегда имеется значительное число жизнеспособных спящих почек, что обеспечивает раннее и регулярное ветвление корневищ (Серебрякова, Богомолова, 1984), однако даже в средневозрастном генеративном состоянии, т.е. в период максимальной жизнедеятельности растений, число боковых побегов в среднем не превышает трех (т.е. фиалка удивительная не относится к видам с сильно ветвящимися корневищами). В средневозрастном генеративном состоянии отмирает гипокотыль и первые приросты корневища; обычно это происходит спустя 12–15 лет (Серебряков, Серебрякова, 1965). У старых генеративных особей уменьшается число придаточных корней на приростах каждого года, поэтому новые участки корневища не втягиваются в почву, возвышаются над подстилкой, подсыхают; при этом отмирает часть пазушных почек (Юрцев, 1951). У се-

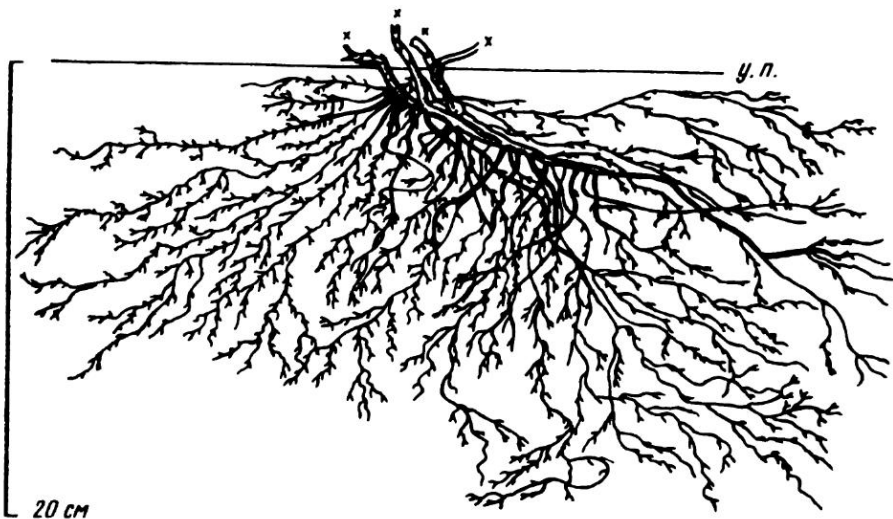


Рис. 23. Фиалка удивительная в сосняке с липой разнотравном

нильных растений корневище небольшое, сморщенное, почти лишено корней и пазушных живых почек.

По нашим наблюдениям, в сосняке с липой снытево-разнотравном (рис. 23) средневозрастные генеративные растения фиалки удивительной длины до 10 см (диаметр 2–2,5 мм), буровато-коричневое корневище с большим количеством придаточных корней длиной 7–14 см (диаметр 0,7–0,8 мм). Длина корней 2-го порядка – до 1,5 см, 3-го порядка – 0,5 см.

О.В. Смирновой и Т.Н. Кагарлицкой (1972) описан процесс образования корневых отпрысков в сильно затененных местообитаниях со слабо развитым травяным покровом. Корневые отпрыски развиваются на тонких, горизонтально расположенных (на глубине 1–5 см) придаточных и боковых корнях. Протяженность одного горизонтального корня изменяется в очень больших пределах (10–100 см), достигая максимума на легких, слабо задернованных почвах. Придаточные корни, на которых формируются корневые отпрыски, не разрушаясь, существуют несколько лет, благодаря чему формируются системы корневых отпрысков разных возрастов – от одно-двулетних до десятилетних. Авторы указывают, что корневишные и корнеотпрысковые формы этого вида они наблюдали в широколиственных лесах Московской области. Нам подобного явления наблюдать не приходилось.

На корневище хорошо видны рубцы в местах формирования листьев. Верхушка корневища (приросты последних 2–3 лет) возвышается над поверхностью почвы на 1–2 см и заканчивается розеткой листьев текущего года; корни здесь еще не образуются (Серебряков, Серебрякова, 1965).

Кистекорневые виды

КОРОТКОКОРНЕВИШНЫЕ

Aconitum excelsum Rchb. – Борец высокий

Встречается в лесах разных типов, преимущественно, в темнохвойно-широколиственных и производных от них липняках и дубняках на богатых и влажных почвах, в отдельных случаях приобретая значение доминанта или субдоминанта. Резко отрицательно реагирует на повышенную посещаемость леса отдыхающими.

Изменение морфоструктуры подземных органов борца обыкновенного прослежено Р.П. Барыкиной, Т.А. Гуланян и Н.В. Чубатовой (1976). У всходов к концу первого вегетационного периода наблюдаются слегка утолщенный гипокотиль и главный корень длиной 3–4 см, ветвящийся до 3-го порядка включительно. У двулетних растений осенью начинает формироваться ортотропное эпигеогенное корневище – вследствие контрактильности базального участка главного корня осевая часть наземного побега несколько углубляется в почву. С третьего года жизни появляются тонкие придаточные корни.

К 10 годам длина корневища достигает 4–5 см при диаметре 6–8 мм.

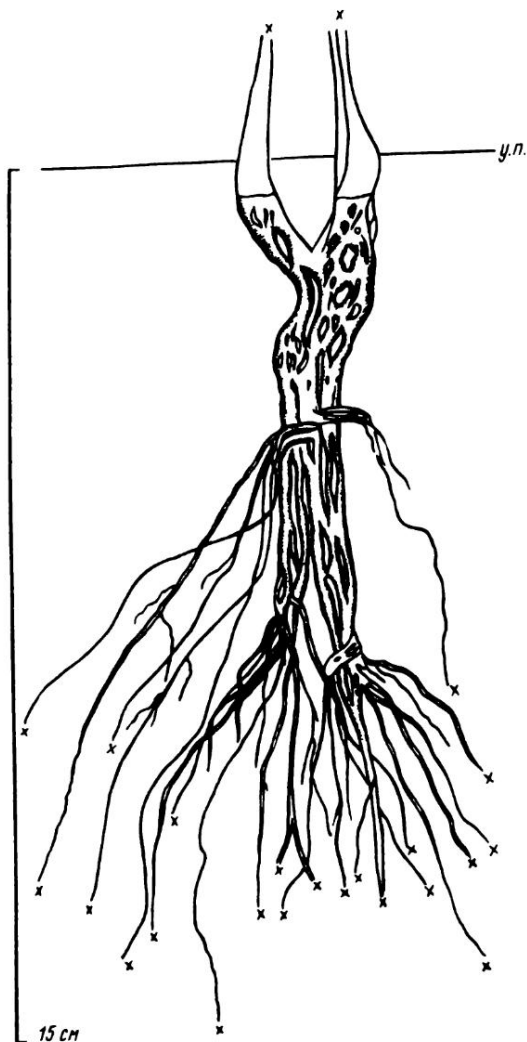


Рис. 24. Борец высокий в осиннике лещиновом ширококоровом

Главный корень остается различным среди многочисленных боковых и придаточных корней. Уже в возрасте 4–6 лет обнаруживаются признаки партикуляции. На это же указывает и Голубев (1956). Партикуляция захватывает как корневище, так и базальную часть главного корня. Корневище взрослых генеративных особей имеет в длину до 10 см при диаметре 1–2 см, является ячеистым, а зачастую и дырчатым (рис. 24). Со временем главный корень отмирает, остаются немногочисленные придаточные корни. Таким образом, тип морфоструктуры подземных органов у борца сначала является стержнекорневым, затем – стержне-

кистекоорневым и, наконец, кистекоорневым. Часть корней выполняют запасающие функции, другие — развивающиеся в основаниях монокарпических надземных побегов — являются поглощающими (Барыкина, Гуланян, Чубатова, 1977).

Своеобразный облик корневища и базальной части главного корня Серебрякова и Польшцева (1974) также связывают с партикуляцией, начинающейся вследствие разрушения сильно развитых паренхимных тканей. В сетчатом стеблекорне постепенно полностью исчезают границы между стеблевой и корневой частями растений (Михайловская, 1976).

От основания корневища в стороны и вниз отходят придаточные корни, длина которых достигает 50–60 см при диаметре 1–1,5 см. Корни светло-коричневые, слегка извилистые, неоднократно ветвящиеся, особенно на некотором удалении от корневища. Длина корней 2-го порядка — до 10 см (диаметр — 0,7–0,8 мм), 3-го порядка — до 5 см (0,5 мм), 4-го порядка — до 5 мм (0,4 мм). На тонких корнях обычно интенсивное опушение. В осиннике лешиновом широколиственном растении имели корни 5-го порядка длиной до 2–3 см; несколько более крупными, чем обычно, были корни предыдущих порядков. Напротив, в липняке с елью широколиственном редким явлением были корни 3-го порядка. Во всех случаях объектами наблюдения были хорошо развитые генеративные растения, почвы отличались высоким плодородием. Указанное различие в степени ветвления корней борца высокого, вероятно, является следствием различий в почвенных режимах.

Actaea spicata L. — Воронец колосистый

Изредка встречается в хвойно-широколиственных и широколиственных лесах на богатых и влажных почвах. Многими авторами отмечен в ельниках папоротниковых, широколиственных, кисличных; для сосновых лесов указывается значительно реже и притом — только для сложных сосняков (с дубом, с липой, с лещиной). Обитает также в производных березняках и осинниках.

Характеризуя развитие растений этого вида в онтогенезе, Р.П. Барыкина и Т.А. Гуланян (1975) отмечают, что к концу первого года жизни они имеют гипокотиль длиной 7–12 мм с немногочисленными придаточными корнями и главный корень, идущий на глубину 5–7 см и ветвящийся до корней 3-го порядка включительно. Осенью следующей деятельности главной части главного побега благодаря контрактильной деятельности главного корня несколько заглубляется в почву — формируется ортотропное корневище длиной 1–1,5 см при толщине 1,0–1,5 мм; одновременно продолжается рост главного корня, но сравнительно скоро он отмирает. Уже у ювенильных растений может происходить ветвление корневища. С возрастом оно становится все более мощным; имеет темно-бурую окраску. За год корневище удлиняется на 0,7–3 см. Будучи искусственно разделены, отдельные ветви корневища могут существовать автономно друг от друга. Корневище располагается на глубине 4–6 см. Длина его — от 4–5 см до 12–15 см, диаметр — 0,5–2,5 см. Корневище нарастает за счет оснований наземных побегов и отмирает с противоположного конца. Сохраняются пенки надземных побегов прошлых лет, а также почки возобновления.

Через пеньки может проникнуть инфекция, результатом чего является загнивание и последующее разрушение корневища. Основываясь на продолжительности виргинильного периода (10–15 лет) у растений этого вида, И.Г.Серебряков (1952) предположил, что общая продолжительность жизни особи может достигать 70–150 лет.

От корневища горизонтально и косо вниз отходят многочисленные придаточные корни – коричневые, прочные, прямые. Их длина – до 50 см, диаметр у основания – 1–6 мм. Наиболее интенсивное ветвление мы наблюдали в осиннике с дубом лещиновом волосистоосоковом – вплоть до корневой 5-го порядка. В этом типе леса длина корней второго порядка – до 10 см (диаметр – 1 мм); 3-го порядка – до 8 см (0,5 мм), 4-го порядка – до 5 см (0,4 мм), 5-го порядка – до 3 см (0,2 мм). В сосняке с дубом лещиновом чернично-разнотравном даже корни 4-го порядка встречаются не у всех растений. На тонких корнях местами заметно опушение.

Agrimonia pilosa Ldb. – *Ренешок волосистый*

Изредка встречается в светлых лесах. Взрослые особи имеют короткое (5–7 см) плагиотропное, симподиально нарастающее корневище с диаметром 0,5–1,0 см; оно располагается на глубине 3–6 см. Корневище буровато-коричневое, обычно изогнутое и даже закрученное в полукольцо. По сохраняющимся пенькам от наземных побегов прошлых лет можно определить относительный возраст живой части корневища; обычно он равен 3–5 годам. Во второй половине вегетационного периода у основания наземного побега уже имеется хорошо развитая почка возобновления следующего года, причем у одной особи таких почек может быть несколько. Годичный линейный прирост корневища составляет 1,5–2,5 см. На корневище отчетливо видны утолщения, каждое из которых соответствует базальной части ранее существовавшего ортотропного наземного побега (рис. 25).

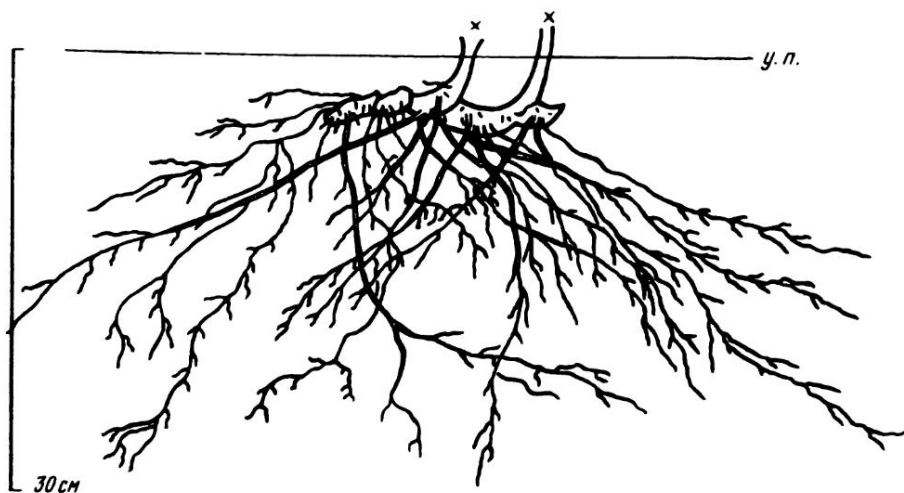


Рис. 25. Ренешок волосистый в сосняке с дубом разнотравном

От корневища в стороны и наклонно вниз отходят 20–25 придаточных корней, также темно-коричневых. В сосняках Подмосковья длина их обычно не превышает 30–40 см, а диаметр у основания – 2–4 мм. Глубина проникновения – не более 30 см, ширина простирается – 40–50 см. Корни интенсивно ветвятся. Длина корней 2-го порядка – до 20 см (диаметр – 0,5 мм); 3-го порядка – до 10 см (0,3 мм); 4-го порядка – до 2 см (0,2 мм); 5-го порядка – до 0,5 см (0,1 мм). Молодые корни, формирующиеся у новой почки возобновления, почти белые, сочные, очень слабо ветвящиеся. Несколько иные цифры получены Голубевым (1962) в снытевой дубраве: глубина – до 40 см, а ширина простирается – до 1 м.

Способность к вегетативному размножению и расселению ограничена, но, по-видимому, может усиливаться при лучшей освещенности подпологового пространства.

Athyrium filix-femina (L.) Roth. – Кочедыжник женский

Предпочитает богатые и постоянно влажные почвы и при благоприятных экологических условиях может иметь значение доминанта или субдоминанта. Чаще встречается в сложных и приручевых типах леса, но отмечен также в черничных, кисличных и даже брусничных типах. Взрослые растения имеют короткое (обычно не более 10 см), толстое (2–3 см), ветвящееся корневище, сохраняющее остатки многочисленных черешков вай прошлых лет, плотно прижатых друг к другу. Находится непосредственно у поверхности почвы, а в отдельных случаях (ельник крупно-папоротниковый) – в значительной степени над поверхностью почвы (Науялис, 1976).

В стороны и вниз отходит очень большое количество придаточных корней – темно-бурых, прочных, извилистых, усиленно ветвящихся, – особенно в нижней половине. Корни формируются у оснований черешков вай, причем численность их увеличивается по мере нарастания возраста корневища (с наиболее старыми черешками связаны 1–2 корня, с более молодыми – 5–6 корней, по наблюдениям И.И. Науялиса (1980)). Корневище медленно нарастает, одновременно постепенно отмирая с противоположного конца. В связи с этим возможно разделение отдельных ветвей, но отделившиеся друг от друга особи продолжают существовать почти вплотную. Длина корней 1-го порядка – до 60–70 см, диаметр – до 1,5 мм; максимальная длина корней 2-го порядка – 10 см (0,3 мм), 3-го порядка – 5 см (0,2 мм), 4-го порядка – 1 см (0,1 мм). Отдельные участки корней имеют обильное, почти войлочное опушение.

И.И. Науялис (1980) в зависимости от местонахождения придаточных корней на корневище делит их на три группы.

1. Корни самых молодых частей корневищ – относительно короткие и тонкие, слабоветвящиеся, проникающие на небольшую глубину. Они имеют, как правило, сочные зеленовато-прозрачные окончания (признак роста).

2. Корни средней части корневища – наиболее длинные и толстые, интенсивно ветвящиеся, располагающиеся в верхних горизонтах почвы.

3. Корни старой, отмирающей части корневища, потерявшие способность роста и ветвления, но сохраняющиеся в относительно хорошем состоянии.

Таблица 13

Биометрические показатели подземных органов кочедыжника женского

Тип леса	Корни, порядок				
	1-й	2-й	3-й	4-й	5-й
Ельник широколиственно- волосистоосоковый	50	10-30	1-5	0,2-1	—
	1-1,5	0,7-0,9	0,5	0,3-0,4	—
Липняк с елью широко- лиственный	20-40	5-20	1-6	0,5-2	0,3-1
	1-1,5	0,5	0,4	0,3	0,2
Березняк лещиновый волосистоосоковый	20-40	5-20	1-5	0,5-1	—
	1-2	0,8-1	0,4-0,5	0,3	—
Сосняк лещиновый широколиственный	50	5-10	2-5	0,5-1	—
	0,8-1,5	0,4-0,6	0,2	0,2	—
Сосняк чернично- разнотравный	25-40	3-5	1-3	0,3-0,5	—
	1-1,5	0,2	0,2	0,1	—
Сосняк разнотравно- черничный	45	5-20	1-5	0,5-1,5	—
	0,5-1	0,4	0,3	0,1-0,2	—

По данным этого автора более 70% массы корней расположено в слое 0-5 см, причем общая длина их на одну особь может достигать 23 км. И.И.Науялис (1980) отмечает компактность корневых систем, что, по его мнению, является весьма важным фактором высокой конкурентной способности кочедыжника женского; этому же благоприятствует значительная длительность жизни растений, которая может превышать 30 лет. В сфере размещения корней кочедыжника женского обычно не встречается корней растений других видов. Представляет интерес, но заслуживает дополнительной проверки сообщение И.И.Науялиса, что при близком произрастании двух особей кочедыжника женского их корни не смешиваются друг с другом, "предпочитая" соприкосновению уходить на большую глубину, в нижние почвенные горизонты.

Наблюдения, проведенные в различных типах леса (березняк лещиновый волосистоосоковый, ельник широколиственно-волосистоосоковый, сосняк разнотравно-черничный, сосняк лещиновый широколиственный, липняк с елью широколиственный), не зафиксировали каких-либо существенных различий в морфоструктуре подземной системы кочедыжника женского за исключением того, что в последнем типе леса ветвление корней продолжалось до 5-го порядка включительно (табл. 13). С максимальной интенсивностью используется почвенный объем в радиусе 20-40 см.

Как и все прочие виды папоротников, кочедыжник женский очень болезненно реагирует на рекреационную нагрузку и быстро выпадает из состава травяного покрова.

Betonica officinalis L. – Буквица лекарственная

Нередко обитает в широколиственных и широколиственно-хвойных лесах и в производных от них березняках и осинниках; обладая способностью расти в пределах довольно широкой экологической амплитуды предпочитает почвы, достаточно богатые и влажные; механический состав субстрата видимого значения не имеет.

Всходы имеют удлинённый главный корень, но уже к концу второго года жизни он, как правило, отмирает. Постепенно формируется эпигеенное корневище – основание побега втягивается в почву вследствие контрактивной деятельности корней. Наиболее старая часть корневища располагается по отношению к поверхности почвы почти горизонтально, но ближе к основанию наземного побега оно становится почти вертикальным. Корневище медленно растёт и может достигать до 10 см в длину при диаметре до 1 мм. У взрослых растений оно становится четырёхгранным и начинает ветвиться. По мере развития некротических процессов наиболее старые участки корневищ отмирают, и отдельные ветви обособляются друг от друга – образуется клон, состоящий из небольшого числа слабомолодых особей (Берко, 1980).

От корневища в стороны и вниз отходят многочисленные (несколько десятков) придаточные корни. Длина корней 1-го порядка – 30–40 см (корни, идущие вниз, длиннее – до 60–70 см) при диаметре 1–3 мм. Длина корней 2-го порядка – 1–10 см (0,2–0,5 мм), 3-го порядка – 0,5–2,5 см (0,1–0,2 мм), 4-го порядка – 0,5–1,5 см (0,1 мм). Изредка наблюдаются корни 5-го порядка (табл. 14). Ветвление усиливается ближе к окончаниям крупных корней. Во всех типах леса, где мы наблюдали буквицу (сосняк чернично-разнотравный, сосняк с дубом лещиновый прелесниково-

Таблица 14

Биометрические показатели подземных органов буквицы лекарственной

Тип леса	Корневище	Корни, порядок				
		1-й	2-й	3-й	4-й	5-й
Сосняк с дубом лещиновый прелесниково-широкотравный	7	30–40	2–10	0,5–2	–	–
	5–8	1–2	0,5	0,3–0,4	–	–
Сосняк чернично-разнотравный	5	30–40	4–10	0,5–5	0,5–1	0,2–0,5
	8–10	2–3	0,3–0,4	0,2	0,2	0,1
Ельник кисличный	4–5	10–30	1–3	0,2–0,5	–	–
	6–10	1–2	0,2–0,3	0,1	–	–
Осинник волосистоосоковый	7	20–35	1–8	0,5–1	0,2–0,5	–
	2	1–2	0,4–0,5	0,2–0,3	0,1–0,2	–
Березняк лещиновый волосистоосоковый	5–6	20–40	3–6	0,5–1,5	0,2–1	–
	10–15	1–3	0,3–0,4	0,1–0,2	0,1	–

широкотравный, ельник кисличник, березняк лещиновый волосистоосоковый, осинник волосистоосоковый), корни ее не углублялись более 30 см. Другую цифру (100–125 см) называет Голубев (1962) для буквицы, растущей на разнотравно-злаковой поляне; по данным Г.М. Зозулина (1959), заглубление корней буквицы не превышает 75 см при ширине простираения – до 50–60 см (по Голубеву – 60–80 см).

Буквица способна выносить умеренное вытаптывание.

Campanula latifolia L. – Колокольчик широколистный

Изредка встречается в тенистых лесах на богатых и влажных почвах; чаще это дубняки и осинники, иногда – сложные сосняки. Утолщенное (2 см), косо направленное корневище находится на глубине 5–8 см от поверхности почвы, его длина – 4–6 см. С верхней стороны на нем сохраняются пеньки от побегов прошлых лет; по ним нетрудно определить возраст живой части корневища, который, как правило, не превышает 10–12 лет. У основания побега текущего года формируется почка возобновления, дающая начало побегу будущего года. От корневища в стороны и вниз отходят 20–30 придаточных корней, нередко вскоре раздваивающихся, а затем ветвящихся (рис. 26). Длина крупных корней 2-го порядка – до 20 см (диаметр 1–2 мм), длина корней 3-го порядка – до 5 см (0,3 мм), 4-го порядка – до 1 см (0,2 мм), 5-го порядка – до 5 мм (0,1 мм). Ветвление усиливается ближе к окончаниям крупных корней, которые на некотором удалении веретеновидно утолщаются до 7–8 мм в диаметре; эти корни выполняют запасную функцию. Окраска корней светло-серая. Глубина корневой системы обычно не превышает 15–20 см, ширина простираения – 50–60 см.

Всходы колокольчика широколистного к концу первого года жизни имеют хорошо развитую корневую систему, состоящую из главного корня и большого числа боковых корней. Осенью у них можно наблюдать ярко-белый, веретенообразный (утолщенный посередине) гипокотиль. В течение

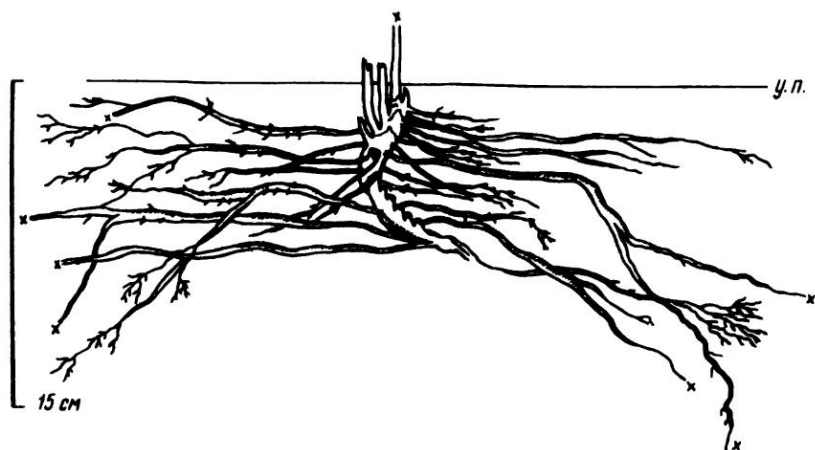


Рис. 26. Колокольчик широколистный в осиннике лещиновом широкотравном

второго вегетационного периода у ювенильных растений формируются многочисленные придаточные корни.

Колокольчик широколистный очень декоративен и до последнего времени (до появления охранных постановлений) усиленно истреблялся отдыхающими в лесу. Резко отрицательно реагирует на вытаптывание и связанное с ним механическое повреждение надземных побегов и почек возобновления и уплотнение почвы. Поэтому при усилении рекреационных нагрузок очень быстро выпадает.

Campanula trachelium L. — Колокольчик крапиволистный

Изредка и в небольших количествах встречается в хвойно-широколиственных и широколиственных лесах, а также в производных от них осинниках на постоянно влажных и богатых почвах. Растения обладают утолщенным (диаметр до 2–2,5 см), коротким (7–10 см), косо направленным корневищем. Оно слабо ветвится, и со временем ветви отчленяются друг от друга, но не расходятся в стороны, и надземные побеги образуют как бы единый "куст". На корневище есть многочисленные спящие почки. Сохраняются пеньки от надземных побегов прошлых лет.

Придаточные корни растут также преимущественно в горизонтальном направлении; заметно утолщены вначале (диаметр — 3–5 мм) и, следовательно, выполняют запасную функцию, но уже на расстоянии нескольких (3–10) см от своего основания резко утончаются. Их максимальная длина — 30–40 см. Длина придаточных корней 2-го порядка — до 25 см (диаметр — 1 мм), 3-го порядка — до 10 см (0,5 мм), 4-го порядка — до 3 см (0,3 см).

В.Н. Голубев (1962), наблюдавший колокольчик крапиволистный в условиях лесостепной дубравы, ничего не говорит о наличии главного корня и относит этот вид к группе "кистекорневых универсальных". Преимущественная глубина проникновения корней в орляково-снытевой дубраве — 35 см при ширине простирания 80 см. По нашим наблюдениям, в сосняке с липой широколиственный корни колокольчика крапиволистного располагаются в верхних 20–25 см при ширине простирания 40–50 см. Благодаря своей декоративности колокольчик крапиволистный часто обрывается; к тому же он не выносит вытаптывания и связанного с ним уплотнения почвы.

Centaurea jacea L. — Василек луговой

Нередко в небольших количествах встречается в светлых лесах, обильнее растет на лесных полянах. Ксеромезофит, мезотроф. Обладает коротким (2–5 см), слабоветвистым корневищем с диаметром до 1 см, окраска корневища темно-бурая, находится оно в 2–3 см от поверхности почвы.

В стороны и косо вниз отходят относительно немногочисленные придаточные корни; старые корни выделяются более темной окраской, молодые — светло-коричневые. Длина их варьирует в зависимости от условий местообитания. Наши наблюдения в сосняках практически никогда не фиксировали наличие корней длиннее 50 см при диаметре у основания —

1–2 мм, тогда как Голубев (1962), проводивший раскопки корневых систем этого вида в разнотравно-злаковых сообществах, в качестве максимальной глубины проникновения называет 160 см при диаметре 2–3 мм. Первые годы жизни у растений сохраняется главный корень, но позже остаются только придаточные.

Корни относительно слабо ответвлены. Длина корней 2-го порядка – до 2 см (диаметр – 0,2 мм), 3-го порядка – 0,5 см (0,1 мм).

По мере отмирания старых участков корневища образуется клон, но способность к вегетативному расселению очень ограничена вследствие незначительного линейного прироста корневища. Морфоструктура подземных органов василька лугового заметно меняется в разных условиях обитания. С.А. Котт (1962) относит этот вид к числу стержне-кистекорневых, но по нашим наблюдениям, у растений, обитающих под пологом леса, главный корень не сохраняется.

Centaurea phrygia L. – Василек фригийский

Как и предыдущий вид, растет под пологом светлых (разреженных) сосняков, березняков и осинников. Близка и морфоструктура подземных органов. Крупное (длина до 10 см, диаметр до 2 см) корневище располагается в 3–5 см от поверхности почвы: изогнутое, ветвящееся, с пеньками от надземных побегов прошлых лет. Постепенно разрушается, что приводит к изоляции дочерних ветвей друг от друга.

В стороны и вниз отходит несколько десятков придаточных корней. Длина корней 1-го порядка – 40–50 см (диаметр 2 мм), 2-го порядка – до 5 см (0,5–0,7 мм), 3-го порядка – до 1 см (0,4 мм).

Chaerophyllum aromaticum L. – Бутень душистый

Встречается в некоторых типах сложных сосняков (например, сосняк с дубом лещиновый чернично-разнотравный), но более характерен для широколиственных лесов и осинников, где почвы обладают значительным плодородием. У всходов и ювенильных растений хорошо развит светлокоричневый главный корень, несущий большое количество боковых корешков (Рысина, 1973). У двухлетних растений, выросших на лесном питомнике, длина его составляла 10–15 см, а диаметр 3–4 мм, причем книзу корень несколько утолщается. Отчетливая бороздчатость в верхней части корня является признаком его контрактильности – осенью сформировавшаяся почка возобновления, окруженная основаниями черешков листьев, втягивается в почву.

С возрастом формируется короткое корневище, а главный корень отмирает. Длина корневища – 3–6 см, толщина – 1–2 см. Оно располагается на глубине 3–5 см, слегка наклонно по отношению к поверхности почвы. От корневища отходят немногочисленные, длинные (до 1 м) шнуровидные придаточные корни, имеющие в поперечнике 2–4 мм и идущие почти горизонтально на глубине 2–4 см. Корни слабо ветвятся, а к концу заметно утолщаются. По всей длине слабо ответвлены короткими и тонкими корешками. Окраска корней темно-коричневая.

Длина корней 2-го порядка – 2–8 см (диаметр – 0,2–0,3 мм), 3-го по-

ряка — 1–3 см (0,1–0,2 мм), 4-го порядка — 3–10 мм (0,1 мм). Часть корней направлена почти вертикально вниз. Сочные надземные побеги из леса в случае повышенных рекреационных нагрузок. Отрицательно сказывается и уплотнение почвы.

Strepis paludosa (L.) Moench — Скерда болотная

Нередко довольно обильно растет в сырых лесах. Проростки имеют быстро удлиняющийся гипокотиль и очень тонкий желтоватый главный корень, но последний быстро исчезает и уже на следующих этапах онтогенеза система подземных органов становится типично кистекорневой (Рысина, 1973). Очень короткое (2–4 см) корневище располагается почти у поверхности почвы. Слабо ветвится, с очень небольшим годичным линейным приростом.

В стороны и вниз отходит несколько десятков придаточных корней длиной до 30–40 см (наблюдения проводились в осиннике лещиновом широколиственном). Диаметр корней у основания около 1 мм, окраска коричневато-серая; имеется обильное короткое опушение. Длина корней 2-го порядка — 5–8 см (диаметр — 0,5–0,8 мм); 3-го порядка — 0,5–1,0 см (0,4 мм).

В связи с уже отмечавшейся слабой способностью корневища к ветвлению возможности вегетативного расселения весьма ограничены.

Synanchum vincetoxicum (L.) Pers. — Ластовень обыкновенный

Встречается в светлых лесах и на лесных полянах, на вырубках; ксеромезофит, олигомезотроф. Под пологом леса растения имеют заметно меньшие размеры.

На открытых участках формируется короткое (около 5 см) корневище, располагающееся на глубине 3–4 см, слабоветвящееся. От него горизонтально и наклонно отходит несколько десятков придаточных корней — почти белых, длиной до 60–70 см, с диаметром у основания 1–2 мм. Вначале корни почти не ветвятся, но затем ветвление становится все более интенсивным. Длина корней 2-го порядка — 1–8 см (диаметр — 0,5 мм); 3-го порядка — до 5 см (0,3 мм); 4-го порядка — 0,5–1,5 см (0,2 мм). Общая глубина корневой системы под пологом леса обычно не превышает 30 см, ширина простирается — 1–1,2 м.

Примерно такие же цифры называет для ластовеня в условиях степных сообществ Голубев (1962). Принимая в качестве важного признака преимущественно горизонтальную направленность придаточных корней, В.Н. Голубев относит этот вид к подгруппе "кистекорневых горизонтально простертых". Наши наблюдения (рис. 27) не подтверждают этот вывод — значительная часть придаточных корней направлена под разными углами вниз.

Корневище сохраняет жизнеспособность в течение нескольких лет. Со временем отдельные участки корневищ перегнивают, и особь теряет свою первоначальную целостность, но при этом вегетативного расселения практически не происходит — надземные побеги остаются компактной группой.

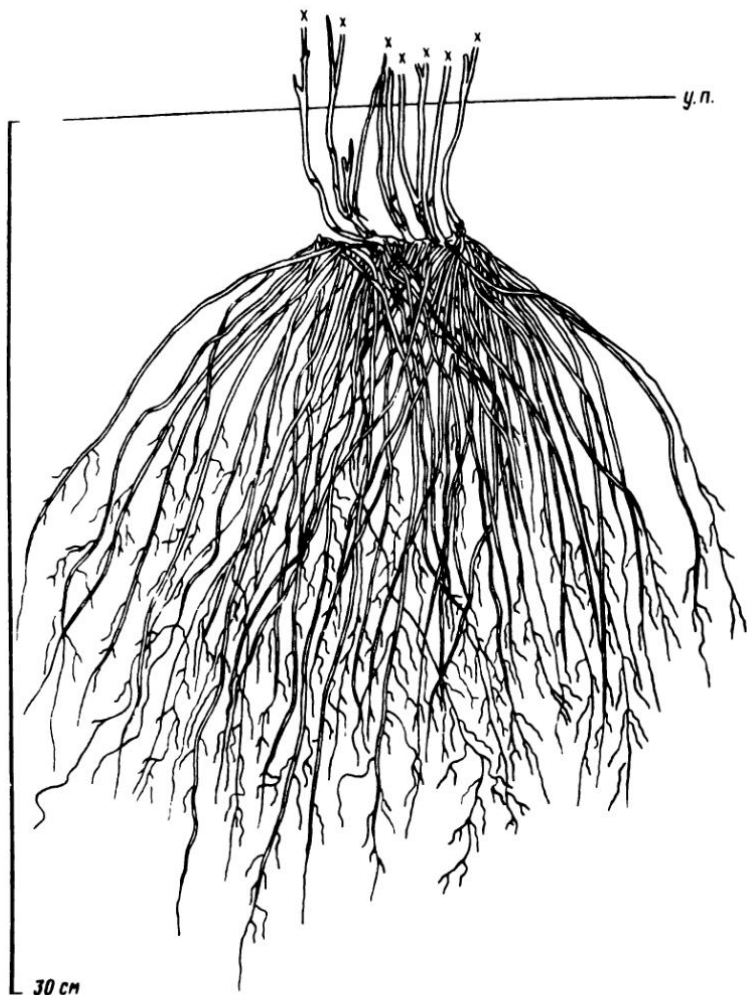


Рис. 27. Ластовень обыкновенный в разреженных сосновых культурах

Dracoscephalum ruyschiana L. — Змеголовник Рюиша

Изредка встречается в светлых сосняках и на полянах; по данным Голубева (1962), очень обилен в условиях некосимой степи и редок в косимой степи (на территории Центрально-Черноземного заповедника).

Взрослые особи, растущие под пологом сосняков, обладают короткими (1,5–3,0 см длины) изогнутыми корневищами с диаметром 3–6 мм, располагающимися на глубине 1–3 см. Окраска корневища буровато-светло-коричневая. Оно неоднократно ветвится, но ветви очень укорочены, а надземные побеги тесно сближены. На корневище много спящих почек и пеньков — оснований отмерших ортотропных надземных побегов прошлых лет. Продолжительность жизни корневища точно установить трудно, но очевидно, что она может достигать нескольких лет. Изменение условий

существования (например, резкое осветление) способствует "пробуждению" спящих почек, и тогда численность надземных побегов возрастает в несколько раз.

При всей длине от корневища отходят многочисленные придаточные корни, обычная длина которых 15–25 см (реже – до 50 см); диаметр у основания – 0,5–1,0 мм, глубина проникновения – 15–25 см. Корни коричневые, прочные, слегка извилистые, на всем протяжении ветвящиеся. Длина корней 2-го порядка – до 15 см (диаметр – 0,2 мм); 3-го порядка – 1–4 см (0,2 мм); 4-го порядка – 0,2–1,0 см (0,1 мм). Много корневых волосков, которые местами образуют почти войлок; они особенно обильны на молодых корнях.

Со временем отдельные участки корневища разрушаются, и ранее целостная особь распадается на части, но в связи с крайне малым линейным приростом расселения (вегетативного) по площади фактически не происходит; поэтому и о вегетативном размножении можно говорить в значительной степени только условно.

В.Н. Голубев (1962) отмечает, что в условиях некосимой степи (при оптимальном световом режиме) змееголовник Рюиша образует мощные кусты из нескольких десятков побегов 50–60 см высоты. В этих случаях система подземных органов представляет собой очень сложное переплетение партикулировавших корневищ и нескольких сотен придаточных корней, направленных горизонтально, наклонно и вертикально вниз. Диаметр корней в среднем составляет 1,5 мм (до 2,5 мм), глубина проникновения – 110 см, ширина простираения – до 1 м. В менее благоприятных условиях (в этом же заповеднике) глубина проникновения уменьшается до 50 см, а ширина простираения – до 40–50 см.

Dryopteris filix-mas (L.) Schott. – Щитовник мужской

Обитает в тенистых хвойных и лиственных лесах с влажными и плодородными почвами. Мощное, косо восходящее или плагиотропное корневище находится на глубине 3–8 см. Длина его – до 15 см, диаметр – 2–3 см. На нем сохраняются базальные части вай прошлых лет; они плотно прижимаются к корневищу. Постепенно отмирает в своей старой части. Может ветвиться и когда нарушается контакт между отдельными ветвями, можно говорить о вегетативном размножении. Однако расселение по площади происходит крайне медленно.

Многочисленные придаточные корни – извилистые, жесткие, прочные, проволоковидные, темно-коричневые – берут начало у оснований вай (рис. 28). Их длина – 50–70 см при диаметре у оснований 1–2 мм. Интенсивно ветвятся: длина корней 2-го порядка – 1–10 см (диаметр – 0,2–0,3 мм), 3-го порядка – 1–2 см (0,2 мм), 4-го порядка – 2–4 мм (0,1 мм). Основная масса корней сосредоточена в верхних 10–15 см, но отдельные корни достигают глубины 30–40 см (Науялис, 1980). Ширина простираения корней – до 1 м. Корни, отходящие от основания живых вай, на концах заметно утолщены, имеют меньшую длину (10–20 см) и ветвятся мало. Наблюдения, проведенные нами в разных типах леса (сосняк с липой чернично-разнотравный, сосняк лещиновый чернично-разнотравный, сосняк с дубом костянично-разнотравный), не выявили

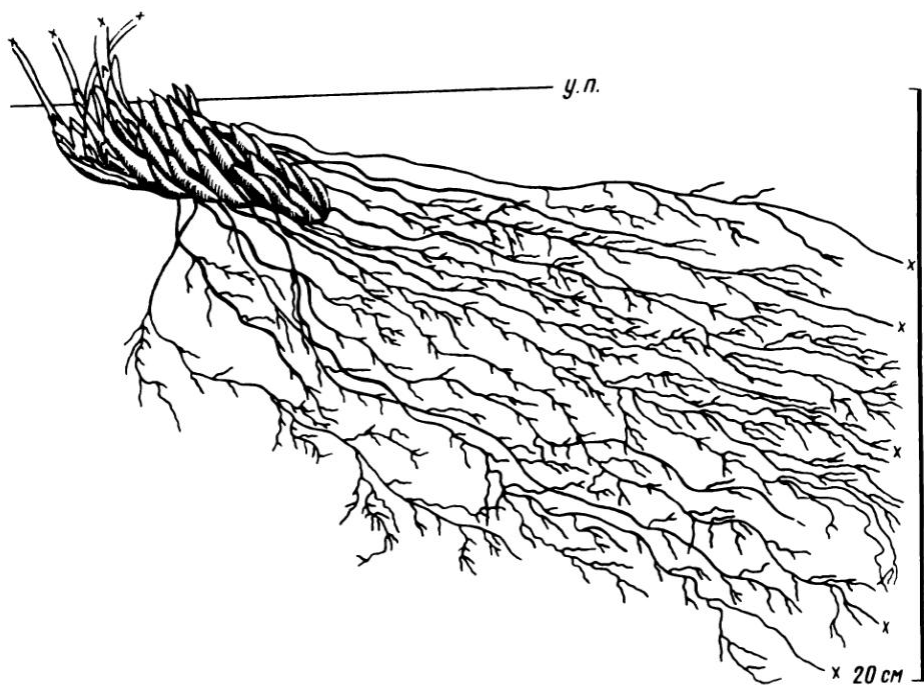


Рис. 28. Щитовник мужской в сосняке с липой

каких либо существенных различий в морфоструктуре подземных органов щитовника мужского.

Растения этого вида совершенно не выносят вытаптывания, поскольку даже при небольших нагрузках обламываются вайи и погибают почки возобновления.

Dryopteris lanceolata-cristata (Hoffm.) Alston –
Щитовник ланцетно-гребенчатый

Нередко обитает в лесах разных типов на почвах, достаточно влажных и богатых. Мощное корневище располагается на глубине 5–10 см. Длина его от 10 (сосняк с липой чернично-разнотравный) до 20–30 см (сосняк бруснично-молиниевый), диаметр – 1,5–2,0 см. Сохраняются базальные части старых вай, плотно прижатые к корневищу и друг к другу. Ветвится; со временем ветви разделяются, но расселения по площади фактически не происходит – вид очень малоподвижен.

От оснований вай отходят многочисленные придаточные корни – очень прочные, сильноизвилистые, длиной до 50 см при диаметре у оснований 0,6–1,0 мм; окраска корней темно-коричневая. На всем протяжении ветвятся. Длина корней 2-го порядка – 1–2 см (редко 15 см), диаметр – 0,2–0,8 мм; длина корней 3-го порядка – до 5–6 см (диаметр – 0,2–0,5 мм); 4-го порядка – 2–6 мм (0,2–0,3 мм). Тонкие корни имеют сильное опушение.

Совершенно не переносит вытаптывания, поскольку очень быстро уничтожаются и надземные побеги, и почки возобновления.

Eriactis helleborine (L.) Crantz. — Дремлик широколистный

Изредка встречается в лесах разных типов и разного породного состава. Корневище длиной около 10 см при диаметре 4–5 мм располагается на глубине 10–12 см. Ежегодно появляется только один надземный побег, у его основания формируется почка возобновления побега будущего года. Корневище темно-бурое, слегка извилистое.

От корневища в стороны отходят многочисленные придаточные корни длиной до 20 см. Молодые корни имеют светло-коричневую окраску, старые корни — темно-коричневую. Их диаметр — 2–3 мм. Лишь немногие корни дают очень короткие (5–20 мм) боковые ответвления. Корни покрыты большим числом корневых волосков. Хрупкие надземные побеги дремлика беззащитны против вытаптывания.

Filipendula ulmaria (L.) Maxim. — Лабазник вязолистный

Часто встречается по сырым лесам и в отдельных случаях является доминантом травяного покрова; особенно обилен в оврагах и по периферии низинных болот. Мощное (диаметр 2–3 см), короткое (10–15 см), плагиотропное корневище располагается на глубине 5–10 см; деревянистое, ветвящееся, светло-коричневое. Со временем связь между отдельными ветвями прекращается. В условиях лучшей дренированности диаметр корневища уменьшается до 1,0–1,5 см, но длина его остается прежней. Поскольку годовой линейный прирост корневища составляет 2–4 см, то трудно определить, что корневище (его годичные участки) живет около 5–8 лет, после чего начинает разрушаться.

С нижней стороны корневища отходят многочисленные придаточные корни длиной 20–40 см (ясеневник широколистный), 30–40 см (осинник с дубом лещиновый широколистный), 40–50 см (липняк с елью широколистный). Корни прочные, слегка извилистые, вначале светло-коричневые, позднее — более темные, по всей длине ветвятся. Длина корней 2-го порядка — 2–8 см (диаметр 0,2–0,3 мм), 3-го порядка — 2–10 мм (0,1 мм). Ветвление усиливается ближе к окончаниям корней. В ельнике приручевом корни 3-го порядка имели длину до 5 см (диаметр 0,3 мм) и, в свою очередь, давали корни 4-го порядка длиной 5–15 мм (0,1–0,2 мм). Большая часть корней располагается в верхних 15–25 см, но отдельные корни уходят значительно глубже. Близкие цифры относительно глубины размещения корней лабазника вязолистного приводит В.Н. Голубев (1962) для сырого лога; в последнем случае ширина простираения корней достигала 2 м. По данным финских исследователей (Linkola, Tiirikka, 1936), полученным на белоусовом лугу, длина придаточных корней составляет 20–50 см, а их максимальная глубина — 12 см; ширина простираения — около 1 м.

Лабазник плохо переносит вытаптывание.

Gentiane pneumonanthe L. — Горечавка легочная

Изредка встречается на сыроватых лесных полянах. Короткое, почти ортотропное корневище длиной до 3 см, при диаметре 4–7 мм находится на глубине 3–5 см; слабо ветвится. В стороны и вниз отходит несколько десятков придаточных корней — мощных, отчетливо морщинистых, проч-

ных, светлоокрашенных (молодые корни — почти белые, старые — светло-коричневые). Диаметр корней у основания — 1–5 мм. Корни многократно ветвятся. По наблюдениям В.Н. Голубева (1962), в условиях днищ логов основная масса корней размещается в верхних 40 см почвенной толщи; максимальная глубина проникновения — 70 см, ширина простираания — 80 см и более.

Geranium palustre L. — Герань болотная

Частый обитатель сыроватых лесов, но не слишком тенистых. Н.С. Сугоркиной (1983а) прослежено формирование структуры подземных органов. У проростков есть главный корень — белый, тонкий, с многочисленными боковыми ответвлениями. У ювенильных растений он утолщается и приобретает охристый цвет, тогда как боковые корни по-прежнему остаются тонкими. Для имматурных растений характерно эпигеогенное ортотропное корневище с отходящими в стороны клубневидно утолщенными придаточными корнями; на этом этапе онтогенеза корневая система герани болотной становится кистекорневой. У виргинильных растений она образована многочисленными сильноутолщенными придаточными корнями, отходящими от корневища. Последнее начинает ветвиться и по мере распада старых участков распадается на автономные части, образуется клон, представленный несколькими близкосидящими партикулами (рис. 29). У субсенильных и сенильных особей корневища сильно разрушены и практически лишены придаточных корней.

По нашим наблюдениям, в сосняке с дубом разнотравном длина корневища у генеративных особей герани болотной составляет около 10 см при диаметре до 1 см; корневище темно-бурое, неоднократно ветвящееся.

Придаточные корни заметно утолщены на протяжении первых 5–10 см (до 5 мм), их окраска — коричневая (у молодых — красновато-коричневая), длина — 20–40 см. Корни неоднократно ветвятся, направлены почти горизонтально, вследствие чего глубина их обычно не превышает 10–15 см, а ширина простираания — 60–80 см. Длина корней 2-го порядка — до 6–8 см (диаметр — 0,3 мм), 3-го порядка — до 2 см (0,2 мм), 4-го порядка — до 5 мм (0,3 мм).

При усилении вытаптывания довольно быстро перестает цвести, а затем и вовсе исчезает из состава яруса.

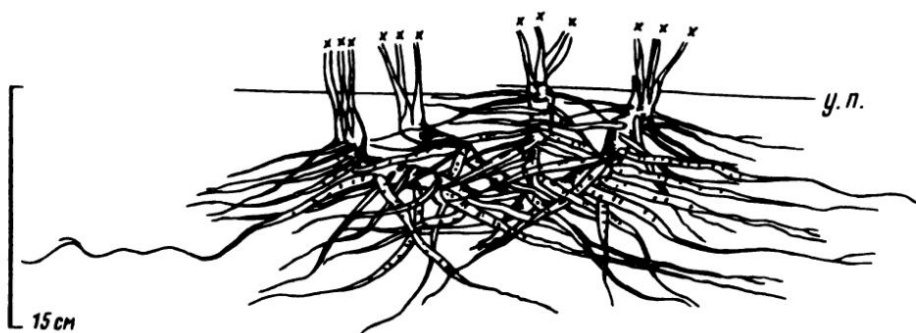


Рис. 29. Герань болотная в осиннике разнотравном

Geranium sanguineum L. – Герань кроваво-красная

Характерный вид для сухих сосняков речных террас и для лесосек; нуждается в достаточно высокой освещенности. Обитая под пологом леса, формирует относительно короткое (около 10 см), слабоветвящееся корневище, располагающееся почти горизонтально на глубине 2–3 см. Диаметр корневища – 5–7 мм. Оно имеет буровато-коричневую окраску. На корневище сохраняются пеньки от надземных побегов прошлых лет, видны спящие почки.

В стороны и наклонно вниз расходятся многочисленные придаточные корни, вначале веретеновидно утолщенные (диаметр 3–5 мм на протяжении первых 10–15 см), а затем резко сокращающие диаметр до 0,5–1 мм. Общая длина их – 20–40 см. Длина корней 2-го порядка – до 25 см (диаметр – до 0,5 мм), 3-го порядка – 2–5 см (0,2 мм), 4-го порядка – 0,2–1 мм (0,1 мм). Корни 2-го и следующих порядков покрыты густым войлоком волосков. Глубина корней герани кроваво-красной в лесу редко превышает 20 см.

Значительно более мощные системы подземных органов имеют растения этого вида в условиях молодых разреженных сосновых культур (рис. 30). В этих случаях корневище ветвится заметно более интенсивно, а длина его живой части увеличивается до 50 см. Со временем связь между отдельными ветвями прекращается, и они начинают жить автономно друг от друга, располагая отдельными корневыми системами. Длина придаточных корней увеличивается до 50–80 см, а протяженность утолщенных участков корней составляет 10–30 см. По характеру подземных органов легко распознаются сенильные растения. Герань кроваво-красная весьма чувствительна к повышению интенсивности вытаптывания.

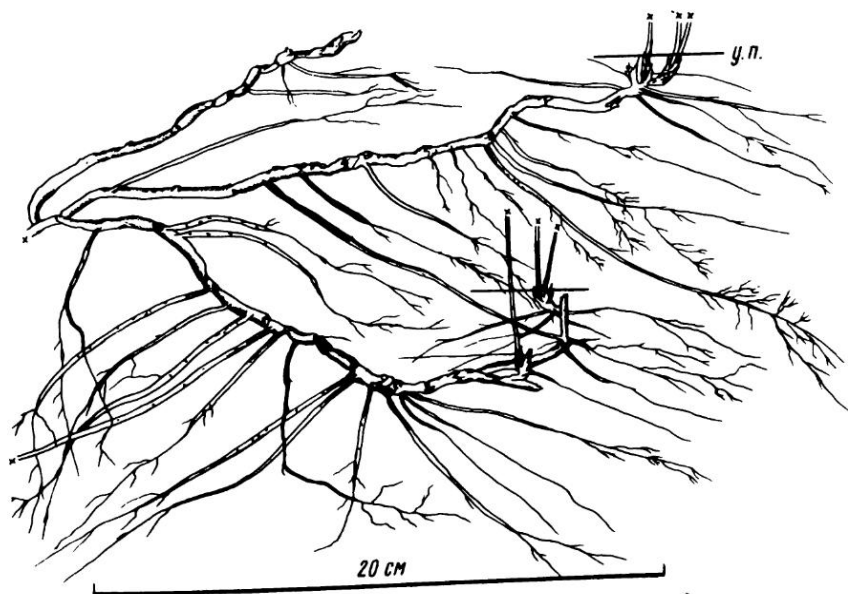


Рис. 30. Герань кроваво-красная (сенильное растение)

Следует заметить, что В.Н. Голубев (1962), наблюдая герань кровяно-красную на лугу, охарактеризовал этот вид как кистекорневой длиннокорневищный с годичным линейным приростом корневища в 11 см и более. Он также обращает внимание на веретеновидное утолщение придаточных корней в пределах первых 10–20 см и наличие густого опушения на отдельных участках корней (исключая их базальные части). Корни намного крупнее, чем в лесу; достаточно сказать, что, по данным Голубева, они достигают глубины в 140 см.

Geranium sylvaticum L. – Герань лесная

Нередко обитает в лиственных и хвойно-широколиственных лесах на относительно богатых и влажных, но хорошо дренированных почвах; не переносит сильного затенения. Как и другие виды гераней, на начальных этапах онтогенеза имеет хорошо заметный главный корень, но очень скоро основой системы подземных органов становится короткое (до 10 см при диаметре до 1 см) корневище, ветвящееся, изгибающееся, плагиотропное или восходящее, с пеньками от отмерших надземных побегов прошлых лет. По мере того, как старая часть корневища разрушается, отдельные ветви обособляются; образуются партикулы. Корневище размещается на глубине 3–7 см.

В стороны, горизонтально и наклонно вниз расходятся многочисленные придаточные корни, вначале заметно утолщенные, неоднократно ветвящиеся. О вариабельности их размеров в разных типах леса дает представление табл. 15. По наблюдениям Кивенхеймо (Kivenheimo, 1947), длина корней может достигать метра. Ширина простираения корневой системы составляет несколько десятков сантиметров и может превышать 1 м. Глубина проникновения корней, как правило, не более 15 см, но Голубев (1962) называет значительно большую величину – до 50 см. Описывая корни герани лесной, Кивенхеймо высказывает соображение относительно их возможной контрактильности на участках, близких к основанию (к корневищу), а также отмечает высокое обилие корневых волосков на молодых корнях. Голубев (1962) указывает на наличие и вертикально направленных корней, но нам не приходилось наблюдать их ни в одном типе леса. Корни, как и корневище, имеют красновато-коричневую окраску; молодые корни – светлые.

Герань лесная совершенно не выносит интенсивного вытаптывания, реагируя вначале уменьшением размеров корней и надземных побегов, а затем вовсе выпадая из состава яруса.

Geum rivale L. – Гравилат речной

Нередко встречается в сырых лесах на богатых почвах. Всходы имеют длинный и тонкий главный корень, но в возрасте 5–6 лет он отмирает, и систему подземных органов образуют корневище и многочисленные придаточные корни.

Длина живой части корневища – до 15 см, диаметр – 6–8 мм. Оно располагается на глубине 2–4 см, плагиотропное; стареющее корневище

Таблица 15

Биометрические показатели подземных органов герани лесной

Тип леса	Корни, порядок				
	1-й	2-й	3-й	4-й	5-й
Ельник черничный	30	10	2-3	0,3	-
	1-3	0,5	0,2	0,1	
Ельник волосисто-осоковый	30	10	0,5-1	0,3	-
	2-4	0,8	0,3	0,2	
Березняк с елью разнотравный	50	8	0,5-1	0,4	-
	2-6	0,7	0,3	0,2	
Сосняк с елью волосистоосоково-разнотравный	30	10	1-3	0,4	-
	1-3	0,5	0,2	0,1	
Сосняк разнотравно-брусничный	35	10	0,5	0,2-0,3	-
	1-3	0,3	0,2	0,1	
Сосняк с дубом лещиновый чернично-разнотравный	30	7	0,5-5	0,2-2	0,2-0,5
	3-4	0,7	0,5	0,3	0,2
Сосняк хвощово-разнотравный	40	10	0,5-1	0,2-0,3	-
	2-4	0,5-1	0,2	0,1	
Сосняк лещиновый широколиственный	30	15	1-5	0,5-1	-
	2-3	1	0,3	0,1	
Сосняк с дубом лещиновый пролесниковый	50	5-15	3-10	0,5-1	-
	3-4	1-2	0,5	0,2	
Сосняк лещиновый чернично-разнотравный	30	10-15	2-5	0,5-2	0,2-0,3
	2-3	1	0,4	0,2	0,1
Сосняк разнотравно-черничный	30	7	1-3	0,5-1	0,2-0,3
	2-3	0,5-1	0,3	0,2	0,1
Березняк злаково-разнотравный	25	10	0,5-2	-	-
	1-5	0,5-1	0,3-0,5		

постепенно отмирает. В течение всей жизни растения нарастает строго моноподиально, приподнимаясь своей верхушкой над поверхностью почвы (Серебряков, Серебрякова, 1965). Продолжительность жизни отдельных участков корневища — около 10 лет, годовые приросты заметны по утолщениям, разделяющим короткие междоузлия. Надземный побег постепенно прилегает к поверхности почвы, укореняется и трансформируется в корневище.

Придаточные корни расходятся горизонтально и под углом в глубину почвы. По нашим наблюдениям, в сосняке хвощово-разнотравном их длина обычно не превышает 15-20 см при диаметре 1-2 мм. На всем протяжении корни интенсивно ветвятся. Длина корней 2-го порядка —

до 5 см (диаметр – 0,2 мм), 3-го порядка – до 1 см (0,1–0,2 мм); глубина проникновения не более 10 см.

В сосняке с дубом лешиновом прелесниковом были получены следующие цифры: длина корней 1-го порядка – до 20 см, диаметр – до 2 мм, 2-го порядка – до 15 см и 0,8 мм, 3-го порядка – до 3 см и 0,2–0,3 мм, 4-го порядка – до 7 мм и 0,1–0,2 мм. В сосняке разнотравно-черничном длина корней 1-го порядка достигала 40 см при диаметре у основания 1 мм, 2-го порядка – 5–8 см и 0,5 мм, 3-го порядка – 2–4 см и 0,3–0,4 мм, 4-го порядка – 0,5 см и 0,2 мм. Вглубь корни уходили на 25–30 см, в ширину – на 40–65 см. На отдельных участках тонких корней есть хорошо заметное опушение.

Кивенхеймо (Kivenheimo, 1947) отмечает, что придаточные корни у гравилата речного имеют преимущественно горизонтальную направленность (непосредственно вниз направлены лишь единичные корни). По данным этого автора, длина корней 1-го порядка составляет 6–45 см (диаметр 1–3 мм). Корни следующего порядка могут быть двух типов: довольно многочисленные, но относительно короткие (1–5 см) и реже встречающиеся, но более крупные (7–24 см). На последних есть корни не только 3-го (0,5–1,5 см), но и 4-го (0,2–0,5 см) порядков. Имеются немногочисленные корневые волоски.

Глубина проникновения корней гравилата речного, по наблюдениям Кивенхеймо, достигает 16 см при ширине простираения корневой системы 55–60 см. Близкие величины называют Метсёвайнио (Metsävainio, 1931), а также Линкола и Тирикка (Linkola, Tiirikka, 1936), проводившие раскопки корневых систем этого вида на манжетковом лугу. По их наблюдениям, длина придаточных корней 1-го порядка составляет 9–23 (33) см, 2-го порядка – 0,5–3 см. Значительно реже встречались корни 3-го и тем более 4-го порядков. Окраска корней от светло- до темно-коричневых. Глубина их проникновения – 2–10 (14) см, ширина простираения – 30–50 см.

Geum urbanum L. – Гравилат городской

Нередко встречается в нарушенных лесах на относительно влажных и богатых почвах. Молодые растения имеют главный корень, но очень скоро основной системы подземных органов становится слабовеетвящееся, косо направленное, короткое (2–10 см при диаметре до 1 см) корневище, с пеньками от оснований прошлогодних побегов, спящими почками и остатками листовых черешков. Старая часть корневища постепенно отмирает и его ветви отделяются друг от друга.

В стороны и вниз отходит несколько десятков придаточных корней – темно-коричневых (старых) и светло-серых (молодых). Размеры их в разных типах леса несколько варьируют (табл. 16).

Глубина проникновения корней – 10–15 см, ширина простираения – 40–60 см. По наблюдениям Голубева (1962), в лесостепной снытевой дубраве корни углубляются до 28 см при ширине простираения 90–100 см. Корни, отходящие от верхушки корневища, постепенно втягивают его в глубь почвы, что увеличивает защищенность растения, в том числе и от вытаптывания.

Таблица 16

Биометрические показатели подземных органов гравилата городского

Тип леса	Корни, порядок				
	1-й	2-й	3-й	4-й	5-й
Сосняк с дубом лещиновый чернично-разнотравный	$\frac{40}{0,7-1}$	$\frac{20}{0,3-0,5}$	$\frac{1-5}{0,2}$	$\frac{0,5-2}{0,2}$	$\frac{0,2-0,5}{0,1}$
Сосняк лещиновый широкоотравный	$\frac{30}{0,8-1,5}$	$\frac{10}{0,5}$	$\frac{1-1,5}{0,2}$	$\frac{0,2-0,3}{0,1}$	-
Сосняк лещиновый чернично-разнотравный	$\frac{30}{1-2}$	$\frac{15}{0,6}$	$\frac{1-5}{0,2}$	$\frac{1}{0,1}$	-
Березняк злаково-разнотравный	$\frac{25}{1,1,5}$	$\frac{15}{0,5}$	$\frac{3-4}{0,2-0,3}$	-	-

Gnaphalium sylvaticum L. – Сушеница лесная

Нечасто встречается в светлых разреженных хвойных (сосновых) и мелколиственных лесах с умеренной рекреационной нагрузкой. Короткое изогнутое корневище находится на глубине 3–6 см. В стороны от корневища отходит несколько десятков придаточных корней – светлых, относительно слабо оветвленных. Длина корней 1-го порядка – 10–25 см (диаметр 0,7–0,9 мм), 2-го порядка – 1–3 см (0,2 мм), 3-го порядка – до 1 см (0,1 мм). Общая глубина корней – 10–15 см, ширина простираения – 30–40 см.

Gnaphalium uliginosum L. – Сушеница болотная

Как и предыдущий вид, нечасто встречается в светлых хвойных и лиственных лесах, подвергающихся умеренному и даже сильному выпатыванию. Корневище короткое (до 10 см), восходящее, ветвящееся (со временем связь между отдельными ветвями нарушается). В стороны отходят многочисленные придаточные корни. Длина корней 1-го порядка – до 20 см (диаметр – до 1 мм), 2-го порядка – до 5 см (0,3 мм), 3-го порядка – 2–5 мм (0,2 мм). Глубина проникновения корней – до 15 см, ширина простираения – до 30 см.

Hepatica nobilis Mill. – Печеночница благородная

Обитает в тенистых хвойных лесах на влажных и достаточно богатых почвах. Морфоструктура растений этого вида обстоятельно охарактеризована Р.П. Барьжиной и Т.А. Гулянян (1974). У молодых растений отчетливо прослеживается главный корень, очень быстро начинает формироваться вертикально направленное, эпигеогенное корневище. Позже оно становится косо или почти горизонтально расположенным, узловатым;

его длина обычно не больше 10 см при диаметре 0,5 см. Корневище ветвится, а поскольку спустя несколько лет его участки начинают отмирать, то происходит разъединение побегов.

В стороны отходят многочисленные придаточные корни длиной 15–25 см при диаметре у основания до 1 мм. Корни размещаются в верхнем 10–15-сантиметровом слое почвы. Они темно-коричневые, довольно непрочные, заметно опущены; ближе к окончаниям светлеют. Длина корней 2-го порядка – до 7–8 см (диаметр 0,5 мм), 3-го порядка – до 5–7 см (0,4 мм), 4-го порядка – 0,5–2 см (0,2–0,3 мм). Корни функционируют в течение 5–6 лет.

Печеночница благородная не выносит вытаптывания; к тому же она интенсивно истребляется вследствие своей декоративности; принятые меры охраны пока еще явно недостаточны. При бережном отношении к этому виду его можно было бы без особого труда вернуть в места, где он в большом количестве встречался прежде, но к настоящему времени полностью исчез; проведенные нами опыты показали, что печеночница благородная, введенная под полог леса в благоприятных для нее условиях местобитания, успешно размножается и относительно быстро расселяется по территории.

Hieracium turgidum L. – Ястребинка постенная

Встречается изредка во влажных хвойных лесах. Обладает коротким (3 см при диаметре 0,5 см), изогнутым, нередко почти ортотропным корневищем, располагающимся на глубине 1–3 см; слабо ветвится, со временем ветви могут разъединяться в результате отмирания наиболее старых участков корневища. В стороны и вниз расходятся немногочисленные придаточные корни длиной 15–25 см с диаметром у основания до 1 мм. Очень слабо оветвлены, размещаются в верхних 10–15 см почвенного слоя.

В сосняке с елью волосистоосоковым длина корней 1-го порядка составляла 10–15 см при диаметре до 1 мм в базальной части, 2-го порядка – 1–3 см (0,2 мм), 3-го порядка – 5–7 мм (0,1 мм).

Незащищенность побегов от механических воздействий, близость от поверхности почвы корневой системы обуславливают весьма низкую антропопотолерантность растений этого вида – повышенных рекреационных нагрузок они не выдерживают.

Hieracium pratense Tausch. – Ястребинка луговая

Встречается в различных типах леса – от сосняков лишайниково-зеленомошных до дубрав, сохраняя в общих чертах тип морфоструктуры системы подземных органов, но изменяя отдельные показатели. В сосняке лишайниково-зеленомошном растения обладают коротким (1 см, диаметр 0,5 см) корневищем, располагающимся в приповерхностном слое почвы; сохраняются остатки влагалищ старых листьев. В стороны и вниз отходит до 20 придаточных корней длиной 20–25 см с диаметром в базальных частях 1,0–1,5 мм. Корни имеют светлую окраску, снабжены многочисленными корневыми волосками. Длина корней 2-го порядка – до 5 см (ча-

ше 0,5–1,0 см), диаметр – 0,2 мм; длина корней 3-го порядка – 1–5 мм, диаметр – 0,1 мм. Глубина корневой системы в сообществах этого типа – 10–15 см, ширина простираения – 40–45 см.

По наблюдениям Голубева (1962), в дубравах лесостепи корни ястребинки луговой достигают 65 см, причем большая часть их направлена узгоризонтально или погружаются в глубь почвы, дуговидно изгибаясь.

Устойчивость к рекреационным нагрузкам этого вида относительно невелика вследствие механического повреждения при вытаптывании генеративных побегов.

Hieracium umbellatum L. – Ястребинка зонтичная

Встречается в разных типах лесов, но в относительно небольших количествах; растет на олуговелых участках. На сухих и бедных песчаных почвах (сосняк редкотравно-зеленомошный) взрослые особи обладают коротким (2–3 см, диаметр – 0,5 мм) корневищем, находящемся на глубине 3–4 см. В стороны и наклонно вниз отходит несколько десятков (30–40) придаточных корней – гладких, слабо оветвленных боковыми корнями. Длина их – 30–40 см, диаметр – 1–2 мм. Длина корней 2-го порядка – до 5 см (диаметр – 0,3 мм), 3-го порядка – 2–5 мм (0,1 мм). Ветвление усиливается ближе к окончаниям корней, причем боковые корни становятся несколько длиннее: 2-го порядка – 4–6 см, 3-го порядка – 3–4 см, 4-го порядка – 2–6 мм. Общая глубина корневой системы обычно не превышает 25–30 см.

Иные цифры приводит Голубев (1962), наблюдавший растения этого же вида в составе сообществ узколистно-мятликово-безостокострового луга. Прежде всего обращает на себя внимание значительно большее число придаточных корней (около 200), а также большая глубина их проникновения в почву (157 см), хотя диаметр их у основания остается примерно тем же – 1,2–1,8 мм. В условиях лучшей влагообеспеченности, на дне лога (вейниково-разнотравная ассоциация) глубина корневой системы уменьшается до 60 см.

По данным Г.М. Зозулина (1959), от одного корневища ястребинки зонтичной может отходить до 300 придаточных корней, среди которых самые длинные, вертикально вниз направленные корни достигают 75 см.

Как и предыдущий вид (ястребинка луговая), выносит только умеренные рекреационные нагрузки.

У *Hieracium umbellatum* L. var. *linearifolium* Wallr., обитающей в приокских борах, корневая система имеет аналогичное строение, но привлекает внимание большое количество корневых волосков.

Leontodon autumnalis L. – Кульбаба осенняя

Луговой вид, нередко встречающийся на опушках и на лесных полянах, а также под пологом разреженных лесов. Взрослые генеративные особи имеют короткое (1–2 см) корневище с диаметром до 1 см; оно располагается на глубине 2–4 см. Корневище слабо ветвится, и по мере отмирания его старых участков отдельные части становятся независимыми друг от

друга. Происходит вегетативное размножение, но не расселение, так как линейный прирост корневищ составляет всего лишь несколько миллиметров в год.

В стороны и вниз отходят придаточные корни (несколько десятков) – ярко-желтые, извилистые, гладкие, длиной до 15 см при диаметре у основания до 1 см. Эти данные были нами получены в сосняке бруснично-разнотравном, тогда как Голубев (1962), проводивший наблюдения на степных участках и лесных полянах в пределах Центрально-Черноземного заповедника, отметил, что там корни кульбабы осенней значительно мощнее и уходят в почву на глубину до 60 см (на степном питомнике они уже на второй год жизни достигали 84 см в глубину). Линкола и Тирикка (Linkola, Tiirikka, 1936), наблюдавшие растения этого вида на манжетковом лугу, установили, что длина корней составляла 17–41 см, глубина их проникновения – 3–20 см, а ширина простираения – 35–50 см.

Придаточные корни довольно слабо ветвятся; есть относительно немногочисленные корни 2-го порядка (их длина – до 5 см, диаметр – 0,3–0,5 мм) и еще более редкими являются корни 3-го порядка. Усиленные рекреационные нагрузки не меняют структуры подземных органов, но сказываются на внешнем облике растений – уменьшаются их размеры, сокращается число генеративных побегов и т.д.

Leontodon hispidus L. – Кульбаба шершавая

Луговой вид, изредка встречающийся на опушках лесов и на лесных полянах. Короткое (до 10 см), ветвящееся корневище располагается на глубине до 5 см. Одето остатками влагалищ прошлогодних листьев. По мере отмирания наиболее старых участков корневища боковые ветви отделяются друг от друга, превращаясь в самостоятельные особи. У молодых вегетативных и генеративных растений, возникших семенным путем, корневище еще более короткое (3–5 см), восходящее, с диаметром 3–4 мм. Корневище снабжено 10–20 придаточными корнями, располагающимися в верхних 10–15 см почвы. Их длина обычно не превышает 20 см, диаметр у основания – 1,0–1,5 мм. Окраска корней серовато-желтая. По всей длине они оветвлены. Длина корней 2-го порядка – до 5 см (диаметр – 0,2–0,3 мм), длина корней 3-го порядка – до 1 см (0,1–0,2 мм), 4-го порядка – 2–4 мм (0,1 мм). Большая часть придаточных корней сосредоточена у оснований надземных побегов; по мере старения корневища они отмирают. Строение системы подземных органов кульбабы шершавой сохраняется в том же виде и в условиях высоких рекреационных нагрузок.

В.Н. Голубев (1962) в условиях разнотравно-злаковой косимой степи зафиксировал значительно большую глубину проникновения корней у растений этого вида – до 55 см при диаметре корневой системы 40–60 см, отметив при этом, что на лесной поляне корни не заходят глубже 40 см, а ширина простираения уменьшается до 30 см.

Линкола и Тирикка (Linkola, Tiirikka, 1936) приводят близкие цифры: длина корней – до 40 см, ширина простираения – до 30 см, ветвление корней – до 4-го порядка включительно. Основная масса корней располагается в приповерхностном слое почвы, обычно не проникая глубже 15 см.

Leucanthemum vulgare Lam. — *Нивяник обыкновенный*

Луговой вид, нередко в больших количествах встречающийся на лесных полянах и лужайках, а также в разреженных лесах с нарушенной растительностью нижних ярусов. Онтогенез растений этого вида исследовала Н.С. Сугоркина (1983б). Проростки и ювенильные растения имеют тонкий главный корень с боковыми ответвлениями 2–3-го порядков. У имматурных растений система подземных органов представлена ортотропным эпигеогенным корневищем с придаточными корнями, а также главным корнем, но последний скоро отмирает, а корневище становится плагиотропным. Оно ветвится, когда наиболее старые его участки отмирают, образуется клон, состоящий из нескольких партикул. У субсенильных и сенильных растений корневища сильно разрушены, а придаточные корни очень немногочисленны.

У взрослых генеративных растений под пологом леса есть короткие корневища, располагающиеся на глубине всего лишь 1–2 см. Их длина — 2–7 см, диаметр — 2–3 мм. Косо вниз идут придаточные корни, длина которых 10–25 см, а диаметр у основания — 0,6–0,8 мм. На всем протяжении они оветвлены короткими (1–2 см) боковыми корнями, за которыми следуют еще более короткие (4–6 мм) и тонкие (0,1–0,2 мм) корни 3-го порядка.

Более мощную корневую систему у растений этого вида наблюдал В.Н. Голубев (1962): длина корневища — 5 см, диаметр — 4–6 мм, глубина проникновения придаточных корней — до 80 см. На степном питомнике нивяник наряду с многочисленными придаточными корнями развивал мощный стержневой корень, уходящий на двухметровую глубину. причем В.Н. Голубев высказывает предположение, что со временем такой же глубины достигнут и придаточные корни. На усиление вытаптывания нивяник реагирует уменьшением размеров как надземных, так и подземных органов.

Lychnis flos-cuculi L. — *Горицвет кукушкин*

Луговой вид, заходящий с лесных полей под полог леса. Короткое, косо изогнутое, слабоветвящееся корневище располагается на глубине 3–6 см. В стороны и вниз от него отходит до двух десятков придаточных корней. Длина корней 1-го порядка — до 30 см (диаметр 1 мм), 2-го порядка — до 20 см (0,2–0,4 мм), 3-го порядка — 1–2 см, 4-го порядка — 1–5 мм. Корни размещаются в верхних 10 см (по наблюдениям в сосняке с елью волосистоосоково-разнотравном на двучленных супесчано-суглинистых почвах).

Luzula pallescens (Wahlb.) Swartz. — *Ожика бледноватая*

Нечасто встречается в светлых лесах с нарушенным покровом, поскольку типично лесным видом не является. Ее обычными местообитаниями становятся опушки леса и лесных посадок, обочины лесных дорог, лесосеки. Короткое (3–5 см), ветвящееся, косо направленное корневище несет большое число побегов, как генеративных, так и вегетативных.

С возрастом происходит партикуляция, но разделившиеся побеги продолжают оставаться рядом друг с другом. От корневища отходят многочисленные придаточные корни длиной 10–15 см с диаметром у основания 0,2 мм. Почти на всем протяжении ветвятся. Длина корней 2-го порядка – 5–15 мм, 3-го порядка – 3–5 мм. Корни коричневатые, прочные. На молодых корнях – заметное опушение. Ширина простираения корневой системы – 20–25 см. Такие же величины называет В.Н. Голубев (1962), наблюдавший растения этого вида в условиях разнотравно-злаковой косой степи.

Luzula pilosa (L.) Willd. – Ожика волосистая

Обычный обитатель лесов разных типов и различных условий местобитания; не встречается только в очень бедных и сухих или в избыточно влажных экотопах и на олиготрофных болотах. Положительно реагирует на осветление. Короткое корневище располагается в приповерхностном слое почвы. Длина корневища – 2–3 см, диаметр – 2–3 мм. Многократно ветвится и со временем партикулирует, но разделившиеся побеги и группы побегов по-прежнему тесно соседствуют друг с другом. От корневища в стороны и вниз отходят многочисленные придаточные корни – очень тонкие, извилистые, прочные (рис. 31). Длина корней 1-го порядка – 20–30 см, диаметр – 0,2–0,3 мм, 2-го порядка – 1–3 см, 3-го – 1–5 мм (последние довольно редки). Размещаются преимущественно в верхних 10 см почвенной толщи. Отдельные корни углубляются до 20 см и более (Новиков, 1980).

По наблюдениям Кивенхеймо (Kivenheimo, 1947), длина придаточных корней ожики волосистой в сообществах верескового типа составляет 9–62 см, в сообществах брусничного типа – 6–38 см, в сообществах чер-

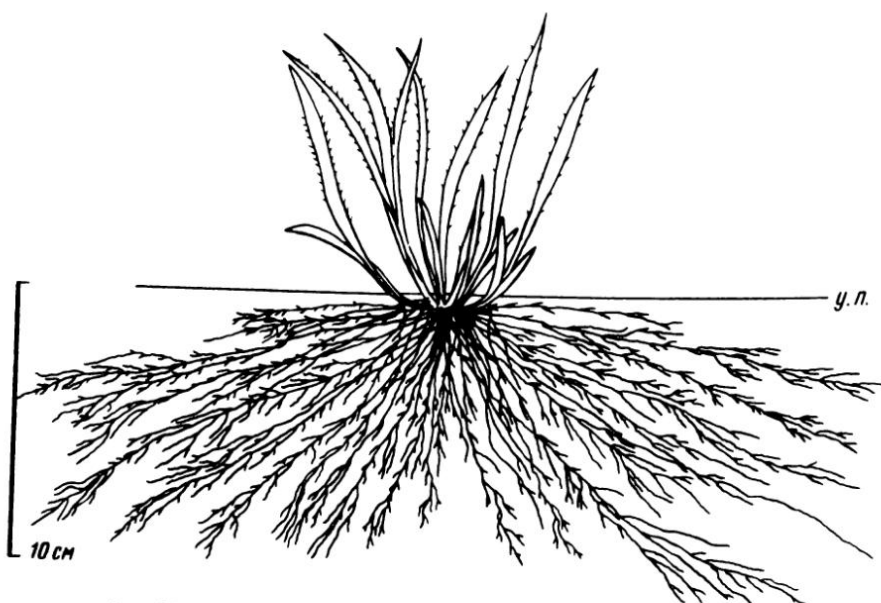


Рис. 31. Ожика волосистая в сосняке лещиновом разнотравном

ничного типа — 5–35 см и в сообществах кислично-черничного типа — 5–50 см. Глубина расположения корней составляла соответственно 2–21, 1–12, 2–13 и 1–15 см, а ширина простираения корневой системы 75, 50, 30–44 и 48–56 см. По данным того же автора, могут наблюдаться корни до 6-го порядка включительно, но корни трех последних порядков очень редки. На корнях — значительное опушение.

В местах интенсивной посещаемости морфоструктура подземных органов ожики волосистой существенно не меняется. Защищенность корневой системы позволяет растениям этого вида без видимого ущерба выносить вытаптывание, однако заметно уменьшается число генеративных побегов.

Orobus vernus L. — Сочевичник весенний

Типичный обитатель хвойно-широколиственных и лиственных лесов на достаточно богатых и влажных почвах; лучше развивается на более освещенных участках леса, но способен выносить затенение. Онтогенез растений этого вида исследован М.А. Гуленковой (1974), проводившей наблюдения в елово-березовом лесу на территории Подмоскovie. На первых этапах развития растения сохраняют главный корень, но уже у двух-трехлетних растений формируются гипогеегенные корневища, нарастающие за счет базальных частей надземных побегов. От корневищ отходят придаточные корни, и среди них теряется главный корень, продолжающий функционировать в течение 5–9 лет.

Корневище слабо ветвится (Зозулин, 1959; Любарский, 1967; личные наблюдения), в результате чего возникают симподиально нарастающие парциальные кусты. По мере разрушения наиболее старых участков корневищ отдельные побеги обособляются друг от друга, но в связи с очень медленным линейным нарастанием корневищ активного вегетативного расселения на площади не происходит. Обычная длина живой части корневища — 4–6 см, оно отчетливо изогнуто. По пенькам, сохранившимся от прежних надземных побегов, можно определить возраст корневища и скорость его нарастания. У senilных растений корневище разрушается и теряет корнепроизводительную способность (Гуленкова, Нехлюдова, 1971). Молодые придаточные корни имеют светлую окраску и слабо оветвлены; позднее они становятся темно-бурыми и интенсивно ветвятся по всей длине. В лесу они редко бывают длиннее 50 см при диаметре у основания 1,0–1,5 мм, но по данным А.М. Овеснова (1957), могут достигать глубины 1,0–1,5 м.

Длина корней 2-го порядка — до 10 см (диаметр — 0,5 мм), 3-го порядка — до 2 см (0,2 мм), 4-го порядка — до 5 мм (0,1–0,2 мм), 5-го порядка — 2–3 мм (0,1 мм); корни двух последних порядков встречаются относительно редко. На тонких корнях — волоски. По данным В.Н. Голубева (1956б), придаточные корни сочевичника способны к сокращению, в результате чего корневище постепенно втягивается в почву. К осени в корневище и в корнях накапливается крахмал. В значительном количестве на корнях образуются клубеньки.

Plantago lanceolata L. — Подорожник ланцетный

Нередко встречается на открытых выбитых местах, а также в осветленных лесах, подверженных вытаптыванию. В.Н. Голубев (1957) в одной из своих работ отнес этот вид к категории стержне-кистекарневых, позднее уточнив определение — "стержне-кистекарневых универсальных". В степных сообществах растения этого вида имеют короткое ортотропное корневище и хорошо развитый стержневой корень, углубляющийся на 45–60 см. Его диаметр у основания — 2–4 мм. От стержневого корня отходят боковые корни, причем в верхней половине число их больше, а сами корни длиннее и более интенсивно ветвятся. Корневище снабжено придаточными корнями, направленными горизонтально и дугообразно вниз. Общая ширина простираения корней составляет 40–70 см.

Примерно такие же размеры указываются Г.М. Зозулиным (1959), по классификации которого растения этого вида относятся к группе "мелкостержнекарневых простых". Различие в описаниях состоит в основном в том, что, по наблюдениям Г.М. Зозулина, боковые корни в большем количестве отходят от средней части стержневого корня (на глубине 15–35 см). Все корни обладают большой прочностью и упругостью.

Л.А. Жукова (1983а), изучавшая онтогенез этого вида, определяет подорожник ланцетный как "многолетнюю поликарпическую короткокарневичную траву". По ее наблюдениям, система главного корня функционирует только у проростков, ювенильных и имматурных растений наряду с придаточными корнями, которые отходят от небольшого ортотропного корневища. В последующем корневище несколько удлиняется, формируются его боковые ответвления. У старых генеративных растений оно начинает разрушаться, в результате чего образуется клон, состоящий из нескольких партикул.

Сенильные растения имеют по 3–4 старых придаточных корня, отходящих от полуразрушенных частей корневища.

Plantago major L. — Подорожник большой

Сорный вид, разрастающийся в лесах в условиях высокой посещаемости. У ювенильных растений из гипокотилия формируется небольшое (0,2–0,3 см) вертикальное корневище, на котором возникают молодые придаточные корни. Имеется главный корень, который обычно не выделяется среди придаточных и отмирает уже у имматурных растений (Жукова, 1983б). Взрослые особи имеют короткое (2–4 см) эпигеогенное корневище, вертикальное или косо вниз направленное, утолщенное (диаметр 2–3 см). Снизу постепенно отмирает, в верхней части одето основаниями отмерших листьев.

Многочисленные (до 100 и более) придаточные корни направлены в стороны и вниз, светлые, гладкие, ближе к окончаниям интенсивно ветвящиеся и иногда образующие мочки. Их длина — 5–15 см при диаметре у основания — 1 мм. Длина корней 2-го порядка — 1–5 см, диаметр — 0,2–0,3 мм, 3-го порядка — до 1 см, 4-го — 2–3 мм. Корни отличаются большой прочностью.

В.Н. Голубев (1962) отмечает существенное варьирование в глубине

и ширине простираения корневых систем подорожника большого в разных условиях местообитания: если на опушках леса растения образуют узкий пучок корней, уходящих на глубину до 75 см, при ширине простираения до 40 см, то на лесных просеках корни развиваются во всех направлениях, осваивая полусферический объем почвы; в этом случае ширина простираения корневой системы возрастает до 70 см, но зато глубина ее уменьшается до 40 см.

Potentilla erecta (L.) Raeusch. — Лапчатка прямостоячая

Нередко встречается в лесах разных типов и на влажных и сырых лугах. Обладает утолщенным коротким (длина — 2–4 см, иногда — до 8–10 см, диаметр — 1–2 см) корневищем, располагающимся в верхних 3–8 см почвы обычно слегка наклонно по отношению к поверхности. Темно-коричневое корневище служит запасующим органом (Серебряков, 1952), нарастает моноподиально (Голубев, 1956, 1958; Пошкурлат, 1958; Серебрякова, 1986). Терминальная почка, за счет которой корневище нарастает, всегда остается вегетативной (Голубев, 1965). Генеративные побеги формируются из боковых ответвлений корневища (Пошкурлат, 1958, 1960). По корневищу можно определить возраст растения (Михайловская, Тихонова, 1971).

Морфоструктура подземных органов лапчатки прямостоячей обстоятельно изучена Т.И. Варлыгиной (1984). Она отмечает, что на лугах в условиях Московской области корневища лапчатки отличаются очень сильной разветвленностью; в отдельных случаях (луга с кукушкиным льном) длина корневищ может достигать 15 см, но длина живой части даже здесь не превышает 5 см. На лугах со сфагнумом корневища лапчатки особенно мощные и достигают размеров кулака. Т.И. Варлыгина (1984) высказывает предположение, что разветвленность корневища в значительной степени зависит от условий местообитания тем значительнее, чем эти условия благоприятнее. С нашей точки зрения, определяющими факторами являются освещенность и режим влажности.

Преимущественно от молодой части корневища отходят немногочисленные придаточные корни, длина которых 15–20 см (реже — до 40 см), а диаметр у основания — 1–2 мм; корни коричневатожелтые, пятнистые, заметно извилистые, направленные преимущественно горизонтально. Длина корней 2-го порядка — до 5 см (диаметр — 0,2–0,3 мм), 3-го порядка — до 1 см (0,1–0,2 мм). Глубина корневой системы — 15–20 см, ширина простираения — 50–60 см (чаще 30–40 см).

Наблюдения, проведенные нами в лесах разных типов, свидетельствуют о том, что во всех случаях основные черты морфоструктуры подземных органов лапчатки прямостоячей сохранялись, но довольно существенно варьировали размеры корневищ; впрочем, вполне возможно, что помимо некоторых различий в условиях местообитания определенное значение имеет и возраст наблюдавшихся растений. Длина и диаметр корней изменялись в небольших пределах (табл. 17). Лапчатка отрицательно реагирует на рекреационное уплотнение почвы: в этих условиях размеры корневищ минимальны (в целях сопоставимости во всех типах леса раскапывались растения с генеративными побегами, т.е. принадле-

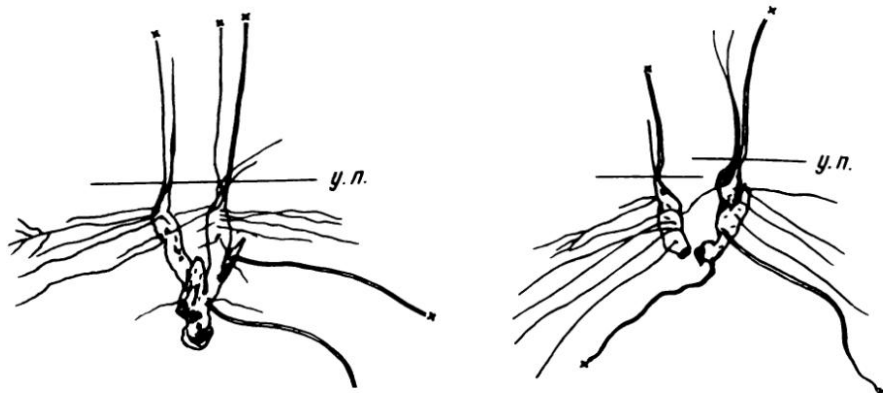


Рис. 32. Лапчатка прямостоячая (сенильная партикуляция)

жашие к одной и той же возрастной группе). На более бедных и менее влажных почвах (сосняк разнотравно-брусничный) корневище также имеет относительно небольшие размеры и более интенсивным (до 4-го порядка включительно) становится ветвление корней. При обрыве корней 1-го порядка соответственно удлиняются корни следующих порядков, число которых может достигать пяти (Kivenheimo, 1947). Аналогичные данные приводятся в работах других авторов (Linkola, Tiirikka, 1936; Голубев, 1962). А.П. Пошкурлат (1961) связывает форму корне-

Таблица 17

Биометрические показатели подземных органов лапчатки прямостоячей

Тип леса	Корни, порядок			
	1-й	2-й	3-й	4-й
Сосняк чернично-разнотравный	$\frac{20}{0,7-1}$	$\frac{5}{0,2-0,3}$	$\frac{0,5-1}{0,1}$	—
Сосняк разнотравно-черничный	$\frac{20}{0,8-1}$	$\frac{5}{0,3}$	$\frac{0,4-1 \text{ см}}{0,2}$	$\frac{2-5 \text{ мм}}{0,1}$
Сосняк разнотравно-брусничный	$\frac{10-15}{0,8-1,5}$	$\frac{5}{0,4}$	$\frac{1-2}{0,2}$	$\frac{1-2}{0,1}$
Березняк лещиновый волосистоосоковый	$\frac{20}{0,8-1,0}$	$\frac{1-3}{0,3}$	$\frac{0,2-0,5}{0,1}$	—
Березняк злаково-разнотравный	$\frac{25}{0,7-1}$	$\frac{1-4}{0,3}$	$\frac{0,5-1,5}{0,1}$	—
Сосняк орляково-черничный	$\frac{20}{0,8-1}$	$\frac{1-5}{0,2}$	$\frac{2-6}{0,1}$	—
Сосняк орляково-брусничный	$\frac{40}{0,9-1}$	$\frac{1-5}{0,2}$	$\frac{2-5}{0,1}$	—

вища лапчатки прямостоячей с механическим составом почв: на легких почвах преобладают корневища овальной формы, на тяжелых – удлиненные и изогнутые. Монографическое описание вида дано В.Л. Тихоновой (1974).

У стареющих растений корневище снизу постепенно отмирает – происходит так называемая сенильная партикуляция особи, в процессе которой боковые ветви растения разъединяются и продолжают еще некоторое время расти (рис. 32). По мнению О.В. Смирновой (1974), такого рода деление следует рассматривать как наиболее примитивный тип вегетативного размножения (1986).

Primula veris L. – Первоцвет весенний

Нередко встречается в светлых, преимущественно лиственных, лесах и на лесных полянах. О. Везарг (Wehsarg, 1935) относит этот вид к группе растений, образующих длинные подземные корневища. Однако мы всегда наблюдали только короткие (2–5 см) корневища, расположенные почти у поверхности почвы. Они изогнутые, слабоветвящиеся, с диаметром до 1 см, темно-бурые, бугорчатые. Главный корень становится трудно различимым уже на второй год жизни растения, теряясь среди многочисленных придаточных корней, направленных в стороны и вниз, светлых, прочных, с большим количеством боковых корней, которые, в свою очередь, усиленно ветвятся. Длина корней обычно не превышает 50 см при диаметре у основания 1–3 мм; как правило, они не уходят глубже 10–15 см при ширине простираания 70–80 см. Длина корней 2-го порядка – 1–3 см (диаметр – 0,3 мм), 3-го порядка – 5–10 мм (0,2 мм), 4-го порядка – 2–5 мм (0,2 мм), 5-го порядка – 1–2 мм (0,1 мм): С возрастом наиболее старые участки корневища перегнивают, и особь распадается на несколько растений с автономными корневыми системами, растущими по-прежнему очень компактно.

Pulmonaria angustifolia L. – Медуница узколистная

Иногда встречается в сосновых лесах речных террас. Короткое (2–4 см) корневище располагается на глубине 1–3 см. Толщина корневища 7–8 мм. В стороны слегка наклонно расходятся придаточные корни (обычно не больше 10), длина которых может достигать 80 см, а диаметр у основания – 3 мм. Далее 15–20 см корни не углубляются. Оветвлены корни слабо: преимущественная длина корней 2-го порядка 1–2 см (у отдельных корней – до 10 см), 3-го порядка – 1–3 мм; диаметр их 0,2–0,4 и 0,1–0,2 мм. Ветвление усиливается ближе к концам корней. Часть корней тупо заканчивается на расстоянии 10–15 см от корневища, в этом случае увеличиваются размеры ближайших корней 2-го порядка.

Окраска корней светлая, но будучи выкопаны, они начинают быстро темнеть. Молодые, только начинающие отрастать придаточные корни имеют ярко-белую окраску. У всходов система подземных органов состоит из гипокотили длиной 1,5–2,0 см, главного корня – до 5 см и нескольких боковых корней. У иматурных растений главного корня уже нет, а от

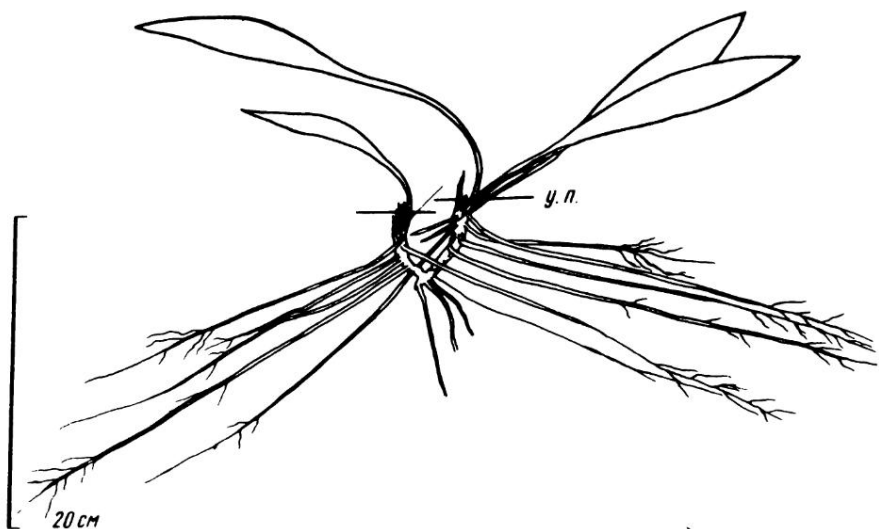


Рис. 33. Медуница узколистная (сенильное растение)



Рис. 34. Медуница узколистная (сенильная партикуляция)

короткого корневища отходят 3–4 придаточных корня, расходящихся в стороны на 10–15 см. С возрастом увеличивается длина придаточных корней и их число, крупнее становится корневище.

Корневище нередко ветвится (рис. 33), что в дальнейшем может привести к обособлению отдельных особей, т.е. может наблюдаться вегетативное размножение. Однако чаще мы наблюдали лишь распад особи в сенильном состоянии на некоторое число самостоятельных особей, неспособных на длительное существование (рис. 34).

Pulmonaria obscura Dumort. – Медуница темная

Вид, типичный для широколиственных лесов на относительно богатых и влажных почвах, но встречается и в хвойных лесах. Онтогенез растений этого вида описан О.В. Смирновой (1978). Уже у ювенильных растений начинает формироваться корневище, первым звеном которого является гипокотиль. У имматурных растений главного корня нет, появляются придаточные корни. Корневище обладает способностью к ветвлению; у молодых генеративных особей различаются 1–3 ветви, у средневозрастных – 3–5. С возрастом эта способность затухает, у старых растений корневище распадается на небольшие участки с минимальным количест-

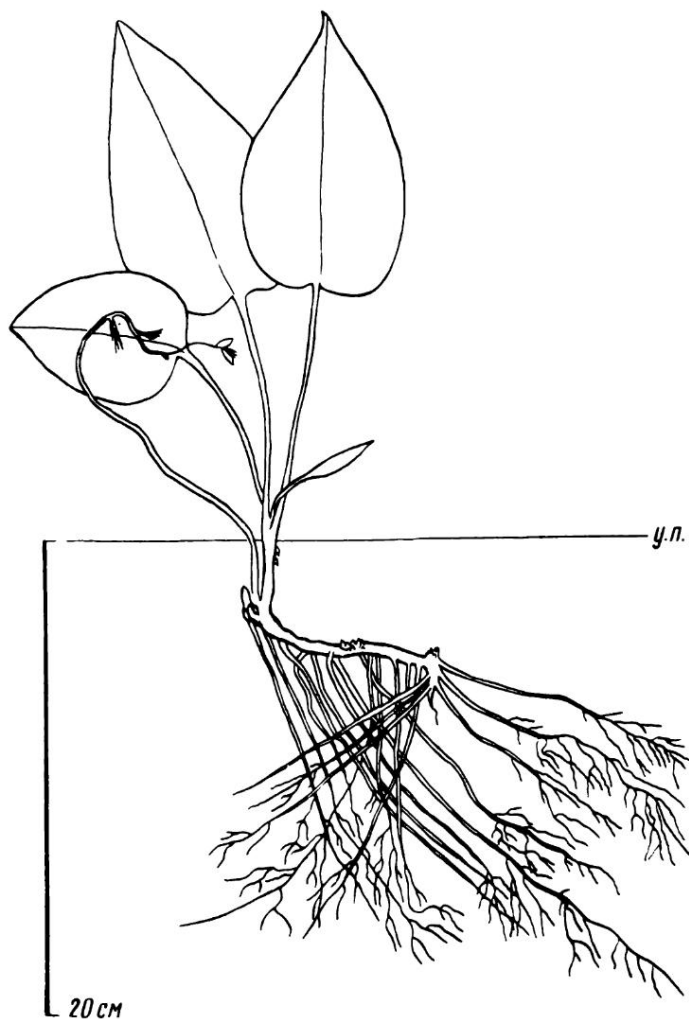


Рис. 35. Медуница темная (молодое генеративное растение в условиях лесного питомника)

вом корней (преимущественно старых, так как новые корни появляются очень редко). Корневище формируется в процессе постепенного превращения осей надземных фотофильных побегов в подземные в результате их засыпания и втягивания корнями в почву. Живая часть корневища состоит из нескольких годичных приростов, имея в длину 10–14 см (рис. 35), но может быть и более крупных размеров. Через 4–6 лет вновь образовавшийся участок корневища разрушается, происходит вегетативное размножение и постепенное расселение медуницы по площади, но в конечном итоге, этот вид вегетативно малоподвижен.

Корни (длина до 50 см, диаметр — до 4 мм) сосредоточены в верхнем горизонте почвы. Старые корни более темные, спустя несколько лет они отмирают и, таким образом, вся система подземных органов постоянно обновляется. По мнению О.В. Смирновой (1978), минимальная продолжительность онтогенеза медуницы темной составляет около 30 лет.

Длина корней 2-го порядка — до 15 см (диаметр — 0,6–0,7 мм), 3-го порядка — до 2 см (0,1–0,2 мм). Корни обладают контрактильной способностью; они постепенно втягивают ассимилирующий побег после отмирания листьев, и он превращается в корневище (Серебряков, Серебрякова, 1965).

Pulsatilla patens (L.) Mill. — Прострел раскрытый (сон-трава)

Обитает в светлых сосновых лесах, лишайниково-зеленомошных и зеленомошных, формирующихся на рыхлых песчаных почвах; входит также в состав степных и остепненно-луговых сообществ. На ранних этапах онтогенеза это типичное стержнекорневое растение. Постепенно гипокотиль втягивается в почву и становится основой формирующегося корневища. До первого цветения растения корневище нарастает моноподиально. На нем закладывается большое число почек возобновления; последующее формирование наземных побегов приводит к ветвлению корневища, размеры и строение которого в значительной степени оказываются зависящими от конкретных условий фитосреды (Рысина, 1981). В сосняках-зеленомошниках длина корневища достигает 15–25 см; оно косо направленное, слабовеящееся, до 1 см в поперечнике (рис. 36). Основная масса корней находится на глубине 15–25 см от поверхности, но некоторые корни уходят вглубь на 80–90 см. Диаметр корневой системы — 50–60 см. Корни имеют темно-коричневую окраску, отчетливо извилисты; ближе к окончаниям становятся очень хрупкими. Значительно меньшую длину и диаметр имеют корни трех следующих порядков, отличающиеся к тому же более светлой окраской.

На открытых местообитаниях взрослые плодоносящие растения имеют короткие (2–4 см), утолщенные (до 5–6 см), сильно ветвящиеся корневища. От базальной части корневища отходят многочисленные придаточные корни разного диаметра и длины (рис. 37). На остальной поверхности корневища развиваются лишь очень короткие, непродолжительно существующие корни. И в этих условиях глубина проникновения корней приближается к 1 м. По наблюдениям Голубева (1962), в разнотравно-прямостреловой ассоциации корни прострела проникают еще глубже — до 120 см.

Уже у относительно молодых особей мы наблюдали партикуляцию,

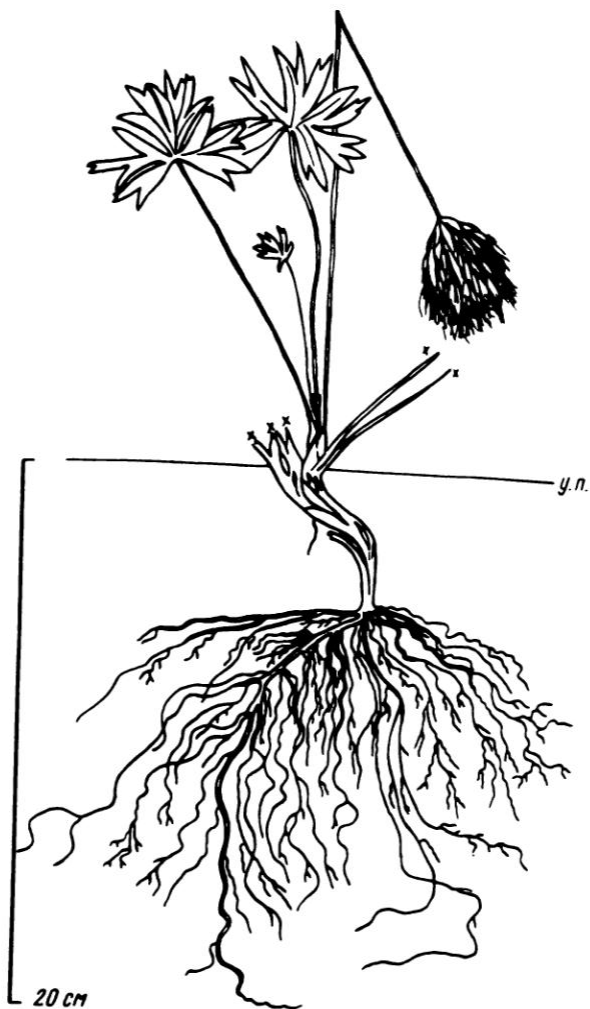


Рис. 36. Прострел раскрытый в сосняке редкотравно-зеленомошном

которая захватывает только корневище и лишь изредка распространяется на основание главного корня. Однако полного распада особи на отдельные партикулы, способные к автономному существованию, по-видимому, не происходит. Н.А. Цибанова (1976), изучавшая большой жизненный цикл прострела раскрытого в северной степи (Курская область), показала, что в этих условиях наблюдается партикуляция, приводящая к обособлению партикул, имеющих хорошо развитую корневую систему. По ее наблюдениям, здесь вид способен также к активному вегетативному размножению при помощи корневых отпрысков; при этом энергия вегетативного размножения стимулируется сенокосом и выпасом. В сосняках Московской области нам никогда не приходилось видеть образование корневых отпрысков. У сенильных особей корневище разрушается, сохраняя, однако, несомненную целостность (рис. 38).

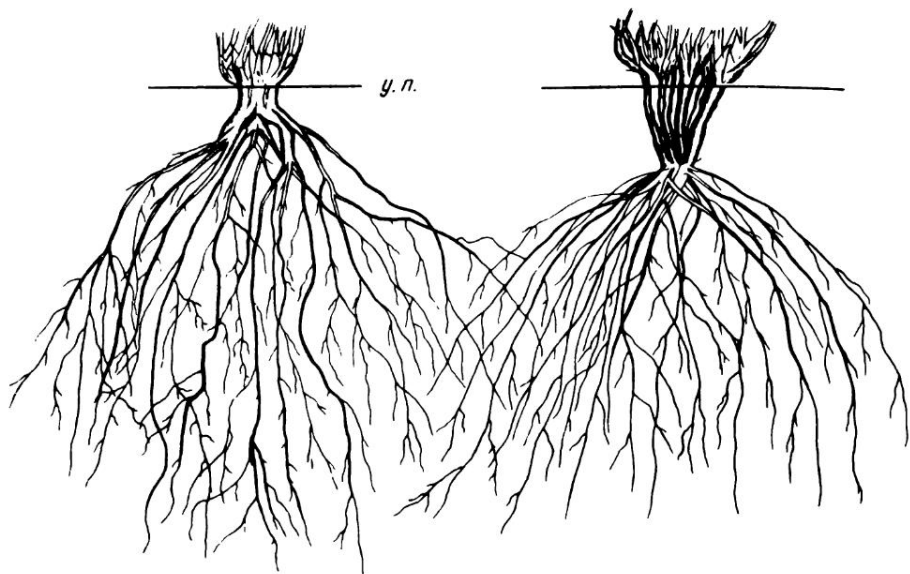


Рис. 37. Прострел раскрытый на вырубке в сосняке редкотравно-зеленомошном

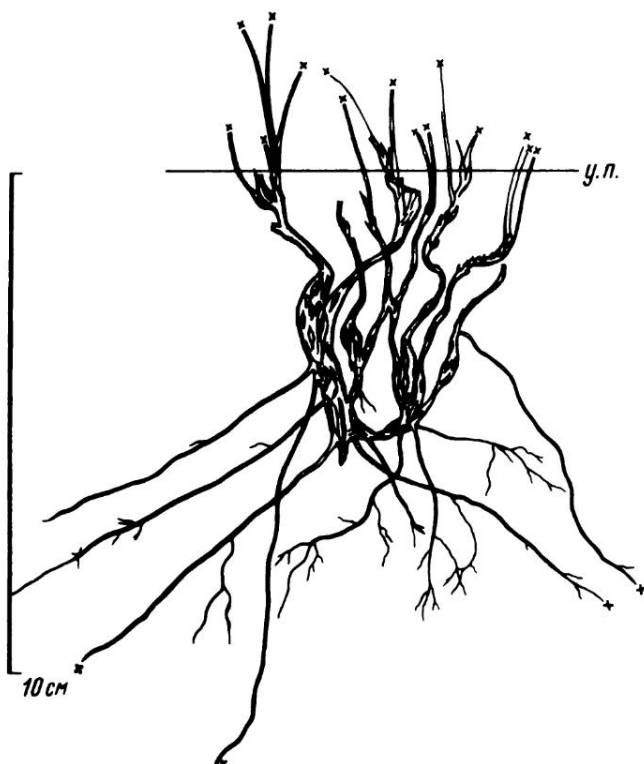


Рис. 38. Прострел раскрытый (сенильное растение)

Ranunculus cassubicus L. — Лютик кашубский

Обитает в хвойно-широколиственных и лиственных лесах на богатых и влажных почвах.

Уже на ранних этапах онтогенеза главный корень теряется среди многочисленных придаточных корней, отходящих от гипокотыля и втягивающего невище. У взрослых генеративных особей оно имеет короткое корень 4–5 мм, почти ортотропное. В стороны и вниз расходятся многочисленные придаточные корни длиной до 20–30 см (их диаметр у основания — 1–2 мм), светло-серые, прочные, слегка извилистые. Молодые корни 0,3–0,4 мм, 3-го порядка — 2 см, диаметр 0,2 мм. По наблюдениям Голубева (1962), корни лютика кашубского могут достигать в глубину 25–30 см при ширине простираения до 50 см.

Ranunculus polyanthemus L. — Лютик многоцветковый

Обитает в светлых лесах и на лесных полянах на достаточно богатых и влажных почвах. Главный корень функционирует очень короткое время (Рысина, 1973). Вскоре формируется короткое (1–2 см), ортотропное корневище, располагающееся на глубине 3–4 см. В стороны расходятся 15–20 придаточных корней — светлых, прямых, прочных, длиной до 25 см (диаметр у основания — до 2 мм). Длина корней 2-го порядка — до 3 см (диаметр 0,5 мм), 3-го порядка — 3–5 мм (0,2 мм). Глубина корневой системы обычно не превышает 15 см, ширина простираения — 30–40 см.

Sanicula europaea L. — Подлесник европейский

Изредка встречается в хвойно-широколиственных лесах на относительно богатых и влажных почвах. Главный корень сохраняется в первые годы жизни растения (Рысина, 1973), но у взрослых растений отсутствует. Корневище (длина 1–10 см, диаметр — до 1,5 см), находится непосредственно у поверхности почвы. Стареее корневище постепенно отмирает. Нередко ветвится; при разделении отдельных побегов осуществляется вегетативное размножение, но клон сохраняет компактность целостной особи. В стороны от корневища отходят 5–20 шнуровидных придаточных корней длиной до 30 см с диаметром у основания 0,5–2,0 мм. Корни 2-го порядка имеют в длину до 10 см при диаметре 0,2–0,5 мм, длина корней 3-го порядка измеряется всего лишь несколькими миллиметрами и не превышает 1 см. Старые корни, отходящие от отмирающей части корневища, имеют более темную окраску; молодые корни значительно светлее и короче (5–10 см). Несмотря на розеточную форму надземных вегетативных побегов подлесник не выносит вытаптывания и в условиях рекреационного воздействия быстро выпадает из состава травяного покрова.

Senecio jacobaea L. — Крестовник Якова, желтуха

Нередко встречается в приокских сосновых лесах на рыхлых песчаных почвах. От короткого (1–3 см), изогнутого корневища (диаметр 0,5–1 см) в горизонтальном направлении отходит большое количество при-

даточных корней длиной до 60 см с диаметром у основания до 3 мм, прочных, на всем протяжении ветвящихся. Длина корней 2-го порядка – 3–6 см, диаметр – 0,5–0,6 мм; корней 3-го порядка – 2–20 мм и 0,2 мм, корней 4-го порядка – 2–4 мм и 0,1 мм. Корни двух последних порядков покрыты короткими волосками.

Solidago virgaurea L. – Золотая розга

Вид с широкой экологической и фитоценологической амплитудами, встречающийся во многих типах леса. В.Н. Голубев (1962) относит этот вид к группе "кистекорневых пучковатокорневых", Г.М. Зозулин (1959) – к группе "массивно-корневищных простых".

Взрослые особи имеют корневище длиной 5–15 см, изогнутое, направленное косо вниз, буровато-коричневое, с большим количеством спящих почек, которые иногда трогаются в рост, в результате чего корневище начинает слабо ветвиться. У стареющих особей наблюдается сенильная партикуляция.

Таблица 18

Биометрические показатели подземных органов золотой розги

Тип леса	Корни, порядок			
	1-й	2-й	3-й	4-й
Сосняк разнотравно-брусничный	50	8	0,4–1	0,3
	2	0,5	0,3	0,2
Сосняк редкотравно-зеленомошный	40	5	0,5–1	0,2–0,3
	10	0,3	0,2–0,3	0,1
Сосняк лишайниково-зеленомошный	40	1–6	0,5	–
	1	0,3	0,2	–
Сосняк разнотравно-черничный	15–20	1–5	0,5–1	0,1–0,2
	1	0,3	0,2	0,1
Сосняк с липой разнотравный	40	10	0,3–2	0,5–1
	1–1,5	0,2–0,5	0,3	0,2
Сосняк с дубом лещиновый чернично-разнотравный	40	3–8	0,3–0,5	–
	1–2	0,4–0,5	0,2	–
Ельник черничный	20–30	1–5	0,5–1	0,2–0,3
	1	0,3	0,2	0,1
Ельник широкоотравно-волосистоосоковый	40	3–7	0,2–0,5	2
	1	0,3–0,5	0,3	0,1
Осинник широкоотравно-волосистоосоковый	40	2–8	1–3	0,5–1
	1–1,5	0,4–0,7	0,3–0,5	0,2
Березняк злаково-разнотравный	25	1–2	–	–
	0,8–1	0,2–0,3	–	–

От корневища в стороны и вниз отходят несколько десятков придаточных корней. Наши наблюдения, проведенные в различных типах леса, нов золотой розги и в их размерах (табл. 18); практически во всех случаях корни не превышали в длину 40 см, а в диаметре 2 мм. Однако другими авторами названы иные цифры. По данным Зозулина (1959), самые глубокоидущие корни достигали 180 см, а по данным Голубева (1962), они могут проникать еще глубже — до 213 см при ширине простираения корневой системы 1 м. Вероятно, столь большие размеры корневых систем могут быть объяснены иными почвенными условиями. Уменьшение интенсивности ветвления корней в березняке, являющемся местом интенсивного отдыха, связано с уплотнением почвы.

Succisa pratensis (Gilib.) Aschers. — Сивец луговой

Обычный обитатель лесов разных типов и лесных полян с достаточно влажными почвами. Главный корень наблюдается только на самых начальных этапах онтогенеза, но уже тогда формируются придаточные корни — гладкие, белые, несколько утолщенные. Обладая контрактильной способностью, они втягивают в почву стеблевую часть почки возобновления (Рысина, 1973), и она становится корневищем текущего года.

У взрослых особей корневище короткое (1 см), ортотропное, тупо оканчивающееся. Оно состоит из двух годичных побегов: прошлогоднего и текущего года. Нарастает моноподиально. Верхушечное нарастание нового годичного побега сопровождается одновременно отмиранием годичного прироста позапрошлого года. От корневища в стороны отходят 25–35 придаточных корней, молодых — светлых — и прошлогодних — темных. Длина корней — 30–50 см, диаметр у основания — до 3 мм. На всем протяжении они ветвятся, на боковых корнях обычны немногочисленные волоски. В сосняке редкотравно-зеленомошном глубина корневой системы составляла 15–20 см, ширина простираения — 60–70 см. Аналогичные данные сообщает Кивенхеймо (Kivenheimo, 1947), проводивший наблюдения в черничном и кислично-черничном типах леса. Однако он замечает, что корневище может достигать значительной мощности. В придаточных корнях откладываются питательные вещества, используемые весной для построения надземных органов.

Thalictrum aquilegifolium L.. — Василистник водосборolistный

Произрастает в широколиственных и смешанных лесах на достаточно богатых и влажных почвах.

Формирование системы подземных органов на ранних этапах онтогенеза изучено Г.П. Рысиной (1973), Р.П. Барыкиной и А.Н. Луферовым (1982). Появляющиеся в мае проростки имеют округлый белый гипокотиль длиной до 3 см и желто-коричневый главный корень. В течение лета гипокотиль заметно утолщается, темнеет и полегает, после чего на лета гипокотиль заметно утолщается, темнеет и полегает, после чего на нем образуются 5–10 придаточных корней. Осенью благодаря контрактильностью гипокотилля и придаточных корней стеблевая часть побега втягивается в почву и превращается в вертикальное эпигеогенное корневище.

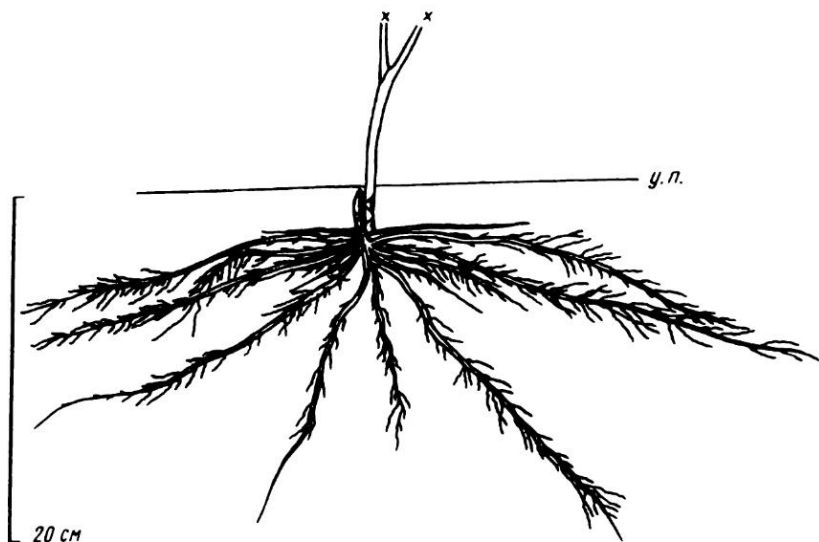


Рис. 39. Василистник водосборolistный в сосняке с дубом лещиновом широко-
травно-волосистоосоковым

Весной второго года главный корень еще продолжает функционировать (он отмирает к осени). Увеличивается численность придаточных корней, отчетливо дифференцированных на запасующие и поглощающие. Первые — более толстые и длинные, с ветвлением до 2–4 порядков — живут два года; вторые — тонкие, слабоветвящиеся — живут только год. Диморфизм придаточных корней сохраняется и в дальнейшем (Барыкина, Луферов, 1982).

К весне третьего года имеется короткое (2–3 см), укореняющееся в узлах гипогеегенное корневище с чешуевидными листьями, тогда как эпигеегенное корневище отмирает. Верхушечная почка корневища становится почкой возобновления, из которой на следующий год выходит длинный надземный побег, имеющий следующую почку возобновления у своего основания (рис. 39). Участок корневища, сформировавшийся за год, живет два года. Общая длина корневища, располагающегося на глубине около 5 см, — 3–6 см, диаметр — 1 см. От корневища в стороны и вниз (на глубину 50–60 см) отходит несколько десятков мощных придаточных корней. Диаметр запасующих корней у основания — 2–3 мм, а на удалении 5–7 см от корневища — до 3–4 мм; окраска светло-серая. Длина корней 2-го порядка — 4–6 см (диаметр — 0,5 мм), 3-го порядка — 0,5–1,0 см (0,2 мм), 4-го порядка — до 0,5 см (0,1–0,2 мм). Корни прошлого года не утолщены, выделяются более темной окраской и имеют отчетливо четырехгранное поперечное сечение.

В.Н. Голубев (1962) определяет систему подземных органов василистника водосборolistного как "однолетнюю, ежегодно возобновляющуюся". Однако, с нашей точки зрения, правильнее говорить о двухлетнем цикле, поскольку корни предыдущего года жизни продолжают функционировать отчасти и на следующий год (в первой половине вегетацион-

ного периода). Замеры, выполненные нами, были сделаны в двух типах сложных сосняков. Голубев, проводивший наблюдения в условиях разнотравно-высокорайграсного луга, называет примерно те же цифры: глубина проникновения корней — 50—55 см, ширина простираия — свыше 1 м.

Нам не приходилось отмечать ветвления корневища, но, по данным Р.П. Барыкиной и А.Н. Луферова (1982), оно возможно. При одновременном разветвлении двух (и даже трех) почек возобновления происходит вегетативное размножение и расселение, хотя и крайне замедленное. Это дает основание названным авторам предложить следующее определение василистника водосборolistного — кистекорневой, короткокорневый, симподиально возобновляющийся, вегетативно малоподвижный травянистый геофит. Симподиальное нарастание корневища идет по типу монохазия или дихазия.

Thalictrum minus L. — Василистник малый

Нечасто встречается на лесных полянах и лугах. Главный корень имеется только у молодых растений. У взрослых особей основной системы подземных органов служит корневище — относительно короткое (до 10 см), тонкое (1 мм), плагиотропное; располагается на глубине 4—6 см (рис. 40). На корневище сохраняются пеньки от отмерших надземных побегов прошлых лет. Оно слабо ветвится, со временем наиболее старые участки разрушаются, в результате чего особь превращается в клон. Нарастает очень медленно — почки возобновления почти вплотную примыкают к основаниям надземных побегов текущего года.

В стороны и вниз расходятся многочисленные придаточные корни —

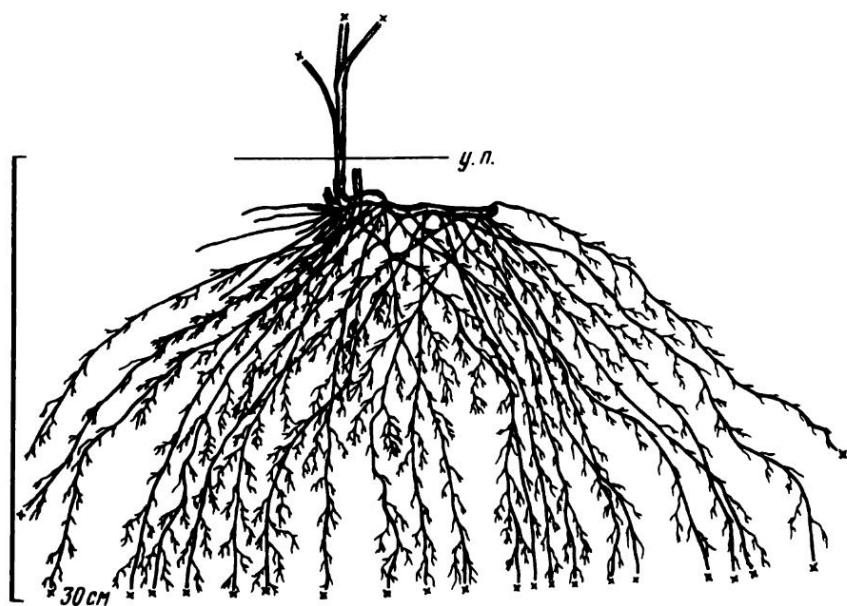


Рис. 40. Василистник малый на лесной поляне

прочные, светло-коричневые, слегка извилистые. В сосняке редкотравно-зеленомошном, где мы проводили наблюдения, они уходили на глубину до 1 м при диаметре у основания 1 мм. Длина корней 2-го порядка — 0,5–5 см (диаметр — 0,2–0,4 мм). На крупных боковых корнях есть корни не только 3-го (0,5–1,5 см), но и 4-го порядков (до 5 мм).

Thalictrum simplex L. — Василистник простой

Нечасто встречается в лиственных лесах и на лесных полянах. Взрослые генеративные особи обладают коротким (до 5 см), слабовевающимся, косо направленным корневищем с пеньками от базальных частей надземных побегов прошлых лет.

В стороны и вниз отходят несколько десятков придаточных корней, углубляющихся на 20–30 см (по наблюдениям в осиннике с дубом лещиново-широкотравном). Молодые корни, отходящие от нарастающей части корневища, выделяются более светлой — коричневато-желтой окраской. Они заметно утолщены; их диаметр у основания 2–4 мм. На всем протяжении оветвлены. Длина корней 2-го порядка — до 10 см (диаметр 0,5 мм), длина корней 3-го порядка — 1–2 см (диаметр 0,1–0,2 мм). Старые корни — темно-бурые, в сечении четырехгранные, с меньшим числом боковых корней.

Trollius europaeus L. — Купальница европейская

Редко очень обильно растет в светлых лиственных лесах и на лесных полянах на свежих и достаточно богатых почвах. У всходов есть и главный, и придаточные корни; у взрослых растений — очень короткое (2–3 см, диаметр 0,5 см) корневище и несколько десятков придаточных корней — ярко-коричневых, извилистых, длиной 40–50 см при диаметре у основания 1 мм. Углубляются до 30–40 см. Интенсивно ветвятся ближе к окончаниям; длина корней 2-го порядка — до 5 см (диаметр 0,5 мм), корней 3-го порядка — 5–10 мм (диаметр 0,2–0,3 мм).

Примерно такие же цифры приводят Линкола и Тирикка (Linkola, Tiirikka, 1936), но по данным Голубева (1962), на темно-каштановых почвах корни купальницы могут углубляться до 60 см.

Корневище слабо ветвится; нам не приходилось наблюдать случаев его деления, но этой возможности мы не исключаем.

Veratrum nigrum L. — Чемерица черная

Лугово-лесной вид. Описание подземных органов растений этого вида дано М.А. Борисовой (1960). Типичное кисте корневое растение. Мощное, несколько деревянистое корневище длиной 5–9 см при диаметре 1,5–2,0 см располагается на глубине 10–12 см вертикально или более или менее наклонно. Годичный прирост его составляет 5–7 мм, с противоположного конца оно постепенно отмирает. По углублениям на корневище можно определить его относительный возраст; они остаются в том случае, если растение в течение ряда лет только вегетировало. Если же растение цело, то на корневище остается след от генеративного побега. В этом

случае дальнейшее нарастание корневища происходит симподиально за счет почек возобновления, развивающихся в основании генеративного побега, наблюдается ветвление корневища. С возрастом отдельные старые участки корневища перегнивают и ранее целостная особь распадается; таким образом осуществляется вегетативное размножение.

В.Н. Голубев (1962) относит этот вид к категории "кистекорневых универсальных". Наблюдая этот вид в условиях разнотравно-злаковой ассоциации, он отметил наличие ортотропного корневища, располагающегося на глубине 20 см. Выше оно переходит в луковичу, образованную листовыми влагалищами. При нецветущем состоянии нарастание корневища моноподиальное; после образования генеративного побега соответствующая ось корневища прекращает свое дальнейшее развитие, и последующий рост осуществляется за счет боковой почки (одной или двух). От корневища отходит несколько десятков придаточных корней, направленных в стороны под разными углами к поверхности. Ширина их простирается — 120—130 см, глубина — до 1 м. Как сообщает М.А. Борисова (1960), придаточными корнями определяется положение корневища в почве; они выполняют контрактильную функцию, о чем свидетельствует их отчетливо выраженная морщинистость.

Veronica incana L. — Вероника седая

Нередко встречается в остепненных сухих борах на древних песчаных террасах р. Оки. Побеги возобновления развиваются из почек, расположенных надземно, у основания материнских побегов (Серебрякова, Кагарлицкая, 1972). В течение вегетативной фазы монокарпического побега его нижняя часть полегает, постепенно погружается в почву и входит в состав корневища.

В сосняках редкотравно-зеленомошном и лишайниково-зеленомошном, где проводились наши наблюдения, взрослые растения этого вида имели изогнутые эпигеогенные корневища длиной 10—25 см (см. рис. 41) с диаметром 2—3 мм, расположенные на глубине нескольких сантиметров

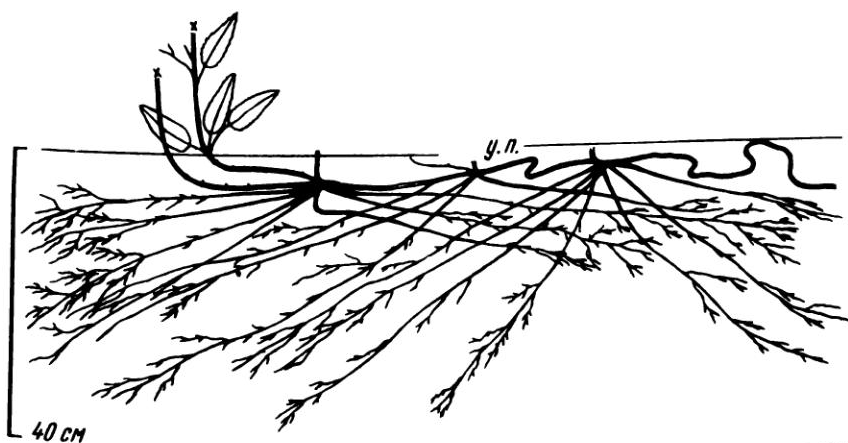


Рис. 41. Вероника седая в сосняке разнотравно-зеленомошном (под пологом)

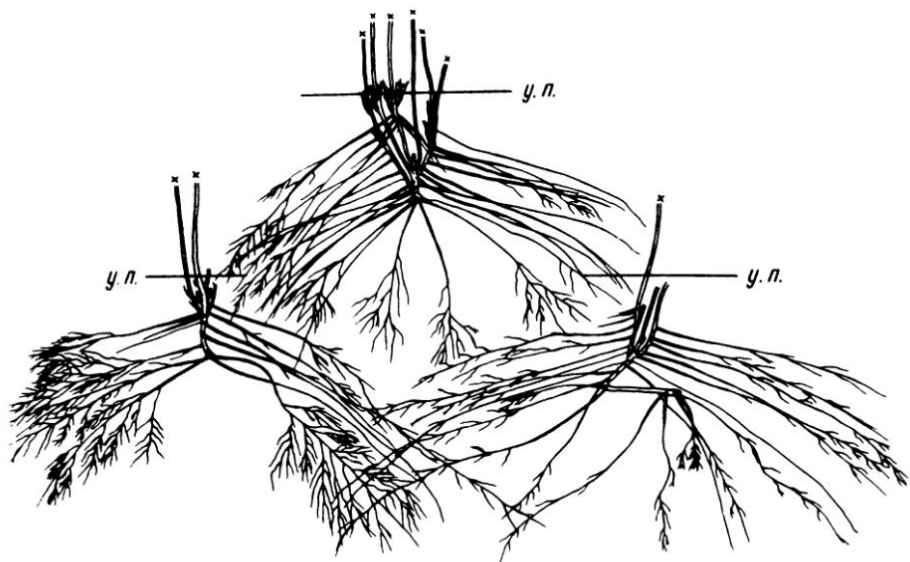


Рис. 42. Вероника седая в сосняке редкотравно-зеленомошном (на вырубке).

от поверхности почвы. Корневища ветвятся, но не ежегодно. На них сохраняются пеньки от надземных побегов прошлых лет. Признаком senility растений является прекращение линейного прироста корневища, а надземный побег может сформироваться одной из боковых почек. Придаточные корни имеют длину до 60 см, диаметр у основания — 1–2 мм. Интенсивно ветвятся. Длина корней 2-го порядка — до 5 см (диаметр — 0,2 мм), 3-го порядка — до 1 см (0,1–0,2 мм), 4-го порядка — 2–3 мм (0,1 мм). Корни имеют желтую окраску, снабжены короткими волосками. Глубина корневой системы 35–40 см (в сосняке редкотравно-зеленомошном). Если под пологом нередко формируются удлиненные плагиотропные корневища (рис. 41), то у растений, обитающих на открытых лесных полянах, корневище значительно короче, его длина измеряется всего лишь несколькими сантиметрами (рис. 42).

СРЕДНЕКОРНЕВИШНЫЕ

Achillea millefolium L. — Тысячелистник обыкновенный

Нередко встречается в разреженных лесах, хотя типично лесным видом не является. Относительно устойчив к уплотнению почвы и к возможным механическим повреждениям и поэтому удерживается под пологом леса даже в случае достаточно значительно рекреационного воздействия, чему способствуют морфоструктура надземных побегов, а также активное вегетативное размножение.

Характеризуя онтогенез тысячелистника обыкновенного, А.П. Бородин и Н.М. Григорьева (1983) рассматривают отдельно особи семенного и вегетативного происхождения. Проростки имеют короткий (0,5–1,0 см) гипокотиль с коротким неветвящимся придаточным корнем и слабо-

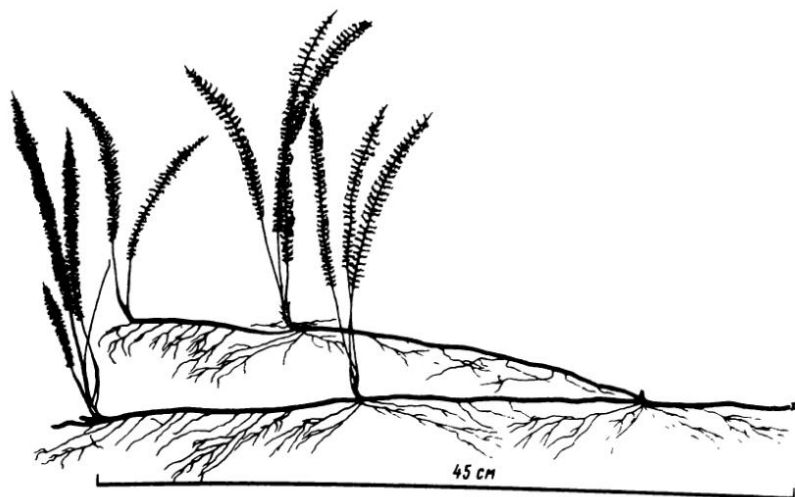


Рис. 43. Тысячелистник обыкновенный в сосняке брусничном

ветвящийся главный корень. У ювенильных растений главный корень сохраняется, увеличивается (до 2–3) число придаточных корней, обладающих контрактильностью, вследствие чего гипокотиль изгибается. У виргинильных особей может сохраняться главный корень, но чаще он уже отсутствует, а основной корневой системы становится вертикальное эпигеогенное, несколько утолщенное корневище длиной 6–8 мм; из пазушных почек главного побега развиваются горизонтальные гипогеогенные корневища длиной 2–20 см и более, причем неоднократно ветвящиеся. У средневозрастных растений происходит разрушение корневищ ранних порядков, в результате чего связь между отдельными побегами нарушается и образуется клон. Взрослые особи, растущие под пологом леса, обладают более или менее развитой системой плагиотропных побегов до 50 см длины (диаметр 1–2 мм), располагающихся на глубине 2–5 см. Побеги коричневатые, темно-бурые или буровато-лиловые; прочные, многократно ветвящиеся. Отчетливо различаются междуузлия, длина которых в зависимости от характера почвенных условий составляет от 2–3 до 20–25 см (в сосняке злаковом – 10–20 см, в сосняке разнотравно-черничном – до 5 см, в сосняке редкотравно-зеленомошном – до 25 см и т.д.). Судя по числу междуузлий на побеге, продолжительность его жизни составляет 3–5 лет. По прошествии этого срока связи между отдельными подземными побегами нарушаются, и они становятся автономными – формируется группа дочерних парциальных кустов. В окнах длина междуузлий уменьшается до 3–5 см при одновременном увеличении до 3–4 мм диаметра побегов. По данным Голубева (1962), под пологом леса у тысячелистника обыкновенного усиливается не только годичный прирост, но и интенсивность ветвления. По нашим наблюдениям, наиболее сильное ветвление происходит в рыхлой песчаной почве. Как правило, подземный побег переходит в ортотропный надземный побег – вегетативный или генеративный. Рост очередного подземного побега начинается от основания надземного побега (рис. 43).

Преимущественно от узлов на подземных побегах пучками отходят придаточные корни, имеющие более светлую окраску. Данные о длине корней и глубине их проникновения существенно разнятся. По нашим наблюдениям, в сосняке редкотравно-зеленомошном основная масса корней тысячелистника размещается в нижней части подстилки; длина корней — до 15 см, диаметр у основания — до 0,3–0,4 мм. В сосняке разнотравно-черничном длина корней 1-го порядка — 5–12 см, 2-го порядка — 1–3 см; диаметр составляет соответственно 0,8–0,9 и 0,1–0,2 мм. В сосняке злаковом длина корней 1-го порядка — 5–8 см, 2-го порядка — 2–5 мм; диаметр — 0,4 и 0,2 мм. В рыхлой песчаной почве лесного питомника длина корней увеличивается до 25 см, но диаметр обычно не превышает 0,5 мм.

В березняке злаково-разнотравном мы наблюдали корни 3-го и даже 4-го порядков, но последние встречались крайне редко. Даже самые мощные корни обычно не уходят глубже 20 см от поверхности почвы.

Иные цифры приводит Голубев (1962) для дубравы снытевой; там корни тысячелистника уходят на глубину до 80 см, причем сначала они идут почти горизонтально близ поверхности, а затем дугообразно изгибаются вниз. На лесной поляне, по данным того же автора, максимальная глубина корней тысячелистника увеличивается до 110 см, а в степных сообществах — до 160 см.

По наблюдениям Линкола и Тирикка (Linkola, Tiirikka, 1936), на лугу с преобладанием кощачьей лапки длина корней тысячелистника обыкновенного достигала 65–90 см, а глубина проникновения — 60–65 (до 75) см; на белоусовом лугу эти величины составляли соответственно 8–17 см и 3–8 см, на манжетковом лугу — 5–18 и 2–5 (до 10) см. По-видимому, на характер системы подземных органов тысячелистника обыкновенного оказывают существенное влияние и почвенные условия, и состав, и структура растительного сообщества.

Anemone nemorosa L. — Ветреница дубравная

Нередко встречается в елово-широколиственных и сосново-широколиственных лесах и в производных от них типах леса на влажных и богатых, умеренно кислых почвах; эфемероид.

М.М. Старостенкова (1976), характеризуя онтогенез ветреницы дубравной, указывает, что всходы растений этого вида обладают клубневидно утолщенным гипокотилем и хорошо заметным главным корнем с одним-двумя боковыми ответвлениями. Уже в первой половине лета гипокотиль в результате накопления пластических веществ превращается в клубенек с почкой возобновления на верхушке, сохраняющийся до будущей весны. Постепенно формируется корневище, причем уже на первых возрастных этапах ветвление приводит к образованию сложной системы подземных побегов. Спустя 5–9 лет участки корневища отмирают, и ветви обособляются — происходит вегетативное размножение. Как замечает М.М. Старостенкова (1976), распад корневищ убыстряется вследствие того, что при отмирании крупных цветоносов некротические процессы по мягким тканям захватывают подземные побеги; на верхушке плагитропного побега прошлого года появляется изъязвление, а позднее корневище на этом месте разламывается.

Для молодых растений характерно моноподиальное нарастание осей корневищ, но у средневозрастных генеративных особей становится обычным симподиальное нарастание; образуется много боковых ветвей (Старостенкова, 1971, 1976).

В благоприятных условиях годичный прирост корневища в длину составляет 3—4 см (формируются 8—12 укороченных междоузлий). В каждом из узлов имеется по одному чешуевидному листу и по одной боковой пазушной почке. Высказывается мнение (Бельков и др., 1974), что для того, чтобы эти боковые почки тронулись в рост, необходимо механическое повреждение корневища. Однако, по нашим наблюдениям этот процесс может достаточно интенсивно идти и без воздействия извне. Рост корневища начинается в мае; он завершается формированием терминальной почки с зачатком надземного побега будущего года. Молодые участки корневищ имеют более светлую окраску.

По всей длине корневище имеет придаточные корни, в целом довольно немногочисленные. Их длина — до 15 см, диаметр у основания — 0,2—0,5 мм. Они хрупкие, слегка извилистые, светло- или темно-коричневые (окраска корней также зависит от возраста). Длина корней 2-го порядка — до 5 см (диаметр 0,2—0,3 мм), длина корней 3-го порядка — до 1,5 см (0,1—0,2 мм). Корни направлены в стороны и вниз и обычно не углубляются более 10 см.

Как уже отмечалось, механическое повреждение подземных побегов не является обязательным условием их активного ветвления, но несомненно, что оно способствует этому процессу. Таким образом, слабое вытаптывание может даже способствовать увеличению численности ветреницы дубравной. Однако с усилением вытаптывания, которое сопровождается обрыванием генеративных побегов, ветреница дубравная быстро исчезает из состава травяного покрова.

Anemone ranunculoides L. — Ветреница лютичная

Частый обитатель широколиственных лесов — дубняков, липняков, кленовников, а также производных осинников, произрастающих на богатых и влажных почвах. Изредка встречается в некоторых типах сложных сосняков и ельников; эфемероид. Система подземных органов этого вида очень близка аналогичной системе ветреницы дубравной. Ее основу образует слабоветвящееся корневище, залегающее на глубине 2—4 см. Длина его редко превышает 10 см, однако Голубев (1956) относит этот вид к группе длиннокорневищных. Эту точку зрения разделяет и Любарский, (1967) тогда как И.Г. Серебряков (1952) называет ветреницу лютичную короткокорневищным видом. Столь же неодинаковы мнения относительно ее вегетативной подвижности. Корневище коричневое, мясистое, хрупкое, четковидное; каждый членик представляет собой годичный линейный прирост. Диаметр корневища — от 0,5 до 2 мм.

Уже у всходов можно различить первый членик корневища. В последующие 4—5 лет последнее не только удлиняется, но и начинает ветвиться; нарастает оно моноподиально. По наблюдениям М.М. Старостенковой (1971), рост корневища начинается во второй половине апреля и идет достаточно интенсивно до начала июня. Голубев (1956а) замечает, что

прирост корневища продолжается некоторое время уже после отмирания надземных побегов. Величина линейного годовичного прироста — 2–5 см. К концу лета формируется почка возобновления, к осени она оказывается приближенной к поверхности почвы.

Придаточные корни направлены в стороны и вниз. Они относительно немногочисленны, отходят от молодой части корневища, также имеют коричневую окраску. По нашим наблюдениям, в осиннике лещиновом широколиственном корни ветреницы лютичной размещаются в верхних 10 см почвенной толщи. Голубев (1962) называет большую глубину — 30 см. Корни хрупкие, слабоветвящиеся, с немногочисленными корневыми волосками. Длина корней 1-го порядка — до 10–15 см (диаметр у основания — 0,7 мм), 2-го порядка — до 7 см, чаще 1–3 см (0,2–0,4 мм), 3-го порядка — 2–3 см (0,2 мм), 4-го порядка — до 1 см (0,1 мм).

Контрактильная деятельность корней имеет следствием постепенное углубление корневища, а зачастую и его разламывание — отдельные ветви приобретают самостоятельность. В этом же направлении влияет и умеренное вытаптывание, в результате которого количество особей ветреницы лютичной не только не уменьшается, но даже несколько увеличивается. Обособившиеся членики корневища в течение некоторого времени могут находиться в состоянии покоя (Старостенкова, 1976). Способность к вегетативному размножению ветреницы несомненна, но скорость расселения по площади крайне мала.

По мнению Голубева (1956а), в особо благоприятных условиях годичный прирост корневища может быть "двойным" и даже "тройным". Формирование придаточных корней на молодых члениках начинается с середины июня и продолжается в течение всего лета. Одновременно происходит заметное удлинение верхушки корневища, связанное с образованием терминальной почки возобновления — зачатка ортотропного побега. На крупных корневищах закладываются боковые почки возобновления.

Campanula persicifolia L. — Колокольчик персиколистный

Нередко обитает в лесах разных типов (от зеленомошных до сложных включительно) и различного породного состава (сосняки, ельники, березняки, дубняки, липняки), но всегда имеет незначительное обилие. Будучи гелиофилом, заметно повышает жизненность на участках с несколько разреженным древостоем. Предпочитает почвы относительно богатые, постоянно увлажненные и хорошо дренированные.

"Основой" системы подземных органов служит ветвящееся плагиотропное корневище, характер которого в значительной степени определяется условиями среды. Например, в сосняке редкотравно-зеленомошном на участках со слабо развитым моховым покровом его обычная длина — 2–2,5 см при диаметре 0,5–1,5 мм, но в моховых пятнах оно удлиняется до полуметра (рис. 44, 45). В сосняке с дубом лещиновом чернично-разнотравном его длина — 5–6 см (диаметр 1–2 мм), в сосняке чернично-разнотравном — 3–5 см, в сосняке разнотравно-брусничном — 4–6 см. На корневище сохраняются пеньки от прошлогодних надземных побегов.

В стороны и вниз отходят желтоватые придаточные корни (диаметр у основания около 2 мм), но большая часть их направлена горизонтально.

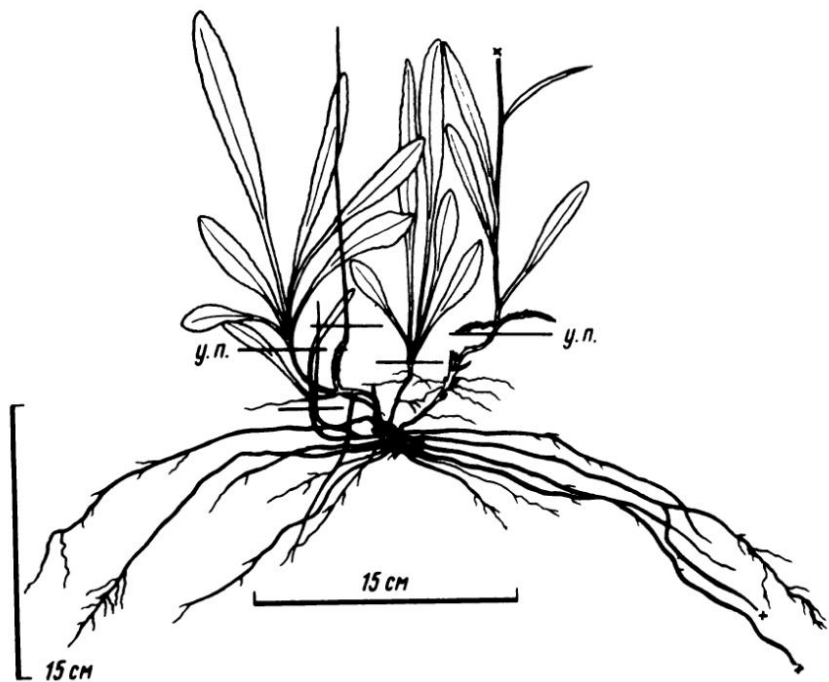


Рис. 44. Колокольчик персиколистный в сосняке редкотравно-зеленомошном (моховой покров развит слабо)

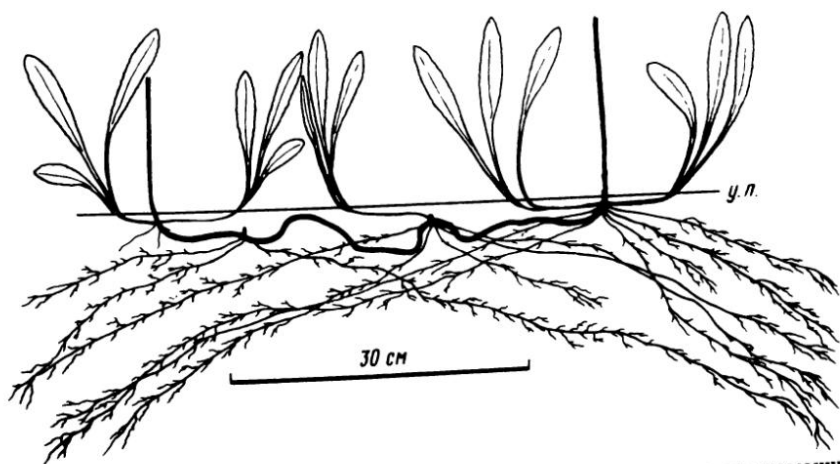


Рис. 45. Колокольчик персиколистный в сосняке редкотравно-зеленомошном (моховые пятна)

Длина их также заметно варьирует в зависимости от условий и даже в одном и том же типе леса (сосняк редкотравно-зеленомошный) меняется от 15–25 см (редкотравные группировки) до 50 см (пятна мхов). Обычная длина корней 1-го порядка – 20–30 см (диаметр – до 3 мм), 2-го порядка – до 6 см (0,3–0,4 мм), 3-го – до 3 см (0,2 мм), 4-го – до 5 мм

(0,1 мм). Чаше ветвление продолжается только до 3-го порядка, а иногда — только до 2-го (сосняк разнотравно-брусничный). Глубина проникновения корней в наших наблюдениях обычно не превышала 25–30 см при ширине простираания 50–60 см. Близкие цифры приводит Зозулин (1959). Напротив, по данным Голубева (1962), корни колокольчика персиколистного могут уходить на значительно большую глубину — до 60 см в лесостепной снытевой дубраве и до 2 м — в степных сообществах.

Растения этого вида в течение некоторого времени сохраняются на интенсивно вытаптываемых участках леса, обычно только вегетируя. Уплотнение верхних горизонтов явно отрицательно сказывается на развитии корневой системы, которая заметно редуцируется: даже корни 1-го порядка обычно короче 20 см.

Со временем материнская особь разрушается; ее место занимают боковые розеточные побеги, имеющие собственные системы придаточных корней кистекорневого типа (Шулькина, 1977).

Clinopodium vulgare L. — Пахучка обыкновенная

Встречается изредка в сосновых и производных от них мелколиственных лесах и кустарниках, предпочитает относительно богатые и достаточно увлажняемые почвы. Развивает сложную систему ветвящихся корневищ, располагающуюся на глубине 2–3 см. По нашим наблюдениям, продолжительность жизни отдельных участков корневищ составляет 2–3 года, после чего они отмирают и связь между отдельными частями растений оказывается нарушенной. Таким образом, при благоприятных условиях этот вид способен к интенсивному вегетативному размножению. Голубев (1962) относит его к группе длиннокорневищных универсальных, но мы считаем более правильным определить это растение как среднecорневищное. Длина живой части корневища обычно не более 15–20 см, диаметр — 1–1,5 мм. Окраска светло-коричневая, с розоватым оттенком. Бурые придаточные корни отходят пучками от узлов; длина междоузлий — 1–2 см. Протяженность корней — 15–30 см, диаметр у основания — 0,5 мм. Размещаются они главным образом в нижнем слое подстилки и в самой верхней части минеральной толщи, но, по наблюдениям Голубева (1962), могут углубляться до 30 см. На всем протяжении ветвятся. Длина корней 2-го порядка — 1–5 см (диаметр — 0,2–0,3 мм), длина корней 3-го порядка — 0,5–2 см, 4-го порядка — 2 мм (0,1 мм). На них много коротких волосков.

Пахучка обыкновенная довольно успешно выносит вытаптывание, причем в этом случае (березняк злаково-разнотравный) корневая система не только редуцируется, что отмечалось нами у многих видов, но становится еще более мощной — укрупняются размеры корней всех порядков и нередкими становятся корни 5-го порядка — длиной до 5 мм.

Dryopteris linnaeana C. Christ. — Голокучник Линнея

Встречается нечасто в тенистых хвойных лесах на относительно богатых и влажных почвах. Система многократно ветвящихся плагиотропных корневищ находится на глубине 3–4 см (рис. 46). Корневища бурые, прочные, покрытые светло-бурыми чешуями, диаметр — 1–2 мм. Ветвление



Рис. 46. Голокучник Линнея в сосняке с липой разнотравном

дихотомическое; спустя несколько лет участки корневищ отмирают и ветви раззединяются — происходит вегетативное размножение и расселение по площади. Обычная протяженность живых корневищ — несколько десятков сантиметров.

От корневищ отходят многочисленные корни — темно-бурые, извилистые, длиной 10–20 см и с диаметром у основания 0,2–0,3 мм. Длина корней 2-го порядка — 2–4 см (диаметр — 0,1 мм), 3-го порядка — до 1 см (0,1 мм). Местами на корнях наблюдается интенсивное опушение, но чаще корневые волоски располагаются рассеянно. Обычно корни не углубляются более 15 см.

Надземные побеги голокучника очень непрочны, и поэтому вид совершенно не переносит вытаптывания, одним из первых выпадая из состава травяного покрова при усилении рекреационных нагрузок.

Hypericum maculatum Crantz. — Зверобой квадратный

Обитает в лесах разных типов, преимущественно на достаточно освещенных участках. Голубев (1962) относит зверобой продырявленный к группе видов стержнекорневых корнеотпрысковых, а зверобой квадратный — к группе кистекопневых удлинненно осевых длиннокорневищных универсальных, таким образом отмечая существенное различие морфоструктур систем подземных органов этих двух видов. Мы разделяем эту точку зрения.

Для зверобоя квадратного характерно плагиотропное, многократно ветвящееся корневище коричневой окраски (диаметр около 3 мм), от которого отходят крупные извилистые деревянистые коричневые корни длиной до 40 см при диаметре у основания 1–2 мм. Длина корней

2-го порядка — до 10 см, 3-го порядка — до 2 см, 4-го порядка — 2–4 мм. Молодые ответвления корневищ, выделяющиеся ярко-розовой окраской, ежегодно вырастают на несколько сантиметров, в результате чего зверобой квадратный довольно быстро расселяется вегетативным путем. Нам не приходилось наблюдать отмерших участков корневищ, что позволило бы говорить о вегетативном размножении, но, вероятно, оно происходит. Наряду с крупными корнями от корневища отходят более короткие и тонкие корни — по 3–5 от узла. Их длина — 5–12 см при диаметре 0,5–0,8 мм. В этом случае длина корней 2-го порядка — 2–4 см, 3-го порядка — 5–15 мм, 4-го порядка — 2–5 мм. В сообществах, где проводились наши наблюдения (сосняк и березняк лещиновые волосистоосоковые), корни, как правило, размещались в верхнем 10-сантиметровом слое почвы. По данным В.Н. Голубева (1962), полученным на разнотравно-злаковой поляне, зверобой квадратный наряду с приповерхностными придаточными корнями имеет также глубинные вертикальные корни, достигающие 60 см.

Lunaria rediviva L. — Лунник оживающий

Растение тенистых влажных лесов, но в то же время вполне успешно растет и на открытых местах; встречается редко — изолированными ценопопуляциями. Подробное описание морфоструктуры растений этого вида дано В.А. Романовой (1983). Проростки имеют главный корень, сравнительно быстро уходящий на глубину до 15 см. В раннем возрасте начинает формироваться корневище, достигающее в длину у взрослых генеративных особей 20–33 см при толщине 1,5–2 см и интенсивно ветвящееся. Корневище располагается горизонтально, его средний годичный линейный прирост составляет около 1 см (наибольший — до 3 см). В стороны и вниз отходят придаточные корни длиной до 35 см, обладающие контрактальной способностью; они белые, упругие. В возрасте 16 лет в базальной части корневища появляются признаки распада, после чего растение постепенно переходит в сенильное состояние.

На корневище закладываются многочисленные почки, в основном остающиеся "спящими"; лишь 1–2 почки дают новые побеги. Корневище у молодых растений имеет светло-бурую окраску, позднее становится бурым. Оно находится в приповерхностном слое почвы на глубине 5–10 см. Аналогичным образом с возрастом меняется окраска придаточных корней — от светло- до темно-бурой. Основная масса корней располагается в пределах гумусового горизонта. Высокие надземные побеги лунника легко ломаются, и поэтому вид беззащитен перед вытаптыванием; он быстро исчезает по мере увеличения посещаемости леса.

Lysimachia vulgaris L. — Вербейник обыкновенный

Часто встречается в сырых лесах и по сырым лугам. Растения обладают хорошо развитым корневищем, располагаются на глубине 3–6 см (рис. 47); окраска его розовато-светло-коричневая. Величина годичного прироста составляет 15–20 см, продолжительность жизни побега — несколько лет, после чего связь между отдельными ветвями корневища прекращается и они обособляются друг от друга. Диаметр корневища — 2–3 мм. Голубев

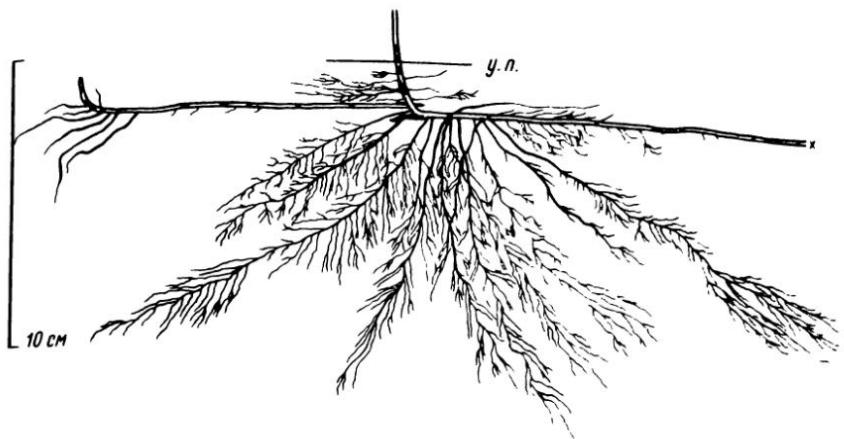


Рис. 47. Вербейник обыкновенный в сосняке молиниевом

(1962) пишет, что придаточные корни у вербейника — двух типов: одни — сравнительно толстые (до 1 мм в базальной части), с большим количеством извилистых тонких боковых корней — развиваются на утолщенной части корневища, в месте его перехода в ортотропный надземный побег. Другие корни — очень тонкие (почти волосовидные) и короткие — формируются на плагиотропных частях корневищ.

Длина придаточных корней первого типа — 20–30 см при диаметре около 1 мм, глубина проникновения — около 20 см. Старые корни имеют светло-коричневую окраску, молодые — светло-желтую.

Majanthemum bifolium (L.) F.W. Schmidt. — Майник двулистный

Обычный обитатель влажных хвойных лесов, но может встречаться и в лесах лишайниково-зеленомошной группы.

Развивает сложную систему многократно ветвящихся корневищ, располагающихся на глубине 2–6 см (рис. 48). Диаметр корневищ — 1,0–1,5 мм. Отчетливо различаются узлы, длина междоузлий составляет 2–6 см. Ежегодно подземный побег удлиняется на 2–40 см. Спустя несколько лет старые участки корневищ отмирают и разрушаются, в результате чего происходит многократная партикуляция. Длина целостного подземного побега составляет несколько десятков сантиметров, но обычно не более метра. Кивенхеймо (Kivenheimo, 1947) называет подземные побеги майника столонами, но поскольку их существование длится более одного года, использование этого термина в данном случае вряд ли оправдано.

В основном от узлов в разные стороны отходят придаточные корни — по 4–6 длиной 5–10 см при диаметре у основания 0,5–0,8 мм. Корни слабо ветвятся; длина боковых корней обычно не превышает 1,5 см, диаметр — 0,4–0,6 мм. Как и корневище, корни имеют ярко-белую окраску. На них — опушение. Аналогичные данные приводит Кивенхеймо (Kivenheimo, 1947).

Майник обладает очень низкой антропоустойчивостью: надземные побеги легко повреждаются при вытаптывании, а корни и корневища не переносят уплотнения верхних горизонтов почвы.

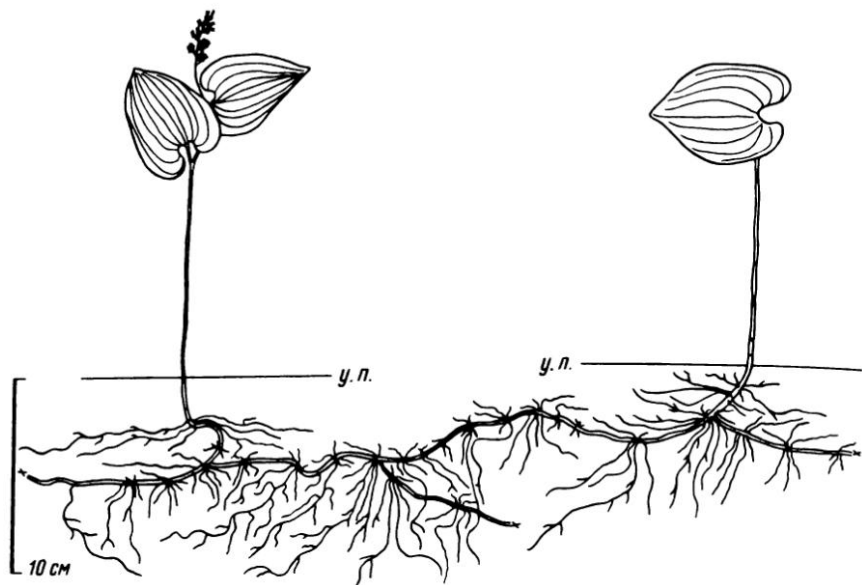


Рис. 48. Майник двулистный в сосняке с липой разнотравном

Paris quadrifolia L. – Вороний глаз четырехлиственный

Встречается в широколиственных и хвойно-широколиственных лесах. В монографическом описании вида (Карпизонова, 1974) указывается, что для него характерно плагиотропное гипогоегенное корневище, нарастающее моноподиально и сохраняющееся от 5–10 до 8–12 (Трофимов, 1956) и даже до 14–16 лет (Серебряков, 1952). Корневище шнуровидное, светло-палевой или коричневатой окраски, длиной 25–60 см, диаметр – 4–7 мм. Располагается на глубине 3–8 см, причем, по наблюдениям Т.Т. Трофимова (1956), углубленность корневища связана с погодными условиями года: в сырой год оно лежит ближе к поверхности, в сухой – глубже. Ежегодный линейный прирост корневища составляет несколько сантиметров (в сосняке с дубом лещиновом чернично-разнотравном – 3–6 см, в осиннике волосистоосоковом – 5–8 см, в ельнике волосистоосоковом – 5–9 см и т.д.). Молодой побег текущего года выделяется ярко-белой окраской; его рост начинается с конца мая – начала июня, особенно интенсивен в июне и прекращается с концом вегетации, завершаясь формированием почки возобновления. Корневище в отдельных случаях интенсивно ветвится. На всем протяжении от корневища отходят придаточные корни длиной 10–35 см, светлые, с желтоватым оттенком, с корневыми волосками, которых особенно много на молодых корнях; диаметр – до 1 мм. Редки корни 2-го порядка; их длина 1–6 см, диаметр 0,4–0,7 мм. Кивенхеймо (Kivenheimo, 1947) наблюдал корни 3-го и даже 4-го порядков. Глубина корневой системы – 10–35 см.

Polygonatum odoratum (Mill.) Druce – Купена душистая
или лекарственная

Растение с широкой экологической и фитоценотической амплитудами, встречается в различных типах леса.

Система подземных органов состоит из многолетнего корневища, располагающегося на глубине нескольких сантиметров от поверхности почвы и расходящихся в стороны придаточных корней. Однако могут сильно варьировать мощность корневища (его длина, диаметр, продолжительность жизни, величина годовичного прироста), а также интенсивность его ветвления. В более сухих типах леса корневища заметно мощнее и более интенсивно ветвятся (рис. 49). Иногда система ветвления может быть очень сложной, но это наблюдается крайне редко и притом почти исключительно в сосняках лишайниковых, т.е. на особенно сухих и бедных почвах.

Корневище нарастает симподиально (Серебряков, 1952). Одновременно протекающее отмирание старой части корневища можно наблюдать только у растений значительного возраста (обычно не менее 8–10 лет). В условиях большей сухости почвы сохранность корневища возрастает; в наших раскопках были нередкими корневища, возраст живой части которых приближался к 20 годам.

От корневища в стороны, в том числе и вверх, и вниз отходят многочисленные придаточные корни – светлые, (почти белые), довольно хрупкие. Их длина – 15–20 см (до 25–30 см), диаметр у основания – 0,6–1 мм. Корни 2-го порядка имеют в длину 2–8 см, диаметр – 0,3–0,5 мм, корни 3-го порядка – 0,5–2 см и 0,2–0,3 мм, корни 4-го порядка (они встречаются редко) – 2–5 мм и 0,1–0,2 мм. На корнях 2-го и следующих порядков – корневые волоски, на отдельных участках очень многочисленные. Растущие окончания корней заметно утолщены.

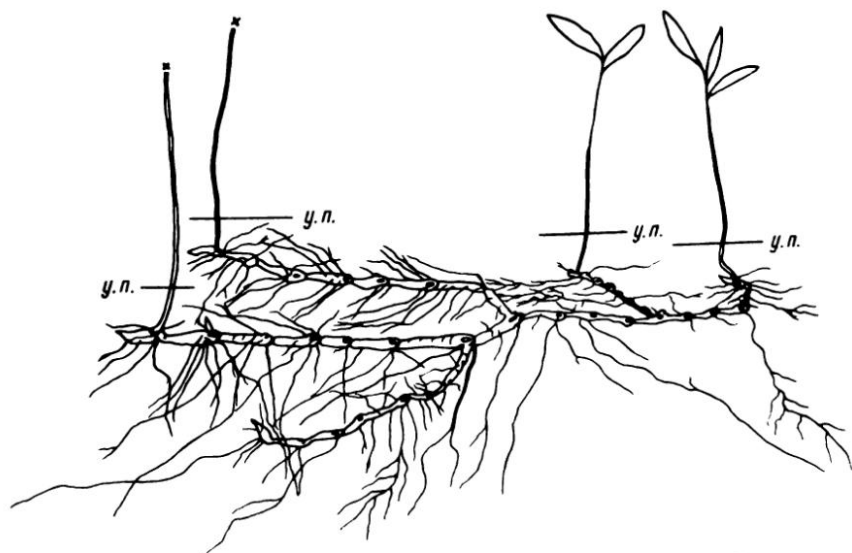


Рис. 49. Купена лекарственная в разреженных сосновых культурах

Polygonatum multiflorum (L.) All. – Купена многоцветковая

Встречается значительно реже, чем предыдущий вид, предпочитая тенистые хвойно-широколиственные и широколиственные леса с богатыми и влажными почвами. Обладает крупным, мощным корневищем, имеющим в диаметре 1,5–2 см, ветвящимся и со временем разделяющимся на автономные образования. Продолжительность жизни корневища составляет от 3 до 18 лет. Годичный линейный прирост составляет 4–6 см. Подземный побег завершает свое развитие формированием крупной почки возобновления.

От корневища в стороны отходят многочисленные придаточные корни до 40 см длиной с диаметром у основания 1–1,5 мм. Корни 2-го порядка имеют в длину до 7 см (диаметр – 0,5 мм), корни 3-го порядка – 1–3 см (0,3–0,4 мм).

Молодые корни, формирующиеся у основания надземного ортотропного побега, заметно короче (не более 15 см), почти не ветвятся и имеют интенсивное войлочное опушение.

Scutellaria galericulata L. – Шлемник обыкновенный

Обитает в сырых лесах. Растения имеют многократно ветвящиеся плагиотропные корневища, располагающиеся на глубине 2–3 см. Подземные побеги слегка ребристые, тонкие (диаметр – 1 мм), с отчетливо выраженными узлами, находящимися на расстоянии 4–8 см друг от друга. Годичный линейный прирост побегов составляет 10–30 см, а продолжительность их жизни обычно не превышает 2 лет; идет активное вегетативное размножение и расселение вида по площади.

От узлов отходят сравнительно немногочисленные придаточные корни длиной до 10 см с диаметром у основания 0,2–0,3 мм; на всем протяжении они ветвятся. Длина корней 2-го порядка – 0,5–1,5 см (диаметр – 0,2 мм), 3-го порядка – до 5 мм (0,1 мм). Корни снабжены многочисленными волосками.

Silene dioica (L.) Clairv. – Смолевка двудомная

Встречается нечасто, главным образом в сосняках на относительно богатых и влажных почвах. Ветвящиеся подземные плагиотропные побеги расходятся в стороны, величина годового линейного прироста в среднем составляет 5–10 см. От оснований надземных побегов в стороны и вниз отходят придаточные корни. Длина корней 1-го порядка – до 40 см (диаметр базальной части – до 1,5 мм), 2-го порядка – 1–7 см (0,3 мм), 3-го порядка – 5–10 мм (0,2 мм), 4-го порядка – 1–3 мм (0,1 мм). Корни очень непрочные; как правило, они не уходят глубже 10 см, концентрируясь в самых верхних рыхлых и плодородных слоях почвы. Резко отрицательно реагируют на уплотнение субстрата, а поскольку хрупкие надземные побеги легко ломаются при вытаптывании, то дрема красная может расти только в тех местах, где рекреационные нагрузки минимальны.

Stachys sylvatica L. – Чистец лесной

Обитает в лесах разных типов с богатыми и влажными рыхлыми почвами. На глубине 3–4 см размещается сложная система многократно ветвящихся плагиотропных побегов. Их диаметр – 3–4 мм, годичный линейный прирост – 20–40 см, продолжительность жизни подземного побега – 2–3 года. На побеге отчетливо видны узлы, расстояние между которыми 1–3 см. Молодые побеги выделяются розово-лиловой окраской. От узлов в стороны расходятся по нескольку придаточных корней длиной 5–15 см (редко до 30 см) с диаметром 0,5–0,7 мм. Заметно крупнее (длина до 40–50 см, диаметр – 1–2 мм) и многочисленные корни у оснований подземных побегов. На всем протяжении ветвятся. Длина корней 2-го порядка – до 10 см (диаметр – 0,5 мм), 3-го порядка – 1–4 см (0,3 мм), 4-го порядка – 2–5 мм (0,1–0,2 мм). Молодые корни густо опушены. Полегающие надземные побеги также могут укореняться. Активно размножается вегетативно в результате деления подземных побегов.

Veronica chamaedrys L. – Вероника дубравная

Встречается в различных типах леса – от лишайниково-зеленомошных сосняков до сложных ельников, предпочитая, однако, открытые участки, где интенсивно расселяется по площади.

Н.П. Савиных (1979) определяет этот вид как вегетативноподвижный длиннокорневищный травянистый хамегемикриптофит с полегающими после цветения побегами; позднее полегающие участки побегов (так называемая зона вторичного вегетативного нарастания) укореняются. Новые моноподиальные побеги, формирующиеся как надземно, так и подземно, проходят в своем развитии фазы почки, корневища, вегетативного ассимилирующего, вегетативно-генеративного и постгенеративного побега.

У зрелых особей различаются два типа корневищ: длинные (до 40–50 см), соединяющие парциальные кусты, и короткие, находящиеся в системе побегов одного парциального куста. От узлов на корневище отходят по нескольку придаточных корней, размещающихся главным образом в подстилке. Длина их редко превышает 10 см, диаметр – 0,2–0,3 мм. Длина корней 2-го порядка – 5–15 мм при диаметре 0,1–0,2 мм; 3-го порядка – 1–3 мм при диаметре 0,1 мм. На корнях хорошо различимы волоски.

К. Линкола и А. Тирикка (Linkola, Tiirikka, 1936) изучали строение систем подземных органов вероники дубравной в луговых условиях. И в этом случае наиболее крупные корни имели в длину не более 15 см, размещаясь в верхних 10 см почвенной толщи. Отмечены многочисленные корни 2-го порядка длиной 5–30 мм, значительно реже наблюдаются корни 3-го и особенно 4-го порядков. В. Кивенхеймо (Kivenheimo, 1947) называет другие размеры: 3–21 см – в черничном, 2–24 см – в кислично-черничном и 5–28 см – в кислично-майниковом типах леса; глубина корневых систем составляет соответственно 0,5–14, 0,5–13 и 3,5–13 см. Если прекращает рост корень 1-го порядка, то его место занимает один из корней 2-го порядка, увеличивающий свою длину до 6–16 см, а иногда и до 25 см. Длинные плагиотропные побеги Кивенхеймо определяет как симподиальные столоны.

Veronica longifolia L. – Вероника длиннолистная

Нередко встречается в травяных сосняках, но в целом тяготеет к местам с повышенным увлажнением, где образует крупные куртины. Морфологические особенности этого вида обстоятельно изучались Т.Н. Кагарлицкой (1978), относящей его к группе корневищно-рыхлокустовых травянистых многолетников. Каждый монокарпический побег начинается с плагитропной удлинённой (5–7 узлов) корневищной части, за которой следует отрезок побега с укороченными междоузлиями, здесь располагаются почки возобновления. Корневищная часть побега переходит в ортотропную надземную часть. После плодоношения она отмирает вплоть до зоны возобновления, а корневищная часть входит в состав системы корневищ (Кагарлицкая, 1978). Корневища гипогенные (Серебряков, Серебрякова, 1965), многоузловые, несут чешуевидные листья (Серебрякова, Кагарлицкая, 1972).

Главный корень отмирает очень рано. Уже на первом году жизни из пазушных почек семядолей выходят розовато-лиловые подземные побеги. Вначале они плагитропны, но затем отрицательно геотропически изгибаются, и их верхушки приближаются к поверхности почвы. Из заложившихся почек возобновления весной следующего года развивается новый надземный побег, отмирающий после плодоношения, его базальная часть, имеющая плагитропное направление, входит в состав гипогенного корневища (Рысина, 1973). Глубина залегания корневища – 3–5 см. Оно имеет светло-коричневую или бурую окраску, неоднократно ветвится. Длина его до 50 см, диаметр – 3–4 мм. По данным Голубева (1962), величина годичного прироста составляет от 5 до 20 см.

Придаточных корней особенно много у оснований надземных побегов. Отдельные корни уходят на глубину до 70 см (в сосняке чернично-разнотравном), но в основном сосредоточены в верхних 20–30 см. Длина их до 80 см, диаметр у основания – до 1 мм. Корни светло-коричневые, прочные, слегка извилистые, по всей длине оветвлены. Длина корней 2-го порядка – 0,5–2 см, диаметр – 0,1–0,2 мм. Если повреждена главная ось, то заметно увеличивается (до 30–40 см) один из корней 2-го порядка. Соответственно увеличивается длина корней 3-го порядка и появляются корни 4-го порядка длиной 2–5 мм.

На лугу ширина простираения корней составляет 1 м и более, под пологом леса она редко превышает 70–80 см. По наблюдениям А.П. Демина (1969), на пойменных лугах р. Оки корни вероники длиннолистной достигали глубины 130 см при ширине простираения 85 см. На удобренном лугу растение становится мелкоукореняющимся, корни углубляются в почву всего лишь на 24 см при ширине простираения до 60 см.

Campanula trachelium L. – Колокольчик рапунцелевидный

В лесах встречается крайне редко, причем, как правило, на сильно нарушенных участках. В Западной Европе считается одним из наиболее злостных сорняков благодаря своей способности давать большое число корнеотпрысковых побегов (Корсмо, 1933).

Обладает длинным ветвящимся корневищем, располагающимся на глу-

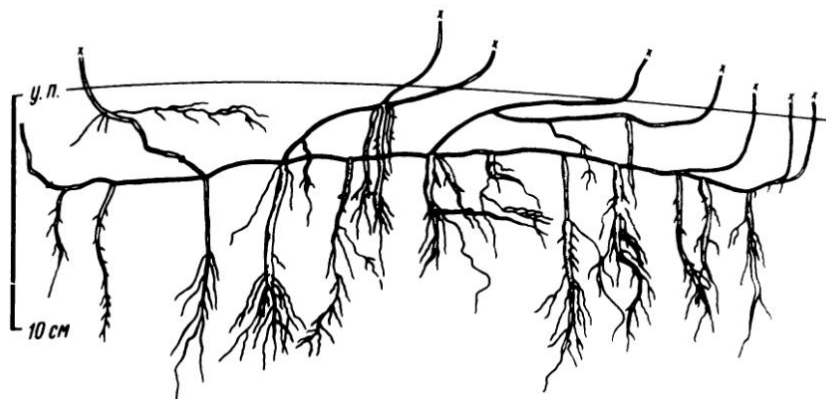


Рис. 50. Колокольчик раунцелевидный в сосняке брусничном

бине 2–4 см. Главным образом от узлов отходят вертикально вниз утолщенные запасующие придаточные корни (рис. 50). Корневище светлое, с золотистым оттенком, имеет в поперечнике около 2 мм. Придаточные корни по всей длине (10–12 см) оветвлены боковыми корешками, количество которых возрастает книзу. В.Н. Голубев (1962) причисляет этот вид к стержне-кистекорневым универсальным растениям; по мнению Г.М. Зозулина (1959), корни колокольчика раунцелевидного следует отнести к стержневому типу. На глубине 3–7 см от них отходят горизонтально направленные корни длиной 10–15 см, на которых изредка могут образовываться корнеотпрысковые побеги. Этот факт отмечен также Зозулиным (1959) и Шулькиной (1978), но он оспаривается Голубевым (1962).

Упругость генеративного побега и хорошо развитая система подземных органов позволяют колокольчику раунцелевидному выносить умеренное выпатывание.

ДЛИННОКОРНЕВИЩНЫЕ

Aegopodium podagraria L. – Сныть обыкновенная

Нередко доминирует в лесах разных типов на достаточно богатых и влажных почвах, обладает широкой экологической амплитудой. Например, в сосновых лесах обычно сопутствует широколиственным породам, но может заходить, с одной стороны, в сухие сосняки (ракетниковый, брусничный), а с другой – в заболоченные (сфагново-черничный, кассандрово-багульниковый).

Длиннокорневищный вид с активной способностью к вегетативному размножению и расселению по площади. Сложная система многократно ветвящихся плагиотропных подземных побегов располагается почти непосредственно под подстилкой, связывая воедино большое число надземных побегов в парциальный куст (Смирнова, 1967). И.Г. Серебряков и Т.И. Серебрякова (1965) определяют эту систему как совокупность длинных плагиотропных гипогеегенных корневищ, несущих чешуевидные

листья, и коротких ортотропных корневищ, терминальная почка которых образует низовые чешуевидные листья, срединные ассимилирующие листья и генеративный побег. Несколько иную точку зрения высказывал Кивенхеймо (Kivenheimo, 1947). Плагитропные побеги он считал столонами с длительностью жизни не более трех лет; окончания столонов на будущий год трансформируются в ортотропные корневища. Каждое корневище помимо надземного побега дает начало нескольким горизонтально направленным столонам длиной 30–80 см; сердцевина столонов, за исключением узлов и ростовых окончаний, полая, тогда как корневище плотное, компактное, богатое крахмалом. Позицию Серебрякова и Серебряковой разделяет Смирнова (1974), которая также говорит о плагитропных и ортотропных корневищах.

Плагитропные побеги очень прочные, прямые, шнуровидные; молодые – светлые, упругие, старые – буреющие, сморщенные. Длина междоузлий на побегах – 3–6 см, диаметр – 3–4 мм. Рост побегов происходит с мая по август, после чего терминальная почка занимает ортотропное положение. Длина ортотропного побега – 1–4 см, длина междоузлий – 1–2 мм (Смирнова, 1974).

Авторы, наблюдавшие развитие сныти в условиях садов и огородов (Корсмо, 1933; и др.), отмечают, что уже в первый год жизни у растений формировался стержневой корень до 20–40 см длины и образовывалось 10–15 корневищных отпрысков. Проведенные нами опыты с посевом семян сныти под пологом леса на участках с перекопанным верхним слоем почвы показали, что к концу первого года большинство всходов имело хорошо развитый главный корень и несколько шнуровидных побегов. На следующий год появлялись бесцветные плагитропные побеги, располагавшиеся у поверхности почвы и укоренявшиеся в узлах; за лето они вырастали на 20–30 см (Рысина, 1973). Плагитропные побеги расходятся в стороны, "осваивая" новые участки. Со временем связь между отдельными ветвями нарушается, и они приобретают самостоятельность. У взрослых растений система главного корня отсутствует. Придаточные корни отходят в стороны от узлов плагитропных побегов по 1–4, располагаясь в подстилке или в приповерхностном слое почвы. Длина их – 5–10 см, диаметр – 0,5–1 мм. Корни, отходящие от ортотропных побегов, более многочисленны (их 10–15), длиннее, толще, более интенсивно ветвятся.

Смирнова (1974) различает корни двух типов: толстые, шнуровидные (длина – 15–30 см, диаметр – около 2 мм) и короткие, тонкие (длина – 5–10 см, диаметр – 0,5 мм); первые выполняют функции запасаания, втягивания и закрепления в почве, вторые – минерального питания и водоснабжения.

Ветвление корней прослеживается до 4-го порядка. Длина корней 2-го порядка – до 5 см (диаметр – 0,3–0,6 мм), 3-го порядка – до 3 см (0,2 мм), 4-го порядка – до 0,5 см (0,1 мм).

По нашим наблюдениям, основная масса корней сныти сосредоточена в верхних почвенных горизонтах: в сосняке разнотравном – 5–10 см, в сосняке лещиновом чернично-разнотравном – 15 см и т.д. Близкие цифры приводит Кивенхеймо (Kivenheimo, 1947), изучавший корневые системы сныти в трех типах леса (кислично-черничном, папоротниковом и кислично-майниковом) в условиях южной Финляндии – 13–30 см. Согласно Зозули-

ну (1959), в дубравах лесостепи глубина проникновения отдельных придаточных корней сныти может достигать 30–35 см, а на рыхлых почвах – до 60 см.

Сочные надземные побеги сныти не выносят даже незначительного вытаптывания, и поэтому при увеличении рекреационных нагрузок сныть исчезает из покрова в числе первых видов, сохраняясь "островками" на невытаптываемых местах. Однако в случае прекращения вытаптывания она довольно быстро восстанавливает свои прежние позиции благодаря тому, что в течение ряда лет продолжает функционировать система подземных побегов.

Chamaenerion angustifolium (L.) Scop. – Иван-чай обыкновенный

Обычный обитатель вырубок и гарей в разных типах леса, но нередко встречается и под пологом древостоев, особенно на кострищах, обладает широкой экологической амплитудой. Онтогенез растений этого вида обстоятельно изучен Л.Е. Водолазским (1982). Всходы имеют главный корень, но он отмирает уже к концу первого вегетационного периода; формируется корневая система кистекорневого типа, основу которой образуют мощные горизонтально направленные придаточные корни, расположенные в почве несколькими ярусами. Корни обладают отпрысковой способностью – расположенные на них почки дают начало побегам. Л.Е. Водолазский (1982) не согласен с В.Н. Голубевым (1962), который определяет корневую систему иван-чая как стержнекорневую многоосевую – он считает, что впечатление стержневых производят придаточные корни, направленные вертикально вниз от основания надземного побега, возникшего на горизонтальном придаточном корне. Характерной чертой является образование каудексов, которые могут быть весьма многочисленными. В одних случаях каудекс начинает формироваться на основании корневого отпрыска, захватывая верхнюю часть вертикального придаточного корня. В других случаях каудекс помимо основания корневого отпрыска захватывает часть горизонтального (скелетного) корня. По выполняемым функциям корни делятся на всасывающие, проводящие и скелетные.

В результате многократного ветвления уже в течение первых 4–5 лет происходит формирование куртины, состоящей из многих десятков надземных побегов (до 200 побегов на 1 м²). Корневая система взрослого растения может занимать площадь в несколько десятков квадратных метров. Однако, как замечает Л.Е. Водолазский (1982), партикуляция у иван-чая является довольно редким явлением в связи с образованием на корнях большого числа почек, подавляющих процесс отмирания.

Comarum palustre L. – Сабельник болотный

Обитает в сырых лесах. У взрослых особей на глубине 5–10 располагает побег, многократно укореняющийся и ветвящийся (рис. 51). Его поверхность гладкая, лоснящаяся, окраска каштановая или темно-каштановая, диаметр не превышает 2–4 мм.

Придаточные корни отходят от узлов на корневище, расстояние между

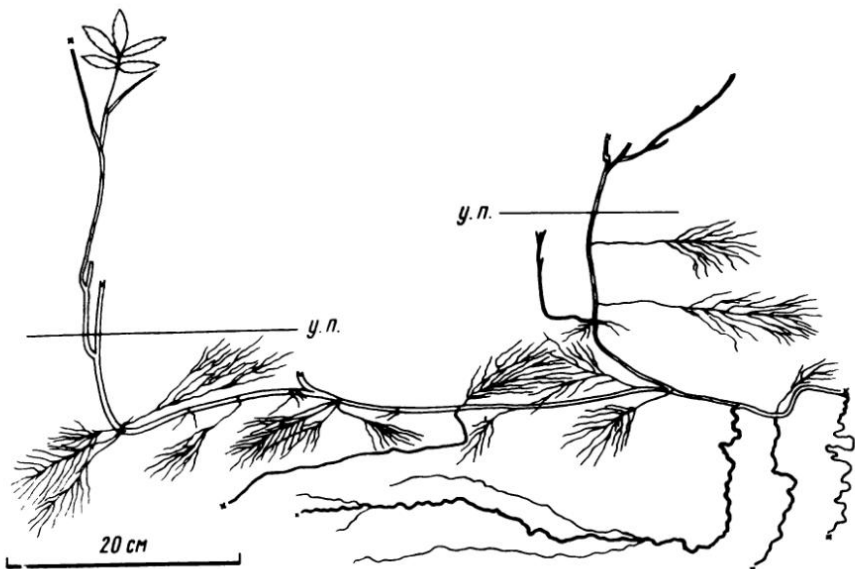


Рис. 51. Сабельник болотный в сосняке багульниково-сфагновом

которыми 2–4 см. У подавляющего числа корней, как правило, диаметр не превышает 0,5 мм, длина обычно не более 20 см. Они располагаются в мертвом слое мохового покрова, интенсивно ветвятся. Длина корней 2-го порядка до 5 см, диаметр – 0,2–0,3 мм. Длина корней 3-го порядка – 4–7 мм, диаметр 0,1 мм. Их окраска желто-коричневая, у молодых корней – светло-коричневая. Изредка встречаются более крупные корни – светло-коричневые, очень извилистые, их длина достигает 50 см, диаметр в базальной части – 0,6–0,7 мм. Но и они обычно располагаются в верхнем слое почвы, не углубляясь дальше 20–25 см.

Convallaria majalis L. – Ландыш майский

Частый обитатель лесов разных типов, предпочитающий достаточно богатые и влажные почвы, но встречающийся также на сухих и бедных субстратах (сосняки зеленомошные и брусничные); иногда становится доминантом или субдоминантом травяного покрова (сосняки ландышевые).

Морфоструктура подземных органов ландыша неоднократно являлась объектом внимания ботаников (Саркисова-Федорова, 1929; Крылова, 1953; Голубев, 1956а,б; Крылова, 1974; и др.). Система этих органов представляет собой совокупность ортотропных и плагиотропных корневищ и многочисленных придаточных корней (рис. 52). Плагиотропные корневища располагаются в верхних горизонтах почвы на неодинаковой глубине, что, вероятно, связано с различиями в почвенной среде. По данным Кивенхеймо (Kivenheimo, 1947), в лишайниковом типе эта глубина находится в пределах 3–13 см, в брусничном типе – 2,5–17,5 см и в черничном типе – 2–6 см. По нашим наблюдениям, в сосняке лишайниково-зелено-

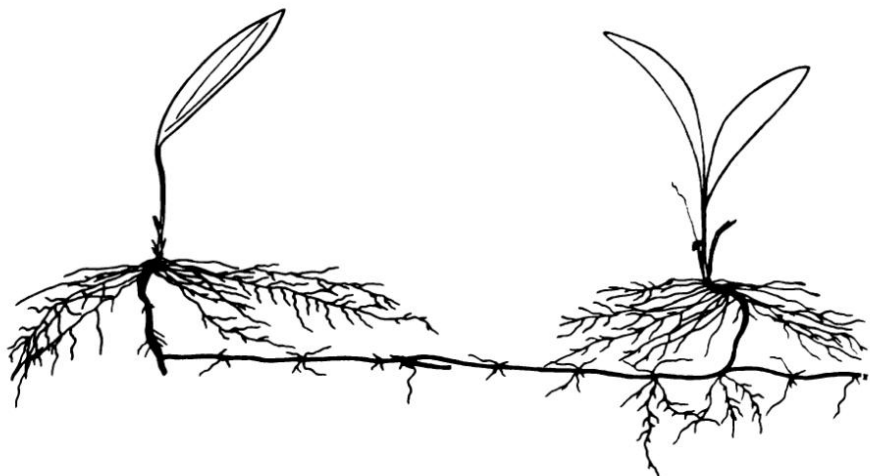


Рис. 52. Ландыш в сосняке с дубом костянично-разнотравном

мошном плагиотропные корневища ландыша располагаются на глубине 1–3 см, в сосняке разнотравно-брусничном – 2–4 см, в сосняке чернично-разнотравном – 5–6 см, в ельнике черничном – 4–6 см. Диаметр плагиотропных корневищ – 2–4 мм, длина междоузлий – от 0,5–5 см до 6–10 см. В узлах – ланцетные чешуевидные листья. Корневища нарастают моноподиально и многократно ветвятся, образуя сложную систему подземных побегов. По данным Н.А. Борисовой (1967), продолжительность жизни корневищ может достигать нескольких десятков лет, но со временем они разрушаются, и ранее целостная особь распадается на партикулы с автономными корневыми системами. Е.Л. Любарский (1967) полагает, что в очень неблагоприятных условиях плагиотропные корневища у ландыша могут не образоваться, но нам с такими случаями не приходилось встречаться; как правило, процесс вегетативного размножения и расселения ландыша идет более или менее интенсивно. Плагиотропные побеги завершаются укороченными ортотропными побегами, возраст которых может достигать 20 лет (Голубев, 1973). И те, и другие побеги полностью погружены в почву. Длина ортотропных корневищ – 1–2 см; придаточные корни, обладающие контракtilной способностью, постепенно втягивают их в почву. У всходов ландыша есть главный корень, от которого отходит большое число боковых корней – нежных, белых, покрытых корневыми волосками (Рысина, 1973).

Этот корень сохраняется несколько лет, продолжая расти в глубину и ветвиться; позднее он отмирает, что происходит обычно до начала цветения (Крылова, 1974). В это же время формируется ортотропное корневище, от которого отходят придаточные корни. Плагиотропные подземные побеги выходят из пазушных почек листьев; первые два-три укороченные междоузлия обычно лишены придаточных корней. У развитых плагиотропных междоузлий обычно слегка желтоватых), извилистых. Длина корней 1-го порядка – от 5 до 25–30 см, диаметр – 1–2 мм. Корни 2-го порядка

редко бывают длиннее 5 см (диаметр — 0,5–0,8 мм), корни 3-го порядка — 0,5–1,5 см при диаметре 0,4–0,6 мм. Как правило, корни размещаются в верхних 10–15 см. Окончания корней нередко обильно опушены.

Генеративные побеги ландыша интенсивно истребляются населением, и это, безусловно, отрицательно сказывается на состоянии ценопопуляции, которая перестает омолаживаться за счет регулярно появляющихся всходов. Тем не менее ландыш обнаруживает большую устойчивость при условии отсутствия сильного вытаптывания, но если оно есть, то заметно уменьшаются размеры надземных побегов и их численность на единицу площади, ухудшается состояние корневых систем. Продолжительного интенсивного вытаптывания ландыш не выносит и выпадает из состава травяного яруса.

Equisetum pratense Ehrh. — Хвощ луговой

Часто встречается по сыроватым и сырым лесам, образуя местами почти чистые микрогруппировки. Сложная система многократно ветвящихся корневищ захватывает значительную часть почвенного профиля. Ее первый ярус находится на глубине 10–15 см; именно здесь располагаются горизонтально растущие побеги, не только разветвляющиеся, но и срастающиеся друг с другом; их диаметр — 2–3 мм. От них почти вертикально отходят глубинные побеги, соединяющие систему верхнего яруса с системой нижнего яруса, развивающейся в условиях более высокой почвенной влажности. От узлов на корневищах отходят придаточные корни. Длина корней 1-го порядка — до 20–30 см (диаметр — 0,7–1,0 мм), 2-го порядка — до 5 см (0,4 мм), 3-го порядка — 1–2 см (0,3 мм), 4-го порядка — 0,5 см (0,2–0,3 мм).

Хрупкие надземные побеги хвоща лугового совершенно не выносят вытаптывания, но в целом вид мало страдает из-за рекреационных нагрузок, поскольку отдыхающие избегают ходить по сырым местам.

Equisetum sylvaticum L. — Хвощ лесной

Нередко встречается в сырых и сыроватых лесах, по оврагам, в ряде случаев образуя почти чистые заросли и приобретая значение субдоминанта в травяном покрове.

Сложная система корневищ захватывает большую часть почвенного профиля. Глубина плагиотропных побегов, образующих первый ярус подземной системы хвоща лесного, — 5–8 см (в сосняке хвощово-разнотравном). Корневища очень прочные, многократно ветвящиеся, ребристые, темно-коричневой окраски, с диаметром 3–5 мм. Отчетливо видны узлы, находящиеся на расстоянии 2–5 см друг от друга.

Часть побегов уходит вглубь, направляясь почти вертикально вниз; на расстоянии нескольких десятков сантиметров от поверхности почвы формируется еще один ярус побегов, более мощных, чем побеги первого яруса, и также интенсивно ветвящихся.

От побегов отходят сравнительно немногочисленные придаточные корни, достигающие глубины 1–1,5 м, но большая часть корней значительно короче — 5–6 см (до 10 см) при диаметре 0,2–0,3 мм (до 0,5–0,6 мм). Длина корней 2-го порядка — 1–5 см, диаметр — 0,2 мм. Есть корни 3-го (длина

до 2 см, диаметр — 0,1–0,2 мм) и 4-го (длина до 5 см, диаметр — 0,1 мм) порядков. На некоторых тонких корнях и молодых междуузлиях нередко наблюдается интенсивное опушение.

Хрупкие надземные побеги хвоща лесного не выносят вытаптывания.

Mercurialis perennis L. — Пролесник многолетний

Обитает в широколиственных и хвойно-широколиственных лесах на влажных и очень богатых почвах различного механического состава — от песчаных до суглинистых, в отдельных случаях являясь доминантом травяного покрова.

Система многократно ветвящихся многолетних подземных побегов взрослого растения располагается на глубине 2–5 см; она представляет собой совокупность длинных гипогейных плагиотропных побегов, несущих чешуевидные листья, и базальных частей ортотропных побегов. (Серебряков, Серебрякова, 1965; Смирнова, Торопова, 1975). Побеги — очень прочные, бурые; молодые — хрупкие, сочные, белые. Их диаметр — 2–4 мм, длина годичного прироста — 15–30 см. На побегах — густое опушение. В пазухах чешуевидных листьев формируются почки, как правило, остающиеся спящими (Юрцев, 1951; Шик, 1953; Голубев, 1965; Любарский, 1967). Продолжительность жизни плагиотропного побега составляет 4–8 лет, после чего он разрушается; таким путем происходит вегетативное размножение и расселение пролесника по площади.

Придаточные корни извилистые, очень прочные; отходят от узлов на гипогейных корневищах и от оснований ортотропных побегов. Длина их, по нашим наблюдениям, в сосняке слипой волосистоосоково-широкоряном и в сосняке с дубом лещиновом пролесниково-широколистном достигает 40 см при диаметре у основания — 0,5–1,5 мм. Длина корней 2-го порядка — до 15 см, диаметр — 0,3–0,8 мм; 3-го порядка — 0,5–5 см и 0,2–0,3 мм. Корни густо покрыты длинными волосками, сохраняющимися и на опробковевших участках. Молодые растущие корни имеют белую окраску, позднее корни становятся светло-бурыми.

Высказывается предположение, что глубина проникновения корней пролесника многолетнего в значительной степени определяется аэрированностью почвы. По данным Мукерджи (Mukerджи, 1936), в случае поверхностного переувлажнения почвенной толщи корни пролесника не заходят глубже 10 см, в то время как при хорошей аэрации они достигают 20 см. Смирнова и Торопова (1975) называют примерно ту же цифру для темно-серых лесных почв и выщелоченных черноземов. В сообществах названных выше типов леса корни пролесника густо оплетали верхний десятисантиметровый слой, но глубже встречались заметно реже.

Пролесник резко отрицательно реагирует на повышенные рекреационные нагрузки, с одной стороны, потому что повреждаются его наземные побеги, а с другой — потому что происходит значительное уплотнение верхнего слоя почвы, а именно там, как уже указывалось, размещается основная масса корней.

Вид – убиквист с широкой экологической амплитудой, встречающийся в различных типах леса, но все-таки предпочитающий достаточно богатые и влажные почвы. В отдельных случаях является доминантом травяного покрова, образуя заросли с почти сплошным проективным покрытием.

Неоднократно был объектом исследований как отечественных, так и зарубежных ботаников-птеридологов, но для нас представляют особый интерес данные по строению зарослей орляка, недавно опубликованные Н.И. Шориной (1981).

Основу системы подземных органов образуют шнуrowидные корневища, размещающиеся на глубине до 40 см; их диаметр может достигать 1 см (рис. 53). Корневища обладают очень большой прочностью, имеют темно-бурую окраску. Их характерной особенностью является верхушечно-боковое ветвление – ежегодно в непосредственной близости от материнского апекса возникает только одна боковая ветвь. Главная точка роста (обычно материнская) обеспечивает дальнейшее интенсивное нарастание плагиотропного корневища, а боковая (дочерняя) дает начало боковым укороченным корневищам, на которых (обычно на третий год) развиваются вайи. Укороченные подземные побеги располагаются на удлинённых побегах попеременно то слева, то справа. Расстояние между боковыми побегами соответствует годовому линейному приросту главного побега; по числу ответвлений можно определить его возраст (Шорина, 1981). Однако не все боковые почки трансформируются в побег, а затем – в вайю; многие почки остаются спящими, они сохраняют жизнеспособность в течение нескольких лет (до 7–10) и только потом отмирают.

Поскольку, несмотря на значительную прочность корневищ, наиболее старые участки со временем все-таки разрушаются, происходит разделение отдельных частей особи. По данным Н.И. Шориной (1981), возраст удлинённых корневищ достигает 50–60 лет.

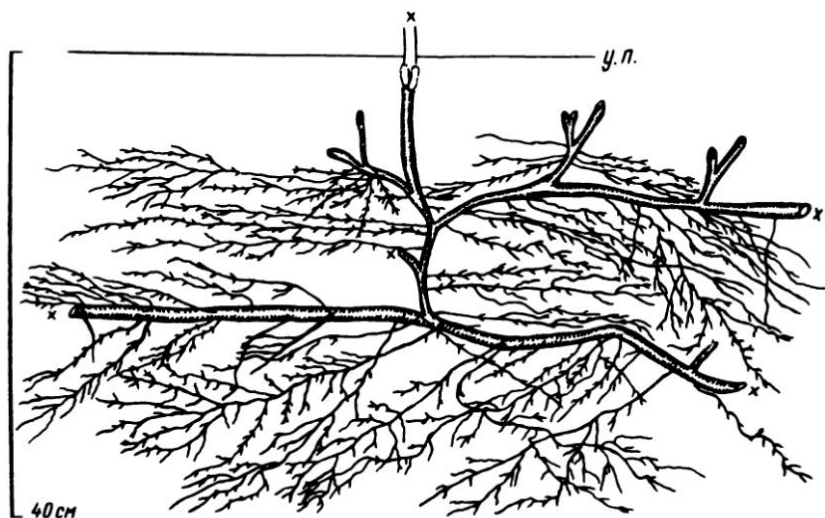


Рис. 53. Орляк обыкновенный в сосняке орляково-черничном

От корневищ отходят многочисленные придаточные корни — извилистые, коричневые, длиной до 50 см и до 1 мм в диаметре. Продолжительность жизни корней — 20–30 лет (Шорина, 1981). Длина корней 2-го порядка — 5–10 мм (диаметр 0,2 мм), но изредка встречаются и более крупные корни — до 5–7 см. Для таких корней характерно дополнительное ветвление. Обычно обильное опушение. В сосняке орляково-черничном, где мы проводили наблюдения, общая глубина корневой системы не превышала 25–40 см, причем основная масса придаточных корней размещалась в верхних 10–15 см.

В целом, как отмечает Н.И. Шорина (1981), у орляка слабо выражено вегетативное размножение, но гипертрофировано вегетативное разрастание. Орляк успешно выносит поверхностное уплотнение почвы, но повреждается при вытаптывании и в местах интенсивного отдыха очень быстро уходит из травяного покрова.

Trifolium medium L. — Клевер средний

Лугово-лесной вид, нечасто встречающийся в осветленных лесах, на их опушках и на лесных полянах. По наблюдениям В.Н. Голубева (1962), тип морфологической структуры подземных органов растений клевера среднего меняется как с возрастом, так и в зависимости от условий обитания. В начале онтогенеза развитие протекает по типу стержнекорневых растений, но затем формируются длинные плагиотропные корневища, продолжающие свой рост в течение ряда лет и многократно ветвящиеся. По мере отмирания наиболее старых участков корневищ ранее целостная особь превращается в клон. На корневищах формируются придаточные корни двух типов: с одной стороны, относительно короткие, мелкие и усиленно ветвящиеся, с другой — мощные и глубоко уходящие (в условиях некосимой степени — до 2 м). Г.М. Зозулин (1959) также отмечает способность клевера среднего к интенсивному вегетативному размножению и расселению с помощью корневищ. По-видимому, главным образом со степенью увлажненности местообитания связана глубина расположения корневищ: в условиях некосимой степени — 15–20 см, по днищам логов — верхние 10 см (Голубев, 1962), в сосняках с легкими песчаными почвами — 5–10 см (наши наблюдения). В последнем случае живые участки корневищ достигали в длину 1 м и более, а у относительно молодых растений отчетливо прослеживался стержневой корень, проникающий на глубину до 1 м. Диаметр плагиотропных корневищ — до 5 мм, окраска корневищ светло-коричневая. От узлов отходят корни до 30 см и до 2 мм в диаметре, в свою очередь, ветвящиеся: длина корней 2-го порядка — до 10 см (диаметр — до 0,5 мм), 3-го порядка — до 3 см (0,2 мм), 4-го порядка — до 1 см (0,1–0,2 мм), 5-го порядка — до 3 мм (0,1 мм). Численность придаточных корней заметно увеличивается у оснований надземных побегов. Стержневой корень также оветвлен интенсивно ветвящимися боковыми корнями.

Urtica dioica L. — Крапива двудомная

Встречается в лесах разных типов на богатых и влажных почвах, обладает длинным прочным плагиотропным корневищем, располагающимся в приповерхностном слое почвы. Отчетливо видны узлы, расстояние между кото-

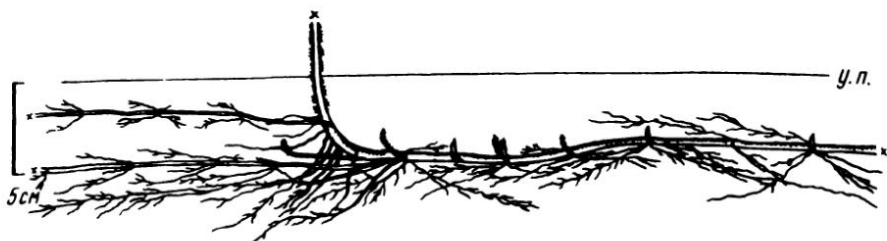


Рис. 54. Крапива двудомная в сосняке хвощево-разнотравном

рыми 2–5 см; диаметр корневища – 4–5 мм. Подземные побеги многократные ветвятся, чем обеспечивается активное вегетативное расселение, тем более, что величина линейного годовичного прироста побега составляет 10–75 см. По нашим наблюдениям, в сосняке хвощево-разнотравном продолжительность жизни подземных побегов составляет 5–7 лет, после того они отмирают; таким образом, в зарослях крапивы осуществляется интенсивное размножение.

От корневища отходят многочисленные придаточные корни, большая часть которых располагается непосредственно под подстилкой. Есть корни, достигающие 1,5 м в длину при диаметре у основания 1,5–2 мм. Как и корневище, они имеют светло-коричневую окраску.

По всей длине корни ветвятся (рис. 54). Длина корней 2-го порядка – до 15 см (диаметр – 0,3–0,5 мм), 3-го порядка – до 5 см (0,2–0,4 мм), 4-го – до 2 см (0,1–0,2 мм), 5-го – до 5 мм (0,1 мм). Ветвление усиливается ближе к окончаниям корней.

Vicia cracca L. – Горошек мышиный

Лугово-лесной вид, нередко встречающийся в светлых хвойных и лиственных лесах. Характеристика онтогенеза этого вида дана В.Н. Егоровой (1978, 1983). У молодых растений отчетливо прослеживается стержневой корень, который в определенных условиях может сохраняться в течение продолжительного времени, достигая глубины 2 м и более. У взрослых растений он сохраняется не всегда, и тогда основой корневой системы становятся длинные, интенсивно ветвящиеся подземные побеги, располагающиеся на глубине 4–6 см; диаметр побегов – 1–2 мм. С помощью корневищ горошек мышиный интенсивно размножается и расселяется; большая часть особей в естественных ценозах имеет вегетативное происхождение.

В.Н. Егорова (1978) отмечает, что придаточные корни у растений этого вида могут быть двух типов. Одни – шнуровидные, длинные, неразветвленные, проникающие на пойменных лугах до 2–2,5 м. Другие – мелкие, сильно разветвленные, мочковидные, располагающиеся преимущественно в верхних 20–30 см часто с многочисленными клубеньками. Именно такие корни преобладают у растений под пологом леса. Их длина (в сосняке бруснично-разнотравном) – до 10 см, диаметр – 0,7 мм; длина корней 2-го порядка – до 15 мм (0,5 мм), 3-го порядка – до 5 мм (0,3 мм). Вначале корни светлые, позже они приобретают бурую окраску. У senilных растений корневища перестают ветвиться и обычно отсутствуют длинные шнуровидные корни (Егорова, 1983).

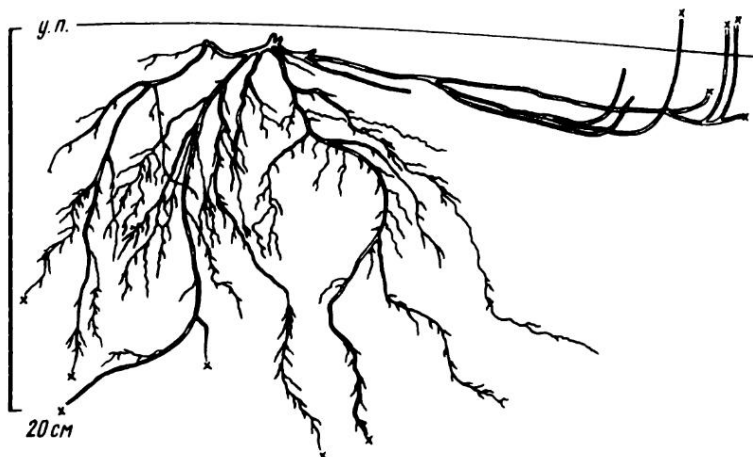


Рис. 55. Горошек лесной в осиннике лещиновом широколиственном

Vicia sylvatica L. – Горошек лесной

Обычно встречается в широколиственных лесах на богатых и влажных почвах. В.М. Рускова (1962) считает, что если для растений, обитающих на открытых местах, обычно сохранение стержневого корня, то для подпологовых растений характерно образование длинных корневищ, снабженных многочисленными придаточными корнями; основной причиной этих различий в морфоструктуре подземных органов В.М. Рускова считает резко неодинаковый световой режим.

Наблюдая этот вид в осиннике с дубом лещиновом широколиственном мы констатировали наличие мощного, многократно ветвящегося корневища длиной до 1 м и более при диаметре 3–6 мм; оно очень прочное, деревянистое, коричневатое, с большим числом зачатков новых побегов – белых, хрупких, длиной до 10 см (рис. 55). От корневища отходят корни разных размеров, в том числе и крупные, длиной в несколько десятков сантиметров, неоднократно ветвящиеся; на тонких корнях много клубеньков. Очевидна способность горошка лесного к вегетативному размножению и расселению по площади.

ПОЛЗУЧИЕ

Antennaria dioica (L.) Gaertn. – Кошачья лапка двудомная

Типичный боровой вид, встречающийся почти исключительно в суховатых и светлых сосновых лесах; может расти и в сосняках других типов – черничных, молиниевых, сложных и даже долгомошных, но неизменно – на открытых и сухих участках латками и куртинами различных размеров. Весной из пазушных почек начинают расти дочерние плагиотропные побеги, спустя некоторое время укореняющиеся. На концах побегов формируются молодые розетки листьев, каждая из которых снабжена пучком (8–20) придаточных корней. Изредка корни развиваются и на соединительных час-

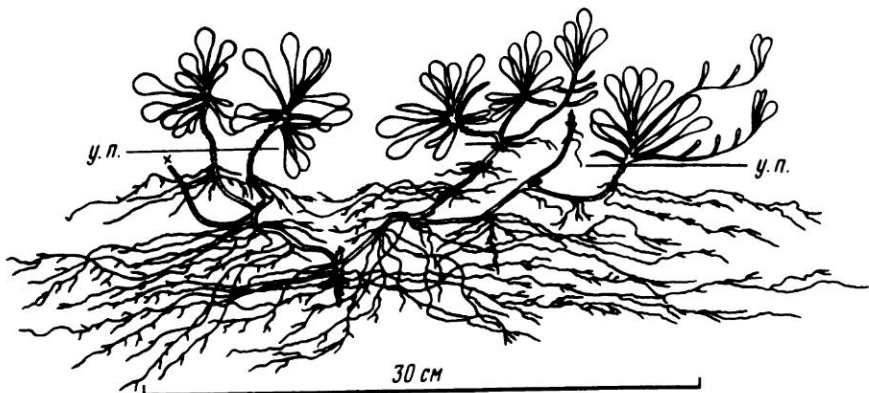


Рис. 56. Кошачья лапка двудомная в сосняке редкотравно-зеленомошном

тях надземных побегов (рис. 56). Структура каждой куртинки быстро усложняется, с одной стороны, вследствие непрерывного ветвления и увеличения числа розеток, а с другой — в результате довольно быстрого отмирания участков надземных побегов, соединяющих этих розетки; в итоге материнская особь, превратившись в латку, в дальнейшем трансформируется в куртину, состоящую из большого числа латок и особей с автономными корневыми системами. Длина ползучих побегов (расстояние между розетками) — 3–4 см, диаметр — 1–2 мм, окраска темно-коричневая. Длина придаточных корней — 15–25 см, диаметр — 0,4–0,6 мм. Длина корней 2-го порядка — 1–3 см, диаметр — 0,2 мм; 3-го порядка — 0,5–2 см и 0,1 мм. Большая часть придаточных корней сосредоточена в подстилке и в приповерхностном слое почвы; лишь немногие корни уходят на глубину до 15–20 см. Близкую цифру (25–30 см) называет Голубев (1962).

Кивенхеймо (Kivenheimo, 1947), наблюдавший кошачью лапку в вересковом и черничном типах, зафиксировал проникновение ее корней на большую глубину — 28 и 45 см соответственно. Длина отдельных корней 1-го порядка составляет, по данным этого автора, 8–45 см в вересковом типе и 6–59 см — в черничном. По наблюдениям Линкола и Тирикка (Linkola, Tiirikka, 1936), проведенным на лугу с доминированием кошачьей лапки, отдельные корни растений этого вида уходили на глубину до 50 см при длине 55 см. Интересно, что в отличие от леса большая часть корней здесь направлена почти вертикально. Значительно менее развитые корневые системы кошачья лапка имела на белоусовом лугу (длина корней 7–12 см, глубина 2–10 см).

Asarum europaeum L. — Копытень европейский

Обычный обитатель хвойно-широколиственных и широколиственных лесов, формирующихся на достаточно богатых и влажных почвах, а также производных от них мелколиственных типов леса. Изредка встречается на относительно бедных почвах, но там его присутствие скорее случайно, чем закономерно. Система подземных органов состоит из погруженного в подстилку эпигеогенного корневища и придаточных корней. Корневище может

находиться и на поверхности почвы, приобретая в этом случае зеленую окраску. Длина живой части корневища не превышает 20–25 см. Его диаметр — 4–5 мм. Корневище ветвится; по мере отделения дочерних участков ранее целостная особь превращается в куртину — таким образом осуществляется вегетативное размножение и расселение. В год корневище нарастает на 2–8 см, от каждого годичного прироста отходит от 1 до 16 придаточных корней (Смирнова, Зворыкина, 1974), направленных в стороны и вниз. Корни светлоокрашенные, слегка извилистые, прочные.

О.В. Смирнова и К.В. Зворыкина (1974) отмечают способность корней копытня ветвиться до 8-го порядка включительно; однако мы редко наблюдали даже корни 4-го порядка. В сосняке лещиновом широколиственном длина корней 1-го порядка была до 25 см (диаметр — 0,6–0,8 мм), 2-го порядка — до 10 см (0,5 мм), 3-го — до 4 см (0,3 мм), 4-го — до 0,5 см (0,2 мм); близкие цифры были получены в сосняке разнотравно-черничном. Значительно чаще корни ветвились только до 3-го порядка; это было зафиксировано в ельнике волосистоосоковом, осиннике с дубом лещиновом волосистоосоковом, сосняке с дубом лещиновом пролесниково-широколиственном, сосняке с дубом лещиновом волосистоосоковом, ельнике черничнике, сосняке разнотравно-брусничном. В липняке с елью широколиственном, где почвы отличаются особенно высоким плодородием, растения копытня имели только корни 1-го (длина — до 40 см, диаметр — 1 мм) и 2-го (длина — 1–4 см, диаметр — 0,5–0,7 мм) порядка, причем тонкие корни были густо покрыты корневыми волосками. Можно предположить, что интенсивность ветвления корней копытня находится в зависимости от богатства и влажности почвы. Во всех случаях корни не уходили глубже 10–15 см.

Молодые корни имеют почти белую окраску, слабо ветвятся и относительно короткие (2–10 см); старые корни, переставшие функционировать, становятся темно-коричневыми и постепенно отмирают. У senilных особей корневище перестает ветвиться и почти полностью прекращается корнеобразование.

Формирование подземной системы копытня неоднократно изучалось (Шик, 1953; Голубев, 1956а; Серебряков, Серебрякова, 1965; Рысина, 1967, 1973; и др.). У всходов хорошо выражен главный корень — тонкий, удлиненный, сильноветвящийся. Длинный гипокотиль на второй год жизни растения полегает и становится первым звеном корневища. Дальнейшее нарастание этого побега идет моноподиально до начала цветения (наступает в 4–7 лет), а затем становится симподиальным. Укоренение очередного годичного прироста происходит в конце вегетационного периода, после чего он полегает и становится частью плагиотропного корневища. По мнению И.Г. Серебрякова и Т.И. Серебряковой (1965), продолжительность жизни годового прироста составляет, в среднем, 6–7 лет (до 9).

Морфоструктура подземной системы копытня довольно постоянна, но, как уже отмечалось, может существенно варьировать интенсивность ветвления придаточных корней. На выщелоченных черноземах значительно увеличивается глубина проникновения корней — до 50 см (Смирнова, Зворыкина, 1974). Копытень не переносит вытаптывания и в тех случаях, когда этот фактор начинает действовать, резко сокращает обилие, сохраняясь только в невытаптываемых участках леса.

Galeobdolon luteum Huds. — Зеленчук желтый

Обитает в тенистых лесах на богатых и влажных рыхлых почвах. Изменение морфоструктуры растений этого вида в большом жизненном цикле прослежено О.В. Смирновой и Н.А. Тороповой (1972). Проростки обладают коротким (2,5–5 см) главным корнем и несколькими придаточными корнями, отходящими от гипокотыля. Уже к окончанию второго вегетационного периода ось первого порядка полностью отмирает, в стороны расходятся побеги-плети, растущие сначала ортотропно, а затем, по мере увеличения числа междоузлий, лежащие на земле и укореняющиеся. В течение некоторого времени сохраняется главный корень, но все более значительную роль в обеспечении растения влагой и элементами питания начинают играть придаточные корни. Вскоре связь между отдельными побегами теряется, и они становятся автономными — активно идет вегетативное размножение и расселение вида по территории; скорость распространения в благоприятных условиях составляет в среднем около 1 м в год; продолжительность жизни сформировавшегося парциального куста обычно не превышает трех лет.

Длина придаточных корней 1-го порядка — до 30 см (диаметр — 1 мм), 2-го порядка — до 10 см (0,2–0,3 мм), 3-го порядка — до 3 см (0,2 мм), 4-го порядка — 15 мм (0,1 мм), 5-го порядка — 2–5 мм (0,1 мм). Обычно корни не уходят в почву глубже 10 см.

Хрупкость надземных побегов, близость к поверхности почвы корней делают зеленчук минимально антропоустойчивым; в случае усиливающегося вытаптывания он выпадает из состава травяного яруса одним из первых.

Glechoma hederacea L. — Будра плющевидная

Иногда обитает в светлых лесах на рыхлой, богатой и влажной почве. Неоднократно ветвящиеся побеги располагаются в подстилке; в узлах они укореняются. Продолжительность жизни побега составляет не более одного года и поэтому длина плети обычно не превышает полуметра. Корни размещаются в подстилке и в самом верхнем горизонте почвы. Длина корней 1-го порядка — до 10 см при диаметре 0,6–0,7 мм, 2-го порядка — до 5 см (0,3–0,4 мм), 3-го порядка — до 1 см (0,2 мм), 4-го порядка — до 5 мм (0,1 мм).

Незащищенность корневых систем при вытаптывании приводит к быстрому исчезновению будры из состава покрова в местах повышенных рекреационных нагрузок.

Goodyera repens (L.) R.Br. — Гудьера ползучая

Иногда встречается в зеленомошных брусничных и черничных сосняках и ельниках, а также в хвойно-лиственных лесах, где есть пятна зеленых мхов.

Обладает шнуровидным ветвящимся плагиотропным корневищем, побеги которого заканчиваются или ортотропными генеративными побегами, или розетками листьев. Корневище имеет белую или светло-серую окраску,

слегка изогнуто, с очень тонкими волосками. Продолжительность жизни отдельных участков корневища редко превышает несколько лет, в результате чего ветви теряют связь между собой – идет активный процесс вегетативного размножения и расселения. Обычная длина корневища 5–7 см, но отдельные ветви могут достигать 15 см (Kivenheimo, 1947).

Придаточные корни немногочисленны. Их длина составляет всего лишь 1–3 (реже – до 5) см, при диаметре 2–3 мм. На корнях имеется обильное опушение (Вахрамеева, Денисова, 1975). Как и корневище, корни размещаются в подстилке. Ширина простираения корневой системы – 6–10 см, глубина – 1–3 см.

Поскольку гудайера является подстилочным видом, она исчезает из состава травяного покрова, как только нарушается целостность подстилки; поэтому на вытаптываемых участках леса этот вид не встречается.

Linnaea borealis L. – Линнея северная

Нередко встречается в хвойных лесах с достаточно хорошо развитым моховым покровом. Образует длинные, многократно ветвящиеся, укореняющиеся плети, стелющиеся по поверхности мохового покрова (рис. 57). Ежегодный прирост побега составляет 30–40 см (Мазуренко, 1978). Спустя 5–6 лет участки побегов разрушаются, в результате чего ветви отделяются друг от друга – таким образом происходит активное вегетативное размножение и расселение линнеи.

Побеги укореняются в узлах. Длина придаточных корней – до 15 см, диаметр у основания – до 0,5 мм. Длина корней 2-го порядка – до 7 см,

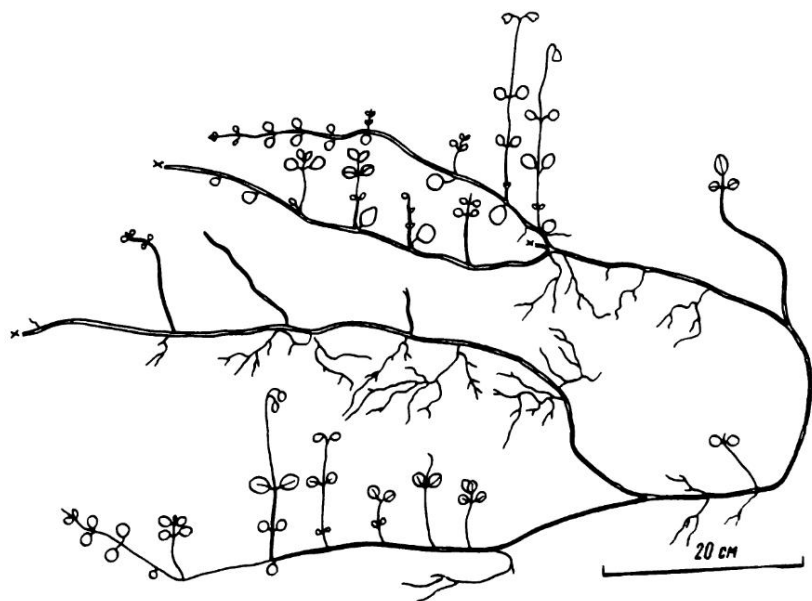


Рис. 57. Линнея северная в ельнике зеленомошном

3-го порядка – до 4 см, 4-го порядка – до 5 мм. Местами на тонких корнях заметно негустое опушение. Корни размещаются почти исключительно в подстилке, не углубляясь в минеральную часть почвы.

Кивенхеймо (Kivenheimo, 1947) отмечает существование отдельных глубоко идущих корней, проникающих на 20–40 см в глубину. По его данным, длина корней 2-го порядка составляет 1,5–20 см, 3-го порядка – 3–13 см, 4-го порядка – 0,5–8 см и 5-го порядка – 0,2–2 см; корни двух последних порядков относительно редки. Длина корневых волосков – 0,07–0,33 мм. Наиболее развитую корневую систему линия северная имеет в сообществах верескового типа.

Линия северная принадлежит к числу видов растений, которые не выносят сколько-нибудь значительной рекреационной нагрузки и быстро исчезают из леса в случае усиления его посещаемости.

Lycopodium annotinum L. – Плаун годичный

Нередко встречается в хвойных лесах черничных, брусничных и зеленомошных групп типов. Образует длинные ползучие плети, расходящиеся по поверхности мохового покрова и по подстилке, укореняющиеся (рис. 58).

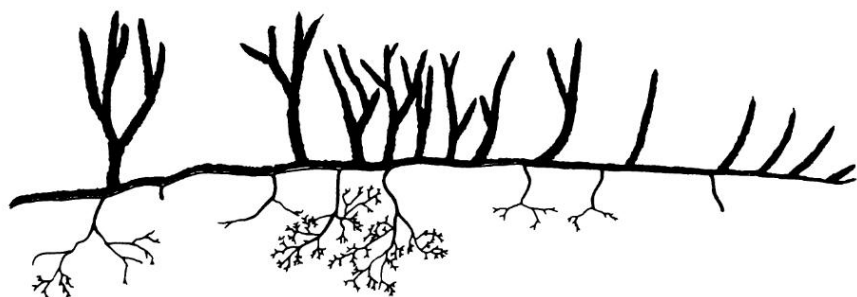


Рис. 58. Плаун годичный в сосняке зеленомошном

По наблюдениям Р.А. Ворониной (1981), величина годового прироста у плагиотропного побега плауна годичного составляет 35–40 см. Ветвление – неравнодихотомическое (два побега, возникшие в процессе дихотомии, оказываются неравноценными по энергии роста). Отчетливо выделяется лидирующий побег, который может расти десятки лет; лидирующими могут быть и боковые побеги, отчленяющиеся со временем от материнского побега. В результате такого отчленения происходит вегетативное размножение.

Длина придаточных корней, закладывающихся в апексах побегов, не более 10–12 см, диаметр у основания – около 1 мм. Корни светло-коричневые, многократно ветвятся, густо опушены тонкими светлыми волосками.

В интенсивно посещаемых местах очень быстро выпадает из состава травяного покрова вследствие изменения характера субстрата, а также в результате непосредственного уничтожения.

Lycopodium clavatum L. — Плаун булавовидный

Встречается в хвойных лесах с более или менее хорошо развитым моховым покровом.

Ползучие плети укореняются во мху или в подстилке. Рост и развитие их протекают аналогично плагиотропным побегам плауна годичного. Длина корней — до 15 см, диаметр — около 1 мм. Корни многократно ветвятся. Молодые корни сильно опушены.

Как и предыдущий вид, усиленно истребляется отдыхающими и поэтому быстро исчезает из посещаемых участков леса.

Lycopodium complanatum L. — Плаун сплюснутый

Иногда встречается в малопосещаемых хвойных лесах с более или менее хорошо развитым моховым покровом. Ползучие многократно ветвящиеся побеги расходятся в стороны, постепенно расширяя занимаемую площадь. Со временем связь между отдельными побегами нарушается и они приобретают самостоятельность. Корни углубляются на 5–10 см, их диаметр около 1 мм, часто ветвятся. Длина корней 2-го порядка — 1–2 см, 3-го порядка — 2–5 мм, 4-го порядка — 2–3 мм. Расстояние между узлами на побеге составляет 2–6 см.

Lysimachia nummularia L. — Луговой чай

Встречается как на лугах, так и под пологом леса на достаточно влажных почвах. Ползучие надземные побеги лежат на поверхности почвы, укореняясь в узлах, причем в отдельных случаях придаточные корни образуют почти мочки. Длина корней 1-го порядка — до 10 см (диаметр — до 1 мм), 2-го порядка — до 5 см, 3-го порядка — до 2 см, 4-го порядка — 2–4 мм. Корни светлые, почти белые. Молодые корни отходят поодиночке от оснований каждой пары листьев, плотно прижимая побег к земле. С возрастом и число корней, и степень их ветвлений увеличиваются.

Луговой чай относительно хорошо переносит вытаптывание.

Moehringia trinervia (L.) Clairv. — Мерингия трехнервная

Обитает в тенистых лесах на богатых и влажных рыхлых почвах. Образует многократно ветвящиеся, ползучие побеги, слабо укореняющиеся в узлах. Корни располагаются в верхнем (5–8 см) слое почвы; их длина — до 10 см, диаметр — 0,5 мм. Имеют белую окраску, очень непрочные. Длина корней 2-го порядка — до 3 см (диаметр — 0,2 мм), 3-го порядка — до 5 мм (0,1 мм).

Хрупкость надземных побегов и слабая защищенность корневой системы делает мерингию очень ранимым видом в случае вытаптывания.

Oxalis acetosella L. — Кислица обыкновенная

Обитает в хвойных и хвойно-широколиственных лесах при наличии рыхлой подстилки (Grewiillus, Wangerin, 1927), причем нередко становится "фоновым" видом с почти 100-процентным проективным покрытием.



Рис. 59. Кислица обыкновенная в ельнике кисличном

Особенности побегообразования кислицы в онтогенезе обстоятельно изучены Н.И. Шориной (1983). У ювенильных растений корневая система стержневая, реже – смешанная (состоит из главного и стеблеродных корней). Позднее формируются корневища, располагающиеся в основном в подстилке и там же укореняющиеся (рис. 59). Если подстилка маломощная, то корни могут заходить в рыхлый верхний почвенный слой (Grewiillus, Wangerin, 1927; Саркисова-Федорова, 1929; Черенькова, 1982). Длина корней 1-го порядка – до 10 см (диаметр 0,4–0,5 мм), 2-го порядка – до 5 см (0,2–0,3 мм), 3-го порядка – до 2 см (0,1–0,2 мм), 4-го порядка – 2–5 мм (0,1 мм). До 4–5-го порядка ветвится и главный корень.

У кислицы различаются гипогегенные длинные (до 60–70 см по Л.А. Кириковой (1970)) корневища, неоднократно ветвящиеся и постепенно расплзающиеся в стороны, и укороченные побеги с большим числом чешуй, представляющие собой своеобразные запасающие органы (Шорина, 1983), названные И.Г. Серебряковым (1952) "чешуйчатыми корневищами"; они развиваются на концах гипогегенных корневищ. На 3–4-м году жизни особи распадаются на отдельные партикулы в результате перегнивания удлиненных междоузлий – происходит вегетативное размножение. Однако потенциальные способности у клонистов слабее, чем у аклонистов; при повторной дезинтеграции появляются сенильные особи. Вегетативное потомство не омолаживается (Шорина, 1983).

Sedum acre L. – Очиток едкий

Нечасто встречается в сухих сосняках на рыхлых песчаных почвах; суккулент. Образует куртинки плагиотропных побегов, стелющихся по поверхности почвы (рис. 60). Вследствие отмирания или повреждения соединительных участков этих побегов их части способны обособляться и продолжать развитие уже как самостоятельные особи. Таким образом, растение отличается очень высокой способностью к вегетативному размножению.

От лежащих на поверхности почвы побегов отходят придаточные корни, оветвленные многочисленными мелкими корешками. Придаточные корни

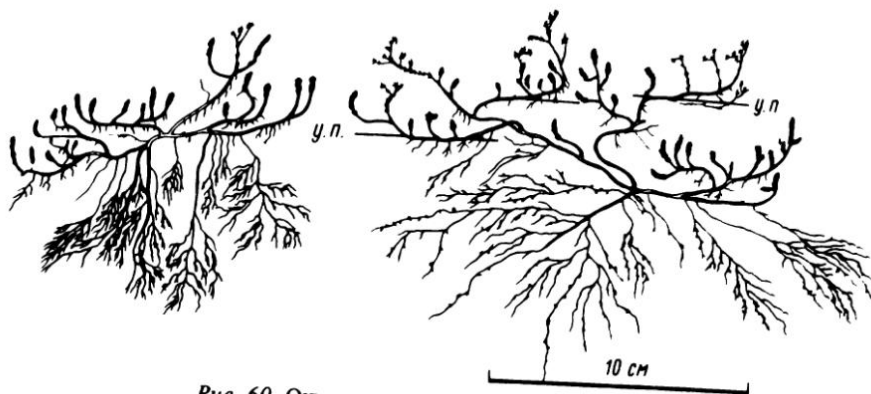


Рис. 60. Очиток едкий в сосняке лишайниковом

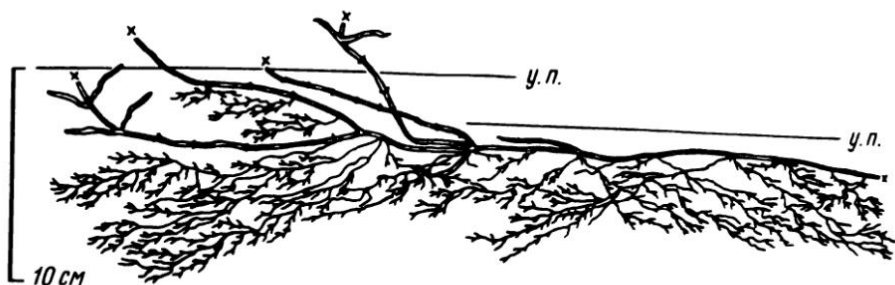


Рис. 61. Звездчатка жестколистная в дубняке лещиновом волосистоосоково-широкотравном

обычно довольно короткие, не превышают 10–15 см и углубляются в почву не более, чем на 10 см. Их окраска рыжевато-желтая, диаметр у основания – 0,5–0,7 мм. Иногда корни располагаются в почве почти вертикально, в других случаях их простираение преимущественно горизонтальное.

Stellaria graminea L. – Звездчатка злаковая

Встречается в различных типах леса – от редкотравно-зеленомошных до сложных. Многократно ветвящиеся, ползучие побеги располагаются в подстилке. От узлов, расстояние между которыми 1–2 см, отходят придаточные корни – по 2–3, длиной до 15 см и с диаметром до 0,5 мм. Корни усиленно ветвятся, особенно ближе к окончаниям. Длина корней 2-го порядка – до 2 см, диаметр – 0,2 мм, 3-го порядка – до 1–2 мм. На корнях, особенно тонких, много волосков. Вся корневая система располагается в подстилке.

Stellaria holostea L. – Звездчатка жестколистная

Растет в различных хвойных и лиственных типах леса на богатых и влажных почвах. Длинные, многократно ветвящиеся побеги лежат в подстилке, заканчиваясь восходящими побегами, которые со временем полегают и

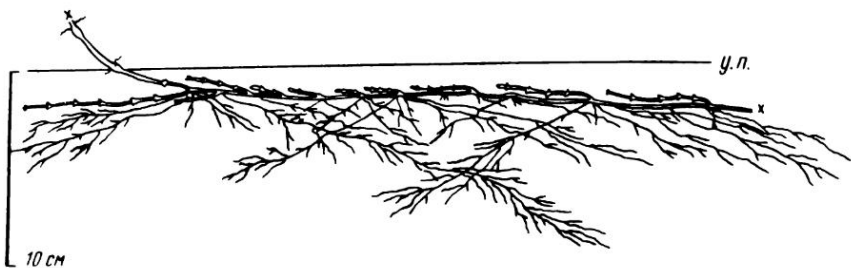


Рис. 62. Звездчатка дубравная в сосняке с дубом лещиновом чернично-разно-
травном

укореняются в узлах (рис. 61). Длина придаточных корней — до 40 см, диаметр — 0,5–1,0 мм. Корни 2-го порядка имеют длину до 10 см, диаметр — 0,5 мм, корни 3-го порядка — до 3 см и 0,3 мм, корни 4-го порядка — до 1 см и 0,1–0,2 мм. На корнях много волосков. Вся корневая система располагается в самом верхнем слое почвы (на глубине до 10 см).

Stellaria nemorum L. — Звездчатка дубравная

Обитает в хвойных лесах на очень плодородных почвах — богатых, влажных и рыхлых.

Система ползучих, многократно ветвящихся побегов располагается у поверхности почвы (рис. 62). От узлов отходят тонкие подземные побеги (2–20 см) и многочисленные придаточные корни длиной до 15 см с диаметром до 0,5 мм. Длина корней 2-го порядка — до 10 см (диаметр — 0,4 мм), корней 3-го порядка — 0,5–2 см (0,2 мм). Корни обычно не углубляются далее 15 см. При наличии свободной поверхности и благоприятных почвенных условий звездчатка дубравная быстро расплодится в различных направлениях.

Veronica officinalis L. — Вероника аптечная

Вид с широкой экологической амплитудой, встречающийся в различных типах леса — от лишайниковых сосняков на бедных песках до сложных ельников на богатых суглинках.

Большой жизненный цикл вероники лекарственной обстоятельно изучен Н.П. Савиных (1978 и др.), определяющей этот вид как азроксильный кустарничек. В первые 4–5 лет жизни растения моноцентрично-моноподильный побег нарастает со скоростью нескольких десятков сантиметров в год, одновременно давая боковые ответвления. Моноподильное нарастание нарушается отмиранием верхушечной почки или верхушечной части побега и сменяется симподиальным вследствие того, что начинают расти один или два силлептических побега (Савиных, 1986). Переход в зрелое генеративное состояние сопровождается отмиранием участков боковых побегов на контакте с первичным моноподильным побегом, в результате чего ранее целостное растение превращается в клон, отдельные особи которого посте-

ленно расползаются в стороны. Побеги укореняются в узлах; придаточные корни плотно прижимают побег к поверхности почвы, но не втягивают его вглубь. Позднее побег засыпается опадом и зарастает мхами, превращаясь из надземного в подземный. От каждого узла отходит по 2–4 корня. Они имеют светло-коричневую окраску, по всей длине ветвятся до 2–3-го порядка и изредка до 4-го порядка. Длина корней – до 30–40 см, диаметр у основания – 0,5–0,9 мм. Основная масса корней располагается в подстилке и в приповерхностном слое почвы, и лишь отдельные корни углубляются до 20 см. Главный корень можно наблюдать даже у взрослых вегетативных особей, но затем он отмирает.

Линкола и Тирикка (Linkola, Tiirikka, 1936), а также Кивенхеймо (Kivenheimo, 1947), наблюдавшие развитие вероники лекарственной в нескольких типах лесных и луговых сообществ, пришли к заключению, что имеется определенная зависимость между этими типами, с одной стороны, и длиной, глубиной, диаметром и ветвлением корней – с другой, однако, вряд ли эти различия можно считать достоверными. Обычная длина корней 2-го порядка – до 5–8 см (диаметр – 0,2–0,3 мм), длина корней 3-го порядка – 1–2 см (0,2 мм); длина корней 4-го порядка – до 5 мм (0,1 мм). На корнях есть опушение. Длина корневых волосков – 0,1–0,8 мм, толщина – 5–13 мкм.

Viola epipsila Ldb. – Фиалка лысая

Обитает в сырых лесах и на лесных полянах. Как отмечают Т.И. Серебрякова и Т.В. Богомолова (1984), каждый побег взрослой особи начинается с тонкого столоновидного корневищного участка, несущего 2 чешуевидных предлиста и сразу же обрастающего многочисленными тонкими придаточными корнями. Столоны-корневища появляются в пазухах зеленых листьев летом и осенью. Вероятно, верхушки молодых корневищ зимуют в субстрате, а весной либо трогаются в рост и формируют сначала более длинные, а затем – короткие междоузлия с зелеными листьями и пазушными цветками, либо отмирают и перевершиниваются. Моноподальное нарастание каждого побега продолжается от 2–3 до 8–10 лет. Благодаря плагиотропности роста побегов стратегия жизни растения направлена на быстрый захват площади и расползание "всем телом" (Серебрякова, 1981). Этому способствует регулярное и обильное появление новых корневищ, почек, образующихся в пазухах только что развернувшихся листьев. Взрослые растения обладают хорошо развитым корневищем длиной до 20 см, которое располагается в приповерхностном слое почвы. Диаметр – 1,5 мм. Неоднократно ветвится, меняя направление роста. В местах разветвления или образования надземного побега утолщается до 2–2,5 мм. С возрастом отдельные участки корневища отмирают, происходит вегетативное размножение.

Много придаточных корней, которые также имеют светлую окраску. Длина корней 1-го порядка – до 10 см (диаметр – 0,3–0,4 мм), 2-го порядка – до 5 см (0,2 мм), 3-го порядка – до 2 см (0,1 мм).

Adoxa moschatellina L. – Адокса мускусная

Нередко встречается в широколиственных и хвойно-широколиственных лесах. Подземная часть растения состоит из укороченного корневища и одного или нескольких столонов; они шнуровидные, длиной до 25 см, иногда до 50 см, с диаметром 0,7–0,9 мм, ярко-белые, сочные. И столоны, и корневища представляют собой однолетние образования; таким образом, растение развивается как вегетативный однолетник (Старостенкова, 1980). На коротком, тоже сочном и белом корневище различимы 2–4 мясистых чешуи. Длина корневища – 0,5–1,5 см, обычно оно располагается на глубине 2–3 см. От корневища отходит придаточный корень, заметно утолщенный у основания и выполняющий контрактильную функцию.

И.Г. Серебряков (1952) определяет стolon адоксы как "поперечно геотропичный", т.е. растущий в основном горизонтально. Однако в случае уменьшения мощности прикрывающего слоя почвы точка роста под влиянием усиливающегося освещения становится положительно геотропичной и несколько углубляется – до тех пор, пока не достигнет оптимального удаления от поверхности, после чего продолжает расти горизонтально. Небольшие столоны можно наблюдать уже у всходов (Старостенкова, 1980; Рысина, 1973). К концу первого года вегетации на конце stolона формируются запасующая чешуя, придаточный корешок и почка возобновления, после чего stolон вместе с материнским растением (всходом) отмирает. С каждым годом корневища становятся все более крупными, но ритм существования остается тем же: от корневища отходит stolон, на его конце формируется зачаток корневища будущего года, снабженный несколькими придаточными корнями. Старение особей сопровождается уменьшением длины stolонов и образованием корневищ с более вытянутой осью, в результате чего запасующие чешуи становятся заметно расставленными. У senильных особей корневища слабые, тонкие, запасующие чешуи мелкие (Старостенкова, 1980). Иногда из пазух запасующих чешуй выходят боковые stolоны.

Circaea alpina L. – Двулепестник альпийский

Нечасто встречается в высокополотных еловых лесах, изредка становится "фоновым" видом (например, ельник двулепестниково-кисличный). Надземный побег выходит из небольшого клубенька, расположенного в нижнем горизонте подстилки или на глубине 2 см от поверхности почвы. От клубенька в стороны отходит несколько (чаще 2–3) розоватых stolонов длиной до 10 см с диаметром 1 мм. На концах stolонов образуются дочерние клубеньки с почками возобновления, которые на следующий год дадут начало новым надземным побегам. Stolоны разрушаются, и молодые особи полностью отделяются от материнского растения. Немногочисленные придаточные корни имеют не более 7–8 см длины и почти не ветвятся.

Двулепестник альпийский принадлежит к числу видов, абсолютно не выдерживающих сколько-нибудь значительных антропогенных нагрузок; причина – легкая повреждаемость надземных побегов и высокая требовательность к рыхлости субстрата.

Trientalis europaea L. – Седмичник европейский

Частый обитатель хвойных лесов разных типов, но с достаточно влажными почвами. Наши наблюдения были проведены в сосняке орляково-черничном и сосняке лещиновом чернично-разнотравном. От основания надземного побега в стороны и наклонно вниз расходятся придаточные корни – белые, хрупкие, тонкие (0,2–0,5 мм), длиной до 20 см. Самые крупные корни ветвятся: длина корней 2-го порядка – до 1 см (диаметр – 0,2 мм), 3-го порядка – 2–3 мм (0,1 мм). Также от основания надземных побегов отходят 1–5 столонов. Их диаметр около 1 мм, длина до 55 см. Глубина в почве 3–4 см. Столоны заканчиваются почками возобновления – сочными, белыми, на 1–1,5 см загнутыми вверх (рис. 63). Можно предположить, что длина столонов в значительной степени зависит от погодных условий предыдущего года. Например, в очень сухом 1972 г. в сосняке орляково-черничном средняя длина столонов седмичника составляла около 40 см. В близком к норме 1973 г. в том же типе леса (на тех же участках) столоны седмичника имели в длину всего лишь 1–5 см (не более 10 см). Значительно меньшими были и размеры придаточных корней.

Столоны можно наблюдать уже у проростков седмичника (Голубев, 19566). Они формируются в пазухах семядолей и постепенно удлиняются; спустя некоторое время они геотропически положительно изгибаются,

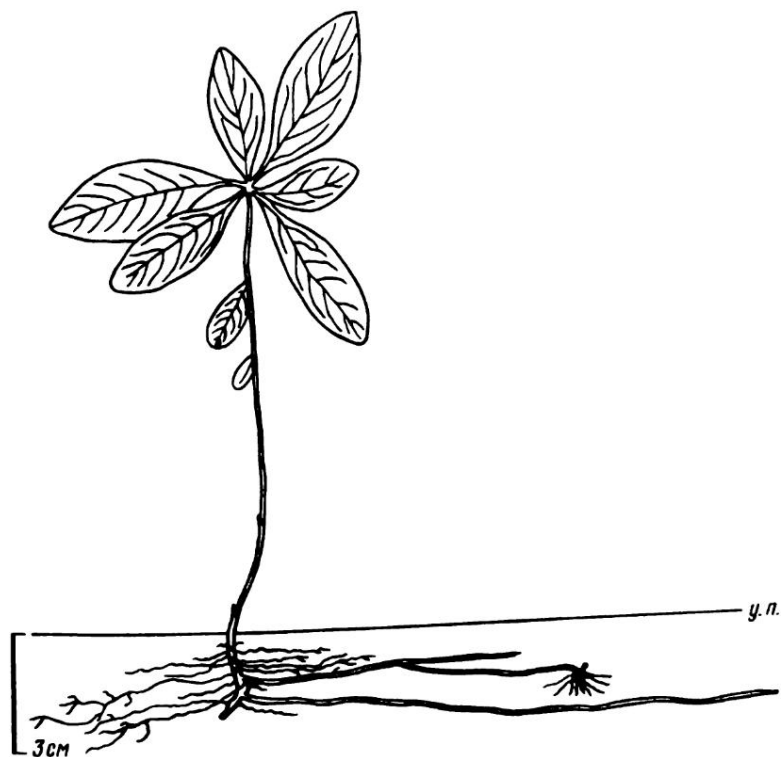


Рис. 63. Седмичник европейский в ельнике кисличном

внедряются в почву и дальнейший рост продолжают уже подземно. Отмирание столонов происходит обычно в сентябре.

Изредка встречаются ветвящиеся столоны, но почка возобновления формируется только на самом длинном побеге. На придаточных корнях — незначительное опушение. Глубина проникновения корней обычно не превышает 5 см. Особи, взятые в разных типах леса, нередко различаются длиной столонов и размерами придаточных корней.

В большом числе типов леса наблюдения над строением подземных органов седмичника проводил Кивенхеймо (Kivenheimo, 1947). Обычным числом формирующихся столонов он считает 2–5 (чаще 3); их диаметр — 0,6–1,5 мм, длина — до 63 см. Чаще они не ветвятся. Длина придаточных корней в вересковом типе леса составляла 3–15 см, в брусничном типе — 4–10 см, в черничном типе — 1–13 см, в кислично-черничном типе — 2–12 см и т.д. Глубина проникновения корней во всех типах леса обычно не превышала 10 см. Довольно многочисленными были только корни 2-го порядка (длина 2–4 см), а корни 3-го порядка (длина 0,5–2 см) наблюдались очень редко.

НАДЗЕМНОСТОЛОННЫЕ

Ajuga reptans L. — Живучка ползучая

Вид с достаточно широкой экологической и фитоценологической амплитудой, встречающийся во многих типах леса, как хвойных, так и лиственных, но все-таки явно предпочитающий богатые и влажные почвы. Не выносит вытаптывания и усиливающегося при этом уплотнения верхнего слоя почвы прежде всего в силу приповерхностного расположения корневой

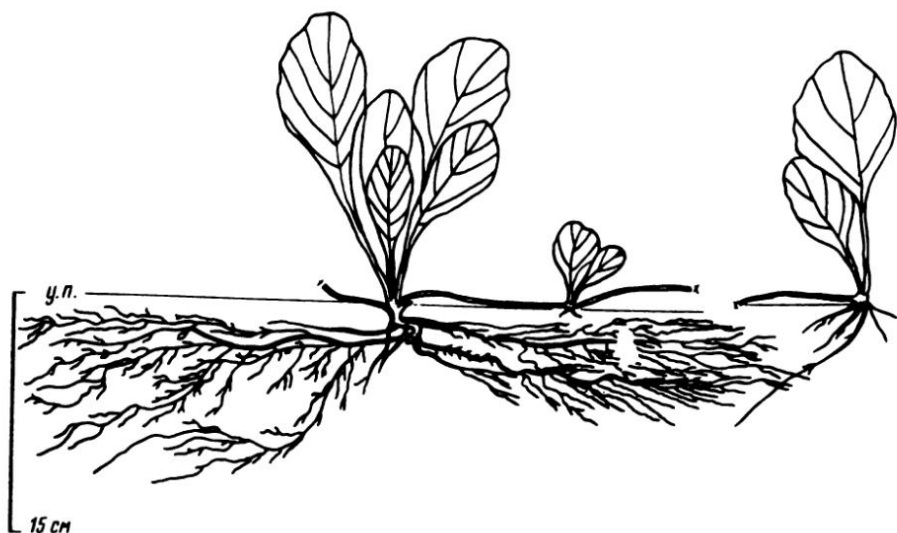


Рис. 64. Живучка ползучая в березняке разнотравном

системы. На усиление рекреационных нагрузок вначале реагирует некоторым уменьшением площади листьев (Полякова, Малышева, Флеров, 1981), а затем практически полностью выпадает из состава травяного яруса.

Кистекорневое растение с ползучими столонообразными побегами (Голубев, 1957в), которые расходятся в стороны от материнского растения, обеспечивая высокую вегетативную подвижность вида (рис. 64). В узлах эти побеги укореняются, здесь формируются новые особи, которые уже на следующий год (личные наблюдения; Михайловская, Кузьмичева, 1974) становятся автономными друг от друга и, в свою очередь, дают новые побеги. Длина их — 20–30 см.

От коротких корневищ материнских растений отходят в стороны 10–20 придаточных корней — светлых, усиленно ветвящихся. В березняке с липой волосистоосоковым длина корней 1-го порядка достигала 25 см (диаметр у основания — 1 мм), 2-го порядка — до 10 см (0,3–0,5 мм), 3-го порядка — до 5 см (0,2 мм), 4-го порядка — 1–1,5 см (0,2 мм), 5-го порядка — 0,5–1 см (0,1 мм). В сосняке разнотравно-брусничном и сосняке разнотравно-черничном ветвление корней заканчивалось на 4-м порядке, в сосняке с дубом лещиновом чернично-разнотравном — на 3-м порядке. Во всех случаях корни живучки сосредоточены в верхних 10–15 см.

Укоренение столоновидных побегов происходит обычно в июне (Серебряков, 1952); от укоренившихся узлов отходят 2–3 корня длиной 5–15 см при диаметре у основания 0,6–0,8 мм; длина корней 2-го порядка — до 2 см (диаметр — 0,3 мм).

Fragaria moschata Duch. — Земляника мускусная

Нередко встречается в сыроватых листовенных и хвойно-широколиственных лесах на рыхлых, относительно богатых почвах. Изогнутое корневище наклонно уходит в почву, его длина — 8–12 см, диаметр — 3–4 мм. С апикального конца постепенно отмирает. Окраска корневища коричневая. В стороны отходят до 10 крупных придаточных корней, располагающихся в верхних 15–20 см почвенной толщи. Их длина — 15–30 см, диаметр — 0,5–1,0 мм (у основания). Усиленно ветвятся, особенно на расстоянии 5–8 см от корневища, и также имеют коричневую окраску. В сосняке с дубом лещиновом разнотравном длина корней 2-го порядка достигает 15 см (диаметр — 0,5 мм), 3-го порядка — до 5–6 см (0,2 мм), 4-го порядка — до 3 см (0,1–0,2 мм), 5-го порядка — до 1 см (0,1 мм).

В местах укоренения надземных побегов корни короче и ветвятся в меньшей степени; длина корней 1-го порядка — до 15 см (диаметр — 1 мм), 2-го порядка — до 3 см (0,2 мм), 3-го порядка — до 1 см (0,1 мм). Молодые корни — розовые, короткие, неветвящиеся.

Земляника мускусная положительно реагирует на разреживание древесно-кустарникового полога, так как при этом более благоприятным для нее становится световой режим, но плохо выносит вытаптывание и поэтому довольно быстро выпадает из состава травяного покрова в случае усиления посещаемости леса отдыхающими.

Fragaria vesca L. — Земляника обыкновенная

Чистый обитатель светлых лесов и лесных полян, где находит для себя достаточно благоприятный световой режим; в условиях значительного затенения встречается реже и притом только вегетирует. Поскольку ценопуляции этого вида обычно состоят из особей как семенного, так и вегетативного происхождения, то соответственно различна и морфоструктура подземных органов. Растения семенного происхождения имеют хорошо развитые корневища, причем нередко можно видеть и сохранившийся главный корень, идущий косо вниз — извилистый, коричневой окраски, усиленно ветвящийся ближе к окончанию. Длина корневища до 10 см, оно бурое, 4—5 мм в диаметре, одетое остатками влагалищ листьев прошлых лет. С возрастом старая часть корневища начинает разрушаться.

В стороны и вниз расходятся многочисленные придаточные корни длиной до 30 см при диаметре у основания до 1 мм. Длина корней 2-го порядка — 10—20 см (диаметр — 0,5 мм), 3-го порядка — до 10 см (0,3 мм), 4-го порядка — 1—2 см (0,1—0,2 мм); в сосняке лещиновом чернично-разнотравном ветвление продолжалось до 5-го порядка включительно (длина — 3—5 мм, диаметр — 0,1 мм), тогда как в сосняке лишайниково-зеленомошном оно закончилось на 3-м порядке. На тонких корнях, ближе к их окончаниям, нередко заметны корневые волоски. Кивенхеймо (Kivenheimo, 1947) говорит о двух типах придаточных корней у земляники: тонких, желтых и более толстых, желто-коричневых; по его наблюдениям длина корней может превышать 40 см, а ветвление — продолжаться до 6-го порядка включительно. Глубина проникновения корней обычно не превышает 20 см.

Особь, сформировавшаяся в местах укоренения ползучих столонообразных побегов, имеют укороченные ортотропные корневища с пучками придаточных корней.

Hieracium pilosella L. — Ястребинка волосистая

Частый обитатель лужаек и опушек сосняков лишайниковых и зеленомошных; встречается и под пологом леса, но в этих случаях не образует почти сплошного ковра, как на открытых местах, а растет рыхлыми латками. Интенсивно размножается и расселяется вегетативным путем. Материнская особь дает несколько плагиотропных надземных побегов длиной до 10 см, укореняющихся в узлах и формирующих розетки листьев. Осенью столонообразные побеги начинают отмирать, и связь между материнским и дочерними особями прекращается (рис. 65).

Придаточные корни отходят пучками, преимущественно от оснований надземных побегов и направлены в стороны и наклонно вниз. Они светлые, прямые, длиной 5—20 см при диаметре до 1 мм в базальной части. Длина корней 2-го порядка — до 5 см (диаметр 0,2—0,3 мм), 3-го порядка — до 2 см (0,1—0,2 мм), 4-го порядка — до 5 мм (0,1 мм). На тонких корнях много белых волосков. Ветвление придаточных корней усиливается ближе к окончаниям и особенно интенсивно у корней, находящихся в подстилке. Розеточная форма побегов ястребинки волосистой повышает антрополевантность этого вида, делая его менее чувствительным к вытаптыванию.

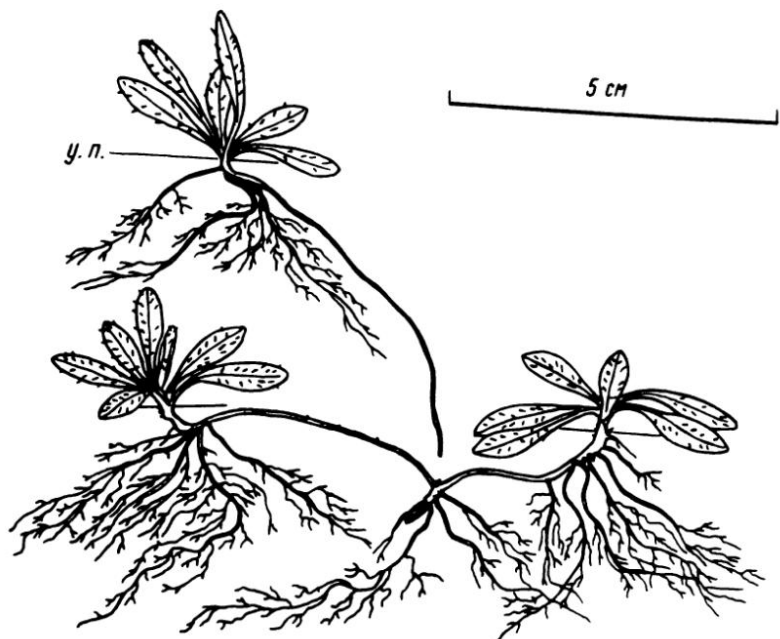


Рис. 65. Ястребинка волосистая в разреженных сосновых культурах

По наблюдениям Линкола и Тирикка (Linkola, Tiirikka, 1936), в условиях луга с кошачьей лапкой длина корней ястребинки волосистой составляет 15–33 см, а максимальная глубина проникновения в почву – 28 см. Ширина корневой системы особи составляет около 40 см. На белоусовом лугу длина корней первого порядка колебалась в пределах 9–21 см при глубине проникновения 1–11 см; ширина корневой системы составляла 30–35 см. На манжетковом лугу эти показатели составляли соответственно 9–25, 3–16 и 35–40 см.

Prunella vulgaris L. – Черноголовка обыкновенная

Часто встречается в разреженных лесах, преимущественно лиственных. Надземные побеги укореняются в узлах 2–4 корнями, размещающимися в подстилке и в верхнем слое почвы. На следующий год участки побегов разрушаются, и растения становятся автономными, происходит интенсивное вегетативное размножение и расселение вида по площади. Укоренившиеся особи имеют короткие (1–2 см) корневища – косые и ветвящиеся. Длина придаточных корней – до 25 см, диаметр у основания – до 1 мм. Корни интенсивно ветвятся (рис. 66). Длина корней 2-го порядка – 1–3 см (диаметр – 0,2 мм), 3-го порядка – 3–8 мм (0,1–0,2 мм), 4-го – 1–3 мм (0,1 мм). Есть малочисленные корневые волоски. Такой же характер ветвления показан и в работе Кивенхеймо (Kivenheimo, 1947), проводившего исследования в кислично-черничном и папоротниковом типах леса.

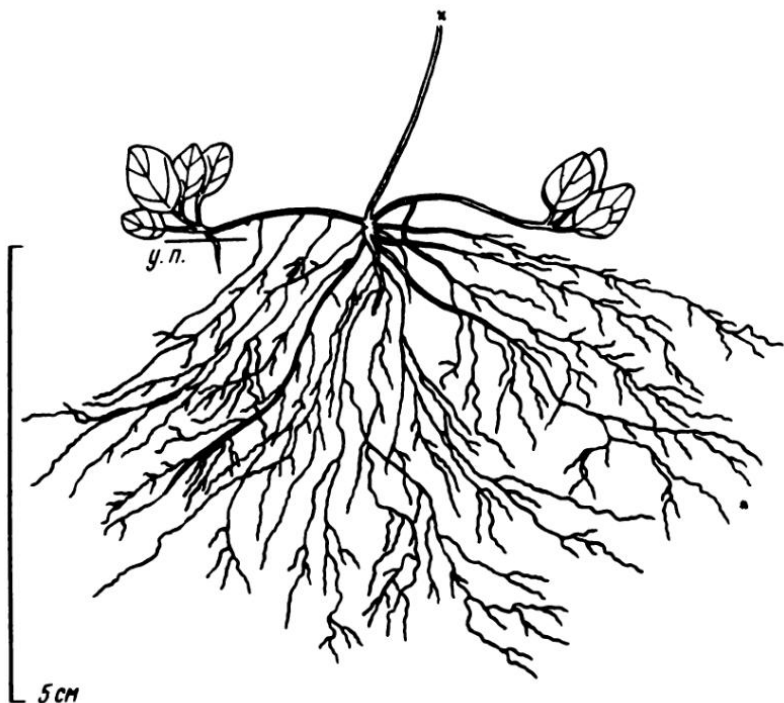


Рис. 66. Черноголовка обыкновенная в березняке разнотравном

В.Н. Голубев (1961) определяет этот вид как типичное короткоползучее растение, отмечая, что столоны образуются уже на первом году жизни растения.

Ranunculus repens L. — Лютик ползучий

Обычное растение влажных и сырых светлых лесов. Онтогенез этого вида изучен Л.А. Жуковой и В. Макаровой (1983). Уже у иматурных особей главный корень теряется среди нескольких придаточных корней, заметно превышающих его по длине. Со временем из нижней части главного побега формируется короткое (1–2 см) ортотропное корневище с пучком из нескольких десятков придаточных корней. Длина корней 1-го порядка — до 30 см, диаметр 1–2 мм. Корни белые, прочные, слегка извилистые, на всем протяжении почти равномерно оветвленные; втягивая основание надземного побега в почву, способствуют образованию корневища. Длина корней 2-го порядка — до 10 см (диаметр — 0,3–0,4 мм), 3-го порядка — до 5 см (0,2–0,3 мм). Молодые корни выделяются яркой белой окраской и почти не ветвятся. Сходные данные приводит Кивенхеймо (Kivenheimo, 1947), отмечая, однако, несколько большую максимальную длину корней — до 50 см. Голубев наблюдал проникновение корней лютика ползучего на глубину до 30 см при ширине простираения корневой системы до 70 см.

В благоприятных условиях из пазух розеточных листьев выходят столонообразные побеги, укореняющиеся в узлах и дающие начало дочерним особям; соединительные участки побегов быстро отмирают (Голубев,

1961; Барыкина, Пустовойтова, 1973). Т.И. Серебрякова (1981) указывает, что могут формироваться как стolonно-полурозеточные, так и полнотетивному размножению помогает лютика ползучему расселяться по площади, умножая численность популяции и усиливая ее устойчивость.

Rubus saxatilis L. – Костяника

Часто встречается в хвойных и лиственных лесах разных типов, что свидетельствует о широкой эколого-фитоценотической амплитуде этого вида. В процессе онтогенеза костяники И.В. Иванова (1967) выделяет следующие фазы, отличные друг от друга рядом показателей, в том числе и характером подземных органов.

1. Фаза проростка. Хорошо развит главный корень, растущий вертикально вниз и ветвящийся до 3-го порядка; придаточные корни появляются не сразу.

2. Фаза моноподиального нарастания главной оси. Образуется первичное корневище по эпигеогенному типу (Серебряков, Серебрякова, 1965), растут придаточные корни.

3. Фаза симподиального нарастания главной оси. Сохраняется главный корень, продолжают увеличиваться число придаточных корней и их размеры.

4. Фаза клона. Начинается с момента укоренения плагиотропного побега и начала роста дочерних особей вегетативного происхождения.

Наблюдая костянику в самых различных типах леса, мы отмечали одни и те же основные черты морфоструктуры системы подземных органов. Короткое (2–10 см), деревянистое, изогнутое корневище направлено косо вниз, его диаметр 3–5 мм, окраска темно-коричневая. На корневище долгое время сохраняются пеньки – остатки ортотропных побегов предыдущих лет (рис. 67). У растений семенного происхождения сохраняется главный корень; у растений, образовавшихся вегетативным путем, есть только придаточные корни. Корневище нарастает за счет базальных частей надземных побегов.

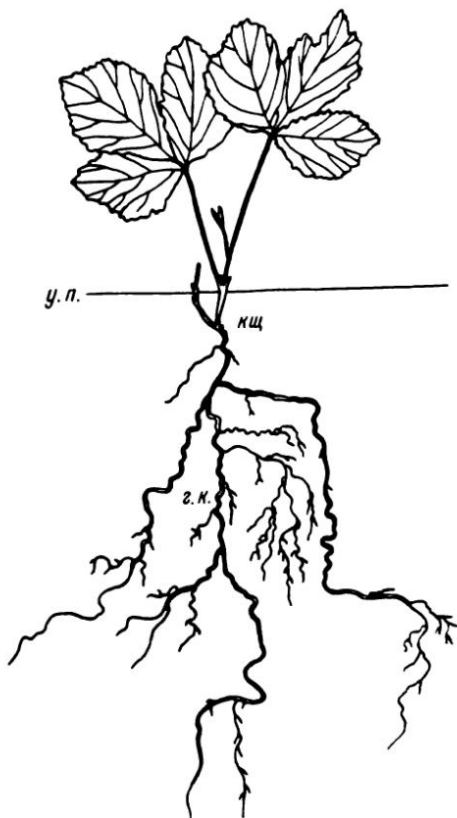


Рис. 67. Костяника в сосняке с дубом костянично-разнотравном

Наиболее крупные корни имеют в длину до 60–75 см при диаметре 1,5–2 мм. На относительно сухих и бедных песчаных почвах (сосняк редкотравно-зеленомошный) глубина корневой системы достигает 50–60 см, на богатых и влажных супесях (сосняк лещиновый чернично-разнотравный) – 15–20 см. Корни темно-коричневые, извилистые, многократно ветвятся, очень прочные (деревянистые). Длина корней 2-го порядка – до 25 см (диаметр – 0,3 мм), 3-го порядка – до 10 см (0,2 мм), 4-го порядка – до 4 см (0,1–0,2 мм), 5-го порядка – до 5 мм (0,1 мм). На тонких корнях есть волоски.

Иные цифры называет В.Н. Голубев (1956б): по его данным, сформировавшиеся в течение первых 2–5 лет жизни придаточные корни затем функционируют на протяжении всей жизни растения, достигая в длину 2–3 м и выполняя запасочные функции, являясьместилищем запасных веществ. Это исключает необходимость формирования новых придаточных корней на нарастающих отрезках корневища. По мнению того же автора (Голубев, 1956а), контрактильная способность придаточных корней костяники малоинтенсивна.

Наличие более или менее длинных плагиотропных побегов, лежащих и укореняющихся в своих верхушках, позволяет отнести костянику к категории надземно-столонных видов (рис. 68). Отрастающие корни размещаются в подстилке и в самом верхнем слое почвы. Вначале эти корни имеют светлую окраску, их длина 5–20 см при диаметре 0,5–1,0 мм; длина корней 2-го порядка – 2–3 см, диаметр – 0,2–0,3 мм. Позднее отдельные участки надземного побега (уса) разрушаются, и дочерние растения становятся самостоятельными. Со временем длина основных придаточных корней

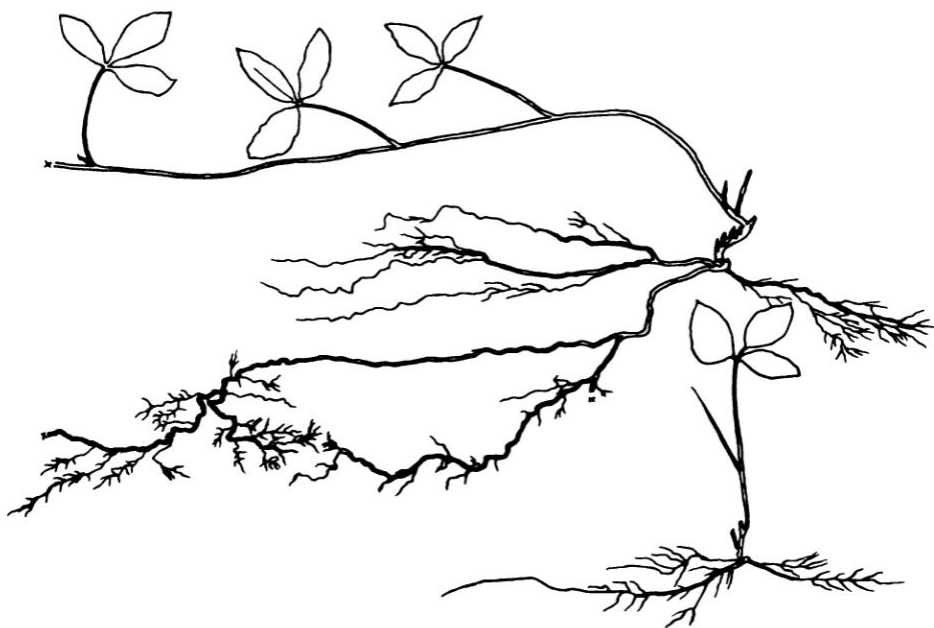


Рис. 68. Костяника в сосняке с липой разнотравном

может увеличиваться до 60–70 см при диаметре у основания 1,5–3,0 мм. Длина корней 2-го порядка – до 10–15 см, диаметр – 0,5 мм; ветвление продолжается до 5-го порядка включительно; в этом отношении особи вегетативного происхождения ничем существенно не отличаются от особей, выросших из семян и прошедших все фазы онтогенеза. Кивенхеймо (Kivenheimo, 1947) наблюдал за характером подземных органов костяники в разных типах леса в Финляндии. Отмечая те же морфоструктурные особенности, он приводит несколько иные цифровые показатели. Так, например, растения костяники в брусничном типе леса имели главный корень длиной до 110 см, а в кислично-черничном типе – 75 см. Корень усиленно ветвится, причем в брусничном типе леса ветвление прослеживалось до 6-го порядка включительно. Столь же интенсивно ветвятся и придаточные корни. Глубина проникновения корней также была значительно большей: 75 см – в брусничном типе, 50 см – в кислично-черничном типе и т.д. Ширина простираения корневой системы составляла 40–60 см, но отдельные придаточные корни имели длину до 2 м.

КЛУБНЕВЫЕ

Corydalis solida (L.) Schwartz – Хохлатка плотная

Нередко обильно встречается в лиственных лесах на богатых и влажных, хорошо дренированных почвах, эфемероид. Онтогенез этого вида изучен О.В. Смирновой и В.А. Черемушкиной (1975). На глубине 5–15 см у взрослых растений имеется шаровидный клубень, диаметр которого 1–2 см. Каждый год происходит смена старого клубня новым, возникающим внутри своего предшественника. Замещающий клубень образует несколько желтовато-бурых тонких корней, отходящих главным образом от базальной части. По нашим наблюдениям в осиннике лещиновом широко-травном их длина – до 5 см, диаметр – до 1 мм. Корни слабо ветвятся. По данным Голубева (1962) в условиях медунично-сочевичниковой дубравы глубина корневой системы хохлатки плотной может достигать 21 см при ширине простираения 25–30 см.

У средневозрастных генеративных растений в пазухах базальных чешуевидных листьев закладываются две почки возобновления, и каждая из них формирует свой клубень, но в течение некоторого времени они остаются под общей оберткой (Трофимов, 1952; Смирнова, Черемушкина, 1975). Постепенно в результате разделения клубней образуется клон, существующий 4–6 лет. Сенильные клоны состоят из большого числа мелких клубней с очень пониженной жизнеспособностью. Таким образом, хотя вегетативное размножение и происходит, оно не имеет существенного значения для укрепления позиций ценопопуляции в ценозе (Смирнова, Черемушкина, 1975).

Gladiolus imbricatus L. – Шпажник черепитчатый

Очень декоративное и поэтому нуждающееся в охране растение, ставшее в Подмосковье редким. Обитает в разреженных березняках и на лесных полянах на относительно богатых и влажных почвах.

Особенности онтогенеза этого вида обстоятельно изучены В.Н. Голубе-

вым (1965а). Уже после формирования первичного листа нижняя часть стебелька проростка начинает превращаться в клубенок; тогда же образуется утолщенный в основании корень, способный к сокращению, в результате которого к концу вегетационного периода клубенок втягивается в почву на 1–2 см. На верхушке клубня закладывается почка возобновления с зачатками низовых и срединных листьев. Весенний рост начинается сразу же после оттаивания почвы. Вещества, накопленные в клубне, быстро переходят в надземные части растения, и клубень (клубнелуковица — по определению В.Н. Голубева) постепенно сморщивается и сдавливается нарастающей сверху дочерней клубнелуковицей. Почка возобновления образуется одновременно с формированием цветоносного побега. На крупных клубнелуковицах помимо верхушечной закладываются и могут начать на следующий год развитие еще и боковые почки, в результате чего вырастают 2–4 надземных побега, в основаниях которых формируется по одной дочерней клубнелуковице.

Вегетативное размножение и расселение осуществляется за счет клубнечек, появляющихся в пазухах низовых листьев побегов. Как отмечает В.Н. Голубев (1956а), ежегодное замещение материнской клубнелуковицы дочерней в направлении сверху вниз приводит к вытеснению деток на поверхность почвы, что способствует распространению их по площади. Обычная глубина залегания клубнелуковиц — 6 см.

В.Н. Голубев относит шпажник черепитчатый к группе растений с базальными клубнями (органом накопления запасных веществ является клубневидно утолщенное основание побега), отделяя эту группу от луковичных растений, где запасные питательные вещества откладываются в листьях подземного побега-луковицы.

Neottianthe cucullata (L.) Schlecht. — Неоттианта клобучковая

Иногда встречается в брусничных и мшистых сосняках на песчаных, хорошо дренированных почвах.

На глубине 3–4 см располагается сочный округлый клубень до 1 см в диаметре, обильно опушенный, светло-серой окраски. На отходящей от него ортотропной части генеративного побега размещается несколько клубеньков меньших размеров, которые на следующий год обособятся и дадут "начало" новым растениям — так происходит вегетативное размножение и очень замедленное вегетативное расселение. От клубня в стороны и вниз отходят тонкие (0,1–0,2 мм) белые корни длиной до 10 см. Наиболее крупные корни ветвятся. Длина корней 2-го порядка — до 1,5 см, 3-го порядка — до 5 мм, диаметр — 0,1 мм.

Неоттианта клобучковая очень чувствительна к вытаптыванию и вследствие хрупкости надземных побегов, и в результате незащищенности системы подземных органов. На посещаемых участках леса этот вид не встречается.

Platanthera bifolia (L.) Rich. — Любка двулистная

Вид, резко сокративший свое обилие в лесах Подмосковья в результате усиленного истребления. Встречается очень редко в различных типах леса — хвойно-широколиственных и лиственных, а также на лесных полянах.

Рис. 69. Любка двулистная в сосняке брусничном (справа – молодое вегетативное растение)

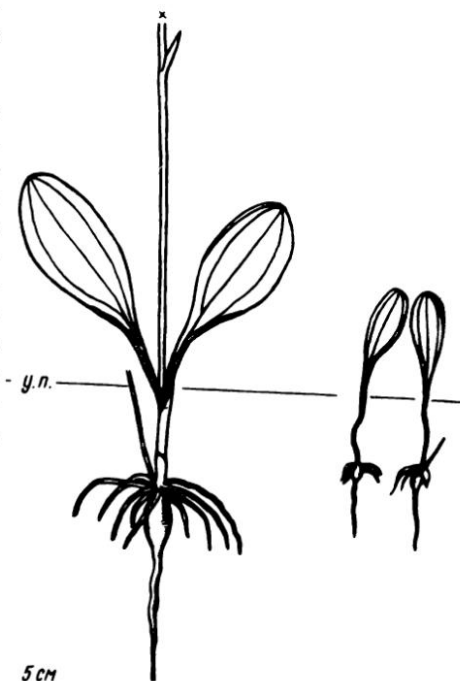
Онтогенез любки кратко описан Н.Г. Царевской (1975). На третьем году жизни происходит образование хорошо выраженного клубенька, который в дальнейшем ежегодно замещается новым клубнем. В период цветения у растения имеются два клубня – прошлогодний, уже в значительной мере потерявший накопленные питательные вещества, и молодой, упругий. Клубень имеет шнуровидное окончание (рис. 69). Окраска клубня светло-серая, его диаметр до 1,5 см. Клубень покрыт короткими волосками, длина которых 1,0–1,5 мм. Большинство авторов, изучавших биоморфологические особенности любки двулистной, считают, что каждый клубень

дает только одну дочернюю особь и что, следовательно, коэффициент вегетативного размножения в данном случае составляет 1:1. Иной точки зрения придерживается Ю.А. Лукс (1970), отмечавший появление наряду с основным запасующим клубнем еще один-два дочерних.

У ювенильных растений имеется только один (реже – два) поглощающих корня, у взрослых вегетативных растений – четыре-пять, у генеративных – шесть-семь (до десяти). Средняя длина поглощающих корней – 3–4 см, глубина укоренения – 8–9 см, ширина простираения корневой системы – 5–6 см.

Sedum telephium L. – Очиток большой, заячья капуста

На открытых полянах в сухих сосняках образует мощные надземные генеративные прямостоящие побеги (высотой до 50 см) с крупными соцветиями. В этих местообитаниях подземные органы имеют ярко выраженную кистекорневую структуру – от короткого (0,5–1 см) корневища близ основания надземных побегов пучком отходят придаточные корни. Они имеют своеобразное строение: основания утолщены в клубни шаровидной или шаровидно-овальной формы. Их длина достигает 10–15 мм, а диаметр в наиболее утолщенной части – 5–8 мм. Затем их диаметр резко сокращается, и далее они тянутся на 30–50 см в горизонтальном направлении, имея в поперечнике 0,2–0,3 мм. Придаточные корни сильно ветвятся, преимущественно ближе к окончаниям; на всем протяжении (кроме клубневидно утолщенной части) покрыты пучками коротеньких (до 1 мм)



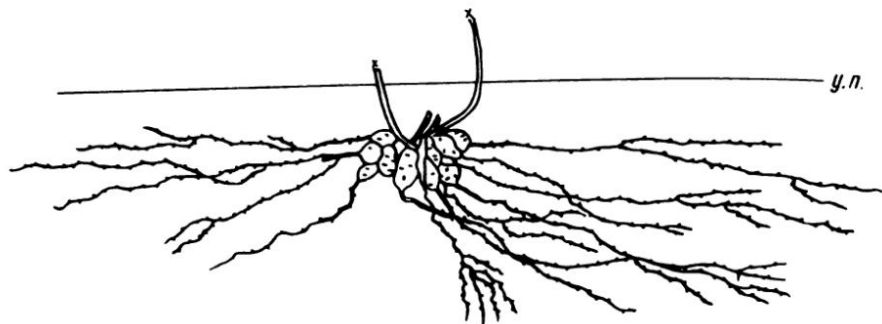


Рис. 70. Очиток большой в разреженных сосновых культурах

корешков (рис. 70). Даже в случае очень мощного развития надземных побегов подземная сфера развита сравнительно менее интенсивно — обычно не более 10–15 клубневидно утолщенных корней.

Под пологом леса, при наличии густого мохового покрова (как в сосняке редкотравно-лишайниково-зеленомошном) картина совершенно меняется: здесь формируется многократно коленчато изогнутое корневище, неоднократно ветвящееся. В результате наблюдается пятнообразное размещение растений. Здесь преобладают лишь вегетирующие побеги с округлыми, нежными, сочными листьями. На корневище по всей длине рассредоточены пучки придаточных корней, основания которых клубневидно утолщены. Наиболее часто пучки придаточных корней приурочены к основаниям надземных побегов. Клубеньки имеют шаровидную или овальную форму, длину до 1,2 мм и диаметр около 0,5–0,7 см. Вслед за клубнем ось придаточного корня имеет диаметр около 1 мм. По всей длине корни оветвлены тонкими (диаметр около 0,3 мм) корешками, причем оветвление усиливается с удалением от оснований корней. Длина придаточных корней, располагающихся преимущественно в горизонтальном направлении, достигает 20–25 см. Корни 2-го порядка имеют длину 1,5–2,0 см (иногда до 3,0 см), их диаметр обычно не превышает 0,2 мм. Корни 3-го порядка имеют длину 0,5 см, диаметр — 0,2 мм.

Нередко на придаточных корнях хорошо различимы пучки боковых корешков, длина которых обычно не превышает 1 мм. Корни, как и клубневидные утолщения, имеют светло-серую окраску.

Корневище нарастает за счет основания отмирающих моноциклических ортотропных надземных побегов. Многочисленные раскопки, однако, показали, что длинные корневища у очитка большого не формируются. Они обычно не превышают в длину 10 см. Старые части корневища отмирают. Отмирают и соединительные части корневищ, в результате чего происходит вегетативное размножение, так как формируются разобщенные самостоятельные особи, успешно продолжающие развитие.

Осоки

КОРОТКОКОРНЕВИЩНЫЕ

Carex digitata L. — Осока пальчатая

Вид с широкой экологической амплитудой, но избегающий как очень сухих, так и очень влажных местообитаний; встречается во многих типах леса (от зеленомошников до сложных) разного породного состава (сосняки, ельники, березняки, осинники). Проростки осоки пальчатой имеют главный корень, очень скоро появляется первый придаточный корень. В последующем питание и влагообеспечение осуществляется исключительно за счет придаточных корней. Очень рано начинает формироваться эпигеенное корневище — первые междоузлия побега в результате контрактильной способности придаточных корней прижимаются к поверхности поч-

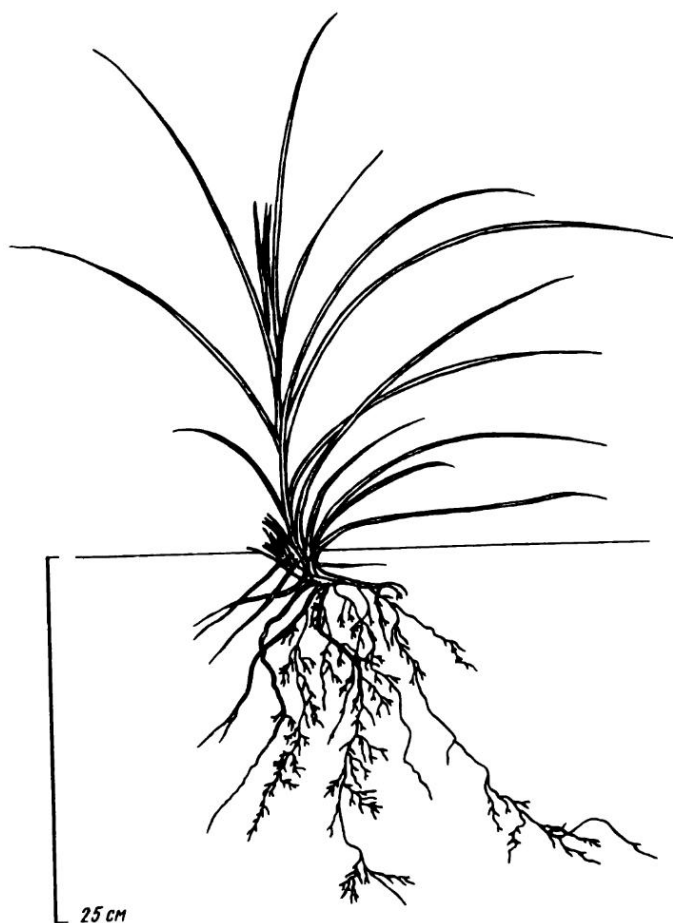


Рис. 71. Осока пальчатая в сосняке с липой разнотравном

вы, а впоследствии засыпаются опадом. Молодые генеративные растения представляют собой отдельные дерновинки (Фомичева, Алексеев, 1980), в "основе" которых находится короткое ветвящееся корневище с пеннеликами — остатками генеративных побегов прошлых лет и остатками влагалки отмерших листьев. Корневище тонкое (2—3 мм), изогнутое (рис. 71). У средневозрастных генеративных особей наиболее старые участки корневищ разрушаются, в результате чего дерновина распадается на несколько партикул, близко расположенных друг от друга — образуется клон. С увеличением возраста процессы отмирания и разрушения протекают все более интенсивно, но омоложения особей при этом, как правило, не происходит — размеры партикул уменьшаются, сокращается число побегов в них, уменьшается окоренение. Для сенильных растений характерны одиночные партикулы с 1—2 слабыми побегами (Фомичева, Алексеев, 1980). Таким образом, есть основания говорить о вегетативном размножении осоки пальчатой, но вегетативного расселения при этом практически не происходит; мы в течение четырех лет наблюдали на экспериментальных площадках за одними и теми же клонами, и они, по существу, занимали одну и ту же площадь.

В стороны и вниз от корневища отходят тонкие коричневые извилистые придаточные корни, достигающие в глубину 20—40 см при ширине простирания 70—80 см. Длина — 25—30 см, на всем протяжении они оветвлены, причем ближе к окончаниям ветвление усиливается. Длина корней 2-го порядка — до 5 см, 3-го — до 2 см, 4-го — 2—4 мм. Диаметр уменьшается от 1 мм до 0,1—0,2 мм. Молодые корни имеют желтую (почти лимонную) окраску и больший (до 1 мм) диаметр. В ряде типов леса у осоки пальчатой ветвление корней продолжается только до 3-го порядка и даже (в ельнике волосистоосоковом) до 2-го.

Осока пальчатая не выносит уплотнения почвы и в случае повышенных рекреационных нагрузок выпадает из состава травяного покрова в ближайшие годы.

Carex ericetorum Poll. — Осока верещатниковая

Нередкий обитатель сухих, светлых боров (от лишайниково-зеленомошных до брусничных) на песчаных почвах; изредка встречается в сосняках черничных. Взрослые особи представляют собой распластанные рыхлые дерновины, центробежно разрастающиеся от материнского растения (Алексеев, Вахрамеева, 1980а). Многократно ветвящиеся корневища располагаются на глубине нескольких сантиметров. Покрываются коричнево-бурыми чешуями, имеют в диаметре 2—3 мм. Со временем отдельные участки корневищ отмирают, и все новые части растения становятся самостоятельно существующими партикулами.

В стороны и вниз отходят многочисленные придаточные корни — очень прочные, извилистые, светло-коричневые, с беловатыми окончаниями. (рис. 72). Длина корней достигает 1 м при диаметре у основания 0,5—1 мм. Глубина проникновения корней в редкотравно-зеленомошных и лишайниково-зеленомошных сосняках составляет 60—75 см, ширина простирания корневой системы — до 1 м. По всей длине корни оветвлены. Длина корней 2-го порядка — 1—5 см (диаметр — 0,2—0,3 мм), 3-го порядка — 5—10 мм

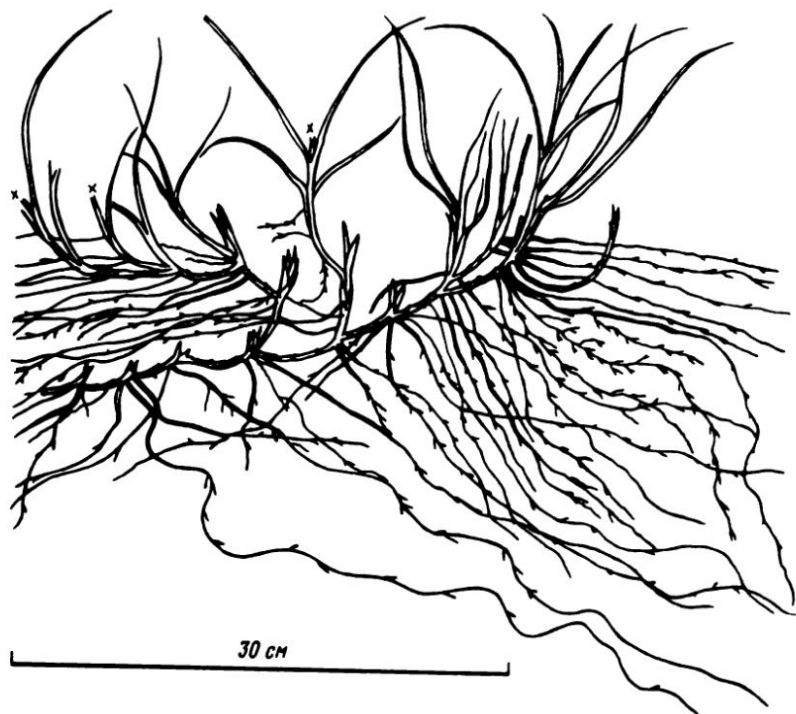


Рис. 72. Осока верещатниковая в сосняке редкотравно-зеленомошном

(0,1 мм), 4-го порядка — 1–2 мм (0,1 мм). Если придаточный корень 1-го порядка оказывается поврежденным, то его как бы заменяет один из корней 2-го порядка, длина которого увеличивается до 40–50 см.

Carex pallescens L. — Осока бледноватая

Изредка встречается в черничных и сложных сосняках на открытых участках, чаще — вдоль тропинок и лесных дорог. Рыхладерновинный многолетник (Новиков, Вахрамеева, 1980).

Относительно короткое корневище (3–5 см), одетое коричневатыми чешуевидными листочками, лежит на глубине 1–3 см. От основания надземных побегов отходят 10–15 придаточных корней длиной 10–25 см, идущих на глубину 10–15 см. Корни слегка извилистые, светло-коричневые; по всей длине оветвлены тонкими корнями 2-го порядка, имеющими обычно в длину 0,5–1,0 см (реже — 1,5–2 см). Помимо их можно наблюдать корни 3-го и 4-го порядка. Молодые придаточные корни имеют желтоватую окраску. На корнях — короткие корневые волоски. По наблюдениям В.Н. Голубева (1962), в ценозах душистоколоскового луга корни осоки бледноватой уходят на глубину около 30 см, ширина простираения корней — 70 см.

Кивенхеймо (Kivenheimo, 1947) этот вид изучал в папоротниковом типе леса. У раскопанных особей длина корневища составляла 1,5–2,0 см,

диаметр — 2–3 мм, глубина залегания — 2 см. Длина придаточных корней менялась в пределах 13–46 см, глубина проникновения — 9–30 см. Горизонтальные размеры корневой системы — 40–46 см. Длина корней 2-го порядка — 1–8 см, 3-го — 0,1–1,5 см, 4-го — 0,5–5 мм (последние довольно малочисленны).

Близкие величины глубины проникновения корней приводят Линкола и Тирикка (Linkola, Tiirikka, 1936): на белоусовом лугу — 15–33 см, на манжетковом лугу — 17–21 см, на лугу с преобладанием кошачьей лапки — 13–20 см.

Л. Кучера и Е. Лихтенеггер (Kutschera, Lichtenegger, 1982) изучали этот вид на субальпийских лугах в Германии, на высоте 1640 м над уровнем моря. Длина корневища осоки бледноватой в этих условиях — 1–3 см, диаметр — 1–3 мм, глубина проникновения корней в почву — 77 см. Длина корней 1-го порядка более 70 см, диаметр — 0,6–0,9 мм. Корни ветвятся до 3-го порядка, несут корневые волоски длиной до 1,1 мм.

Carex silvatica Huds. — Осока лесная

Изредка встречается в тенистых широколиственных и хвойно-широколиственных лесах на почвах, богатых элементами питания и достаточно увлажненных в течение всего вегетационного периода при одновременной хорошей дренированности. О.В. Смирнова (1980б) характеризует этот вид как поликарпическое рыхлодерновинное растение. Корневище укороченное (обычно не более 10 см длины), около 2,5 мм в диаметре; одето буровато-серыми волокнами, образовавшимися в результате распада чешуевидных листьев. Побеговая система состоит из базальных участков монокарпических побегов, образующих эпиогенное симподиальное корневище. С возрастом делится на отдельные партикулы, но этот процесс обычно начинается уже в конце генеративного периода и фактически не представляет собой активного вегетативного размножения, поскольку обособляются в основном сенильные особи с очень небольшим числом надземных побегов и с минимальным количеством придаточных корней. У растений хорошего жизненного состояния может быть несколько десятков придаточных корней — светло-окрашенных, слегка извилистых, длиной до 50 см при диаметре до 1 мм; длина корней 2-го порядка обычно не превышает 3 см, а их диаметр — 0,1–0,2 мм, длина корней 3-го порядка — 2–5 мм. Основная масса корней размещается в верхних 20 см.

Осока лесная принадлежит к числу видов, устойчивость которых к реакционным нагрузкам минимальна.

СРЕДНЕКОРНЕВИЩНЫЕ

Carex pediformis С.А.М. — Осока стоповидная

Нечасто встречается в лесах разных типов, преимущественно на хорошо дренированных, рыхлых песчаных почвах. Система ветвящихся корневищ располагается на глубине 3–7 см. Подземные побеги одеты остатками влагалищ листьев прошлых лет. Длина корневища может достигать нескольких десятков сантиметров при диаметре 2 мм. Корневище нарастает за счет надземных побегов, которые прижимаются развивающимися на них

придаточными корнями к поверхности почвы, а затем засыпаются опадом. Спустя несколько лет корневища в наиболее старых участках перегнивают, и ранее целостная особь превращается в клон, состоящий из нескольких партикул. Таким образом происходит вегетативное размножение и постепенное расселение вида по площади. По нашим наблюдениям, подземный побег живет около 3 лет.

От узлов на корневище в стороны и вниз отходят многочисленные придаточные корни — тонкие, слегка извилистые, темно-коричневые, по всей длине ответвленные. Длина корней 1-го порядка — 20–30 см (диаметр 0,2–0,3 мм), 2-го порядка — 2–4 см (0,1 мм), 3-го — 5–10 мм (0,1 мм). Иногда (сосняк с дубом лещиновый чернично-разнотравный) мы отмечали и корни 4-го порядка длиной 2–4 мм (0,1 мм). Основная масса корней не углубляется более 15–20 см.

Осока стоповидная способна выносить вытаптывание средней интенсивности — до тех пор, пока не произошло значительного уплотнения верхних горизонтов почвы.

ДЛИННОКОРНЕВИЩНЫЕ

Carex hirta L. — Осока коротковолосистая

Вид с широкой экологической амплитудой. Ю.Е. Алексеев и М.Г. Храмеева (1980б) относят осоку коротковолосистую к группе мезогигрофитов, исходя из ее частой приуроченности к участкам с близко залегающими грунтовыми водами. Однако нам неоднократно приходилось встречать растения этого вида на песчаных почвах, сформировавшихся на мощных древнеаллювиальных песках с уровнем грунтовых вод на многометровой глубине. Те же авторы характеризуют осоку коротковолосистую как вид, довольно требовательный к свету, безразличный к механическому составу почвы (растет и на песках, и на суглинках), но не к ее богатству, и не обнаруживающий строгой фитоценотической приуроченности.

Это многолетник, развивающий в обычных условиях длинные плагиотропные подземные побеги, диаметр которых — до 2–2,5 мм. Побеги ветвятся, со временем связь между материнским и дочерними кустами нарушается, формируется клон. Таким образом осуществляются вегетативное размножение и расселение осоки коротковолосистой по площади. В зоне кушения надземных побегов, а также в узлах корневищ развиваются корни, имеющие 0,5–1,5 мм в диаметре и до 110 см в длину. На них есть боковые корни 2-го и 3-го порядков. Близкие цифры называет В.Н. Голубев (1962), наблюдавший осоку коротковолосистую на лугу. Корневища желтовато-коричневые, с остатками чешуевидных листьев.

В условиях сильного задернения и уплотнения верхних горизонтов почвы (сосняк злаковый) годичный прирост корневища составляет всего лишь несколько сантиметров (значительно уменьшается и высота надземных побегов). Длина корней 1-го порядка обычно не превышает 10–15 см; длина корней 2-го порядка — до 4 см (диаметр 0,4 мм), 3-го — до 1 см (0,2 мм) и 4-го — 2–4 мм (0,1 мм). Упругость надземных побегов и мощная корневая система позволяют осоке коротковолосистой выносить умеренное, но не интенсивное вытаптывание.

Carex pilosa Scop. – Осока волосистая

Частый обитатель лесных сообществ разных типов, формирующихся на богатых и достаточно влажных почвах; в лиственных и хвойно-широколиственных лесах часто выступает в качестве доминанта травяного покрова. О.В. Смирнова (1980а) определяет осоку волосистую как многолетнее травянистое поликарпическое корневищно-рыхлокустовое растение с ползучим корневищем. Побеговая система растения состоит из участков гипогейных плагиотропных корневищ, несущих чешуевидные листья, и эпиогейных симподиальных корневищ, образованных базальными участками розеточных вегетативных побегов. У всходов есть главный корень, но уже на второй год он отмирает, и корневая система состоит только из придаточных корней. У иматурных растений появляются побеги, длина которых вначале находится в пределах 5–10 см, а позднее – 25–30(45) см. Взрослое виргинильное растение представляет собой куртину, состоящую из первичного куста и нескольких парциальных кустов, соединенных гипогейными корневищами. Обычно с началом цветения, которое наступает на 5–6-й год жизни, куртина разрушается, распадаясь на парциальные кусты – таким образом происходит вегетативное размножение осоки волосистой и заселение территории.

От оснований надземных побегов и от узлов на корневище отходят придаточные корни; в первом случае они и многочисленнее, и длиннее – 20–25 (50) см, во втором они обычно малочисленны и редко превышают 10 см. Длина корней 2-го порядка – 5–6 см (диаметр – 0,3–0,4 мм), 3-го порядка – до 2 см (0,2 мм); иногда есть и корни 4-го порядка длиной 2–5 мм (0,1 мм). Корневища имеют желтовато-коричневую окраску, корни – светлую.

Осока волосистая не переносит интенсивного вытаптывания вследствие повреждения надземных побегов и выпадает из яруса.

Carex vaginata Tausch. – Осока влагалищная

Растет в лесах, сформировавшихся на влажных почвах, и относительно малотребовательна к богатству почв элементами питания. Система многократно ветвящихся корневищ располагается в нижнем горизонте подстилки. Длина отдельных подземных побегов – 2,5–16,6 см (Новиков, Вахрамеева, 1980б), диаметр – 1 мм. Общая протяженность корневищной системы – несколько десятков сантиметров. Корневище прочное, коричневой окраски. Отчетливо видны узлы, от которых отходят многочисленные придаточные корни длиной 15–40 см при диаметре у основания 0,5–1,0 мм (рис. 73). В сосняке с дубом косянично-разнотравном, где мы проводили раскопки корневых систем этого вида, глубина проникновения корней обычно не превышала 15 см, причем основная масса корней размещалась в нижнем горизонте подстилки и в приповерхностном слое почвы. Корни светло-желтые, прочные, извилистые, на всем протяжении ветвящиеся (ветвление усиливается ближе к окончаниям). Длина корней 2-го порядка – до 5 см (диаметр – 0,2–0,3 мм), 3-го порядка – до 3 см (0,1–0,2 мм), 4-го – 2–4 мм (0,1 мм). Корни, особенно молодые, могут иметь густое опушение.

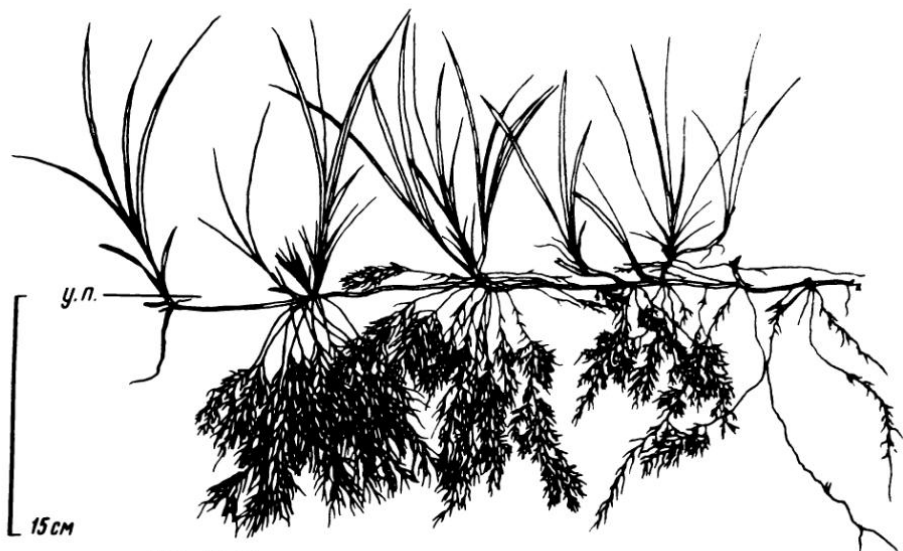


Рис. 73. Осока влагалитная в сосняке разнотравно-черничном

По нашим наблюдениям, продолжительность жизни гипогеегенных плагиотропных корневищ составляет 3–6 лет, после чего они разрушаются, и связь между отдельными парциальными кустами прекращается. Как и осока волосистая, осока влагалитная способна к интенсивному вегетативному размножению и расселению под пологом леса.

Злаки

РЫХЛОКУСТОВЫЕ

Alopecurus pratensis L. – Лисохвост луговой

Луговой вид, заходящий в светлые разреженные леса. Онтогенез вида изучен В.Н. Егоровой (1980). Главный корень имеется только у проростков, у ювенильных растений – придаточные корни. На имматурной стадии формируются небольшие дерновинки, размеры которых в дальнейшем увеличиваются, пока не начнется процесс партикуляции. У старых генеративных растений отмершие участки составляют 3/4 дерновины.

В.Н. Голубев (1962) отнес этот вид к группе кистекорневых дерновинных рыхлокустовых универсальных растений, Т.И. Серебрякова (1971) – к корневищно-рыхлокустовым (следуя А.М. Дмитриеву, 1948). Растения этой группы имеют узел кущения, расположенный ниже поверхности почвы, и много коротких корневищ. Многочисленные придаточные корни в лесу располагаются в верхних 10–20 см, на лугу достигают 45 см; диаметр корней у основания – 0,6–0,8 мм. Соответственно меняется и ширина простираения корневой системы: в лесу – 20–30 см, на лугу – до 80 см.

Часто встречается в березняках и осинниках, а также в некоторых типах сосняков, успешно вынося вытаптывание и приобретая в отдельных случаях значение доминанта (например, в сосняке душистokolосковом). По мнению Е.П. Матвеевой (1971), усиленное разрастание этого вида на лугах свидетельствует о бедности почвы гумусом и основаниями, о повышенной кислотности и недостаточной азириванности.

Надземные побеги формируются на коротком корневище, располагающемся на глубине 1–2 см; диаметр 1–2 мм. Корневище ветвится, и связь между отдельными частями особи со временем нарушается, но образующийся клон остается относительно компактным (рис. 74).

Большинством авторов подчеркивается преимущественно поверхностный характер корневой системы душистого колоска. По наблюдениям Линкола и Тирикка (Linkola, Tiirikka, 1936), на лугу с преобладанием кощачьей лапки по меньшей мере половина корней (в целом их насчитывается несколько десятков) направлена горизонтально и не углубляется более 2 см. Еще более четко эта особенность корневой системы душистого колоска выражена в условиях белоусового луга, где лишь немногие корни уходят на глубину 6–8 см. По данным тех же авторов, на манжетковом лугу основная масса корней душистого колоска размещается близ самой поверхности почвы и только отдельные корни достигают глубины 5 см. По данным Кивенхеймо (Kivenheimo, 1947), под пологом леса значительная часть корней душистого колоска также направлена горизонтально, но "глубинные" корни углублялись на 20–30 см. В сосняке редкотравно-зеленомошном (наши наблюдения) основная масса корней находится в нижнем слое подстилки и в самом верхнем слое минеральной толщи почвы. Голубев (1962), проводивший раскопки на лесных полянах со злаково-разнотравной растительностью, называет значительно большую глубину – 25–35 см. Таким образом, данные различны.

Более однозначны сведения относительно длины корней; в лесу, как правило, она не превышает 30–40 см, но на открытых местах может достигать 1 м (Kutschera, Lichtenegger, 1982). Корни светлые (почти белые), тонкие (диаметр 0,2–0,4 мм), оветвленные. Длина довольно многочислен-



Рис. 74. Душистый колосок в березняке разнотравном

ных корней 2-го порядка — 0,5–3,0 см, диаметр — 0,1–0,2 мм. Значительно реже встречаются корни 3-го порядка, длина которых — 1–3 мм, а диаметр — 0,1 мм. Часть корней имеет обильное опушение. Согласно измерениям, которые были проведены Кивенхеймо, длина корневых волосков — 0,3–1,5 мм, толщина — 8–17 мкм.

Agrostis tenuis Sibth. — Полевица тонкая

Лугово-лесной вид, нередко встречающийся в лесах разных типов на подзолистых умеренно влажных почвах. Онтогенез вида изучен Е.И. Курченко (1980). Система подземных органов отличается большой лабильностью, особенно очевидной при сопоставлении описаний, сделанных в разных типах растительных сообществ. Линкола и Тирикка (Linkola, Tiirikka, 1936) пришли к выводу о том, что на более сухих почвах развивается корневая система глубинного типа, а на свежих — поверхностного типа. Так, например, на лугу с кошачьей лапкой длина корней составляла 25–91 см при глубине проникновения 20–71 см, тогда как на белоусовском и манжетковом лугу длина корней составляла всего лишь 9–28 см и 6–20 см при глубине 2–9 см и 0,5–12 см.

По наблюдениям Е.И. Курченко и А.Г. Вовк (1976), проведенным на тонкополевицевом лугу, растения этого вида образуют небольшие дерновины, продолжительность жизни которых 15–17 лет. У средневозрастных генеративных особей внешне компактные дерновины при выкапывании распадаются на отдельные партикулы (Курченко, 1980). Кивенхеймо (Kivenheimo, 1947) пишет, что подземный побег у полевицы тонкой представлен относительно коротким — 3,5–5 (до 12) см — столоном, располагающимся на глубине 1–2 см, плагиотропным, извилистым, ветвящимся, с заметными междоузлиями длиной 1–2 см. По нашим данным, полученным в нескольких типах сосняков-зеленомошников, полевица тонкая имеет в этих условиях тонкое (1–1,5 мм), короткое, ветвящееся корневище, размещающееся на глубине 2–3 см. Очевидно, следует согласиться с замечанием (Бельков и др., 1974), что полевица тонкая может давать подземные побеги и с длинной, и с короткой плагиотропной частью; в последнем случае формируются довольно плотные дерновины. Длина плагиотропных участков побегов — от 1–3 до 20–30 см. В узлах плагиотропных побегов закладывается по одному низовому листу и по одной пазушной боковой почке, а на нарастающем конце побега формируется терминальная почка с зачатками вегетативной сферы надземных ортотропных побегов будущего года.

В лесных условиях от каждого узла в стороны и вниз отходит по 5–10 придаточных корней — светло-серых, прочных, извилистых. В сосняках зеленомошной группы их длина обычно не превышала 20–30 см при диаметре 0,2–0,4 мм. На открытых местах их длина может достигать 60–65 см при диаметре 0,4–1,0 мм (Kutschera, Lichtenegger, 1982). По всей длине корни оветвлены. Длина корней 2-го порядка — 0,5–3,0 см при диаметре 0,1 мм. Впрочем, если главная ось придаточного корня по какой-либо причине перестает расти, ее функции начинает выполнять один из боковых корней, соответственно удлиняясь и увеличиваясь в диаметре. Значительно реже встречаются корни 3-го и 4-го порядков. Их длина

достигает соответственно 2 см и 0,3 см, диаметр — 0,1 мм. Близкие величины называет Кивенхеймо, проводивший наблюдения в кислотно-черничном и папоротниковом типах леса. Отметив обильное опушение на корнях всех порядков, он указывает размеры корневых волосков: длина — 0,1—1,2 мм, толщина — 6—12 микрон. Кивенхеймо высказал предположение, что в папоротниковом типе леса глубина проникновения корней несколько меньше, но зато несколько больше ширина их простираения в горизонтальном направлении. Свой вывод он не подтверждает статистически, но тенденция к большой изменчивости формы и объема корневой системы у растений этого вида в зависимости от почвенных условий несомненна.

Brachypodium silvaticum (Huds.) P.V. — Коротконожка лесная

Нечасто встречается в широколиственных и мелколиственных лесах на относительно богатых и влажных двучленных (супесчано-суглинистых) почвах.

И.Г. Серебряков и Т.И. Серебрякова (1965) относят коротконожку лесную к группе видов с эпигеогенными, или погружающимися, корневищами: старые базальные укоренившиеся участки надземных побегов лежат, засыпаются подстилкой, а иногда и активно втягиваются в почву. Так образуются многолетние корневища, которые морфологически являются остатками надземных ассимилирующих побегов, а не специализированными подземными побегами; функцию корневищ они приобретают позднее (Серебрякова, 1971). Коротконожка лесная — типичный рыхлокустовой злак, для которого характерны: образование побегов возобновления на некоторой глубине в почве или в подстилке, экстравагантность этих побегов, наличие у них короткой дугообразной корневищной части (Серебрякова, 1971). Э. Бакулина (1972) характеризует этот вид как типичный рыхлокустовой злак с симподиальным корневищем, образуемым укороченными основаниями монокарпических побегов. Корневище сохраняется в течение 7—10 лет. Со временем оно постепенно разрушается, и связь между отдельными побегами теряется, но они по-прежнему продолжают расти очень близко друг от друга. Корни прочные, извилистые, светлые, интенсивно ветвящиеся. По нашим наблюдениям, в осиннике с дубом лещиновом широколиственном ветвление продолжается до 4-го порядка включительно. Длина корней 1-го порядка — несколько десятков сантиметров (диаметр — 1 мм), длина корней 2-го порядка — до 10 см (0,2 мм), 3-го порядка — до 2 см (0,1 мм), 4-го порядка — 3—5 мм (0,1 мм).

Уплотнение почвы, сопровождающее увеличение рекреационных нагрузок, отрицательно сказывается на жизнеспособности коротконожки лесной, и она довольно быстро выпадает из состава травяного покрова.

Calamagrostis arundinacea Roth. — Вейник тростниковидный

Вид с широкими экологической и фитоценотической амплитудами, в отдельных случаях выступающей в качестве субдоминанта; предпочитает достаточно богатые и влажные почвы, особенно интенсивно разрастаясь на более или менее открытых участках леса. Типичный рыхло-

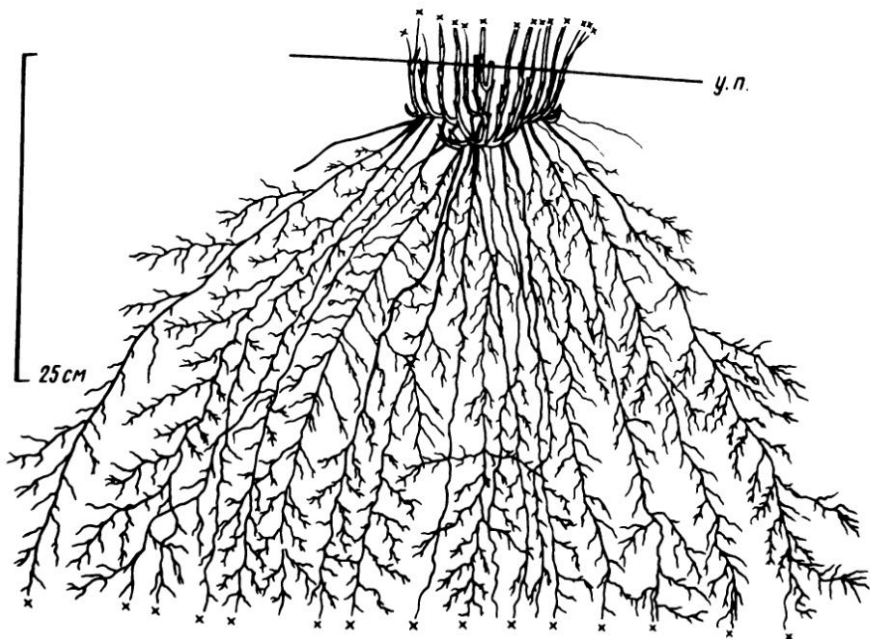


Рис. 75. Вейник тростниковидный в сосняке редкотравно-зеленомошном

кустовой злак (Серебрякова, 1971). При раскопке отдельного куста обнаруживается система многократно ветвящихся корневищ, направленных от центра в стороны (рис. 75). Постепенно старые участки корневищ отмирают, в результате чего обособляется ряд дочерних особей с автономными системами (рис. 76). С возрастом куст становится все более рыхлым и может в благоприятных условиях (отсутствие конкуренции, хорошая освещенность) достигнуть метра в поперечнике. Система подземных побегов постепенно нарастает за счет укоренения и полегания надземных побегов (их базальных участков). В.П. Бельков с соавторами (1974) отмечает, что вейник тростниковидный способен к интенсивному вегетативному побегообразованию и размножению; однако, по нашему мнению слово "интенсивный" тут неприемлемо — с возрастом куст, хотя и несколько увеличивается в размерах, остается фактически на одном и том же месте. Следует согласиться с Г.М. Зозулиным (1959), который указывает, что вейник может только медленно разрастаться; в связи с этим названный автор относит вейник тростниковидный к группе "дерновинных кольцевых".

От подземных побегов в стороны и наклонно вниз идут многочисленные придаточные корни — прочные, извилистые, с диаметром у основания до 1 мм. Длина их может достигать 1 м в сосняках на сухих и бедных почвах, но в лучших лесорастительных условиях основная масса корней размещается в верхних 30 см, причем значительно увеличивается горизонтальное простиранье корневой системы — корни расходятся в стороны на расстояние, в несколько раз превышающее диаметр (Зозулин, 1959; Бельков и др., 1974; личные наблюдения).

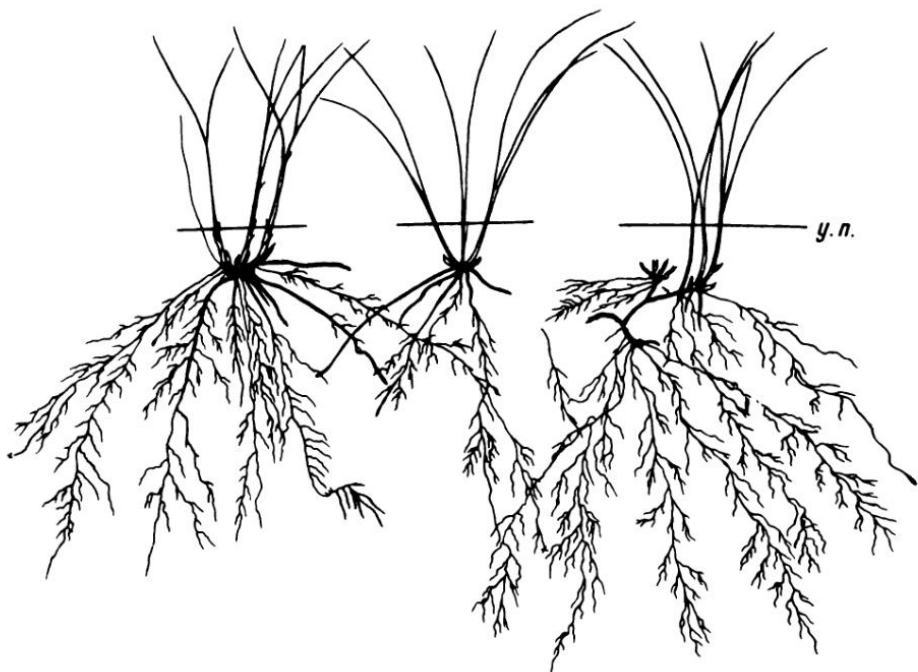


Рис. 76. Вейник тростниковидный (сенильная партикуляция)

На всем протяжении корни оветвлены тонкими (0,1–0,2 мм), относительно короткими (обычно не длиннее 1 см) боковыми корнями. В более сухих типах леса (например, сосняк лишайниково-зеленомошный) ветвление идет более интенсивно – до 5-го порядка включительно. Соответственно увеличиваются размеры корней предыдущих порядков (длина корней 2-го порядка – до 5 см, 3-го – до 2 см, 4-го – до 1 см).

Вейник тростниковидный выживает и на уплотненных почвах; в березняке злаково-разнотравном, подвергающемся интенсивному вытаптыванию, он продолжает расти, не уменьшая встречаемости по сравнению с контрольными участками, но корневая система заметно изменяет свой внешний облик, становясь очень компактной. Основная масса корней располагается в верхних 10–15 см почвы, образуя своего рода густой войлок. Длина корней 1-го порядка в этих условиях уменьшается до 15–25 см при диаметре у основания 0,4–0,5 мм; длина корней 2-го порядка не превышает 7 см (диаметр 0,3 мм), 3-го порядка – до 1,5 см (0,2 мм), 4-го порядка – 2–4 мм (0,1 мм).

На отдельных корнях имеются многочисленные корневые волоски. Обильное опушение характерно для молодых корней, окончания которых заметно утолщены (1,5–2 мм).

Dactylis glomerata L. – Ежа сборная

Многолетний рыхлокустовой злак, обитающий как на лугах, так и в разреженных лесах разных типов, предпочитая достаточно увлажненные почвы. Н.М. Григорьева, И.М. Ермакова, Л.А. Жукова и А.Р. Матвеев

(1980) определяют этот вид как многолетнее поликарпическое рыхлодерновинное растение с вневлагалищным и внутривлагалищным типами возобновления побегов; вегетативные побеги — розеточные, генеративные — полурозеточные полициклические. Процесс изменения морфоструктуры авторами представляется следующим образом.

У проростков есть зародышевый корень и 3–4 неразветвленных придаточных корней. У ювенильных растений зародышевого корня нет, но есть 5–6 придаточных корней с боковыми корнями 2-го порядка. У имма-турных растений число придаточных корней увеличивается до 10–12, а порядок ветвления — до 3-го. Образовавшаяся дерновина постепенно разрастается, и уже у виргинильных растений может трансформироваться в клон, состоящий из двух партикул. Тем более это явление характерно для растений старшего возрастного состояния. С возрастом меняется соотношение молодых и старых придаточных корней, численность последних становится постепенно преобладающей; например, у субсенильных растений преобладают старые придаточные корни, тогда как количество молодых корней очень невелико. У сенильных растений есть лишь мало-численные старые придаточные корни. Процесс возрастной партикуляции усиливается (Егорова, 1972, 1976; личные наблюдения), но образовавшиеся партикулы не удаляются друг от друга. Поэтому можно говорить о вегетативном размножении, но не о вегетативном расселении вида по площади.

У взрослых генеративных растений от системы короткокорневищных побегов, связывающих полурозеточные ортотропные побеги с большим количеством чешуевидных листьев у основания (Серебрякова, 1971), наклонно и вниз отходят многочисленные придаточные корни. Молодые корни имеют светло-серую окраску, снабжены большим количеством хорошо заметных волосков; старые корни — бурые. В осиннике с дубом лециновом широколиственным длина корней 1-го порядка достигала 30–40 см при диаметре 0,3–0,5 мм, 2-го порядка — до 20 см (0,2 мм), 3-го порядка — 1–2 см (0,1 мм).

Ежа сборная способна выносить умеренное выпатывание и довольно долго сохраняется под пологом леса в условиях рекреационного пользования.

Deschampsia flexuosa (L.) Trin. — Луговик извилистый

Нечасто встречается в сосновых лесах, будучи обычно связанным с зеленомошными микрогруппировками. Растения этого вида неоднократно (Артамонова, 1968; Жукова, 1979, 1980б; и др.) служили объектами наблюдений в разных условиях местообитаний, и, видимо, последнее обстоятельство явилось причиной некоторого расхождения взглядов относительно морфоструктуры особей луговика извилистого. И.К. Артамонова (1968), следуя терминологии П.А. Смирнова (1958), определяет жизненную форму этого вида как "истинную дерновину", плотность которой зависит от возраста и экологических условий; с увеличением возраста отдельные междуузлия могут достигать в длину 2–3 см, составляя в совокупности симподиально ветвящееся корневище, имеющее в длину до

10 см. В этих случаях плотная дерновина "разрыхляется", становится возможным вегетативное возобновление.

Л.А. Жукова (1980б), прослеживая изменение особей луговика извилистого в онтогенезе, отмечает, что у проростков имеются зародышевый корень и 2–5 неразветвленных придаточных корней, у ювенильных растений – зародышевый корень и 7–12 придаточных корней, ветвящихся до 2-го порядка, у имматурных растений – 12–18 придаточных корней при обычном отсутствии зародышевого корня; у виргинильных растений корневая система становится относительно мощной, состоит из придаточных корней, ветвящихся до 3-го порядка включительно. В дальнейшем, по мере разрастания дерновины, продолжает увеличиваться не только число побегов, но и численность корней. У средневозрастных генеративных особей, обладающих крупными дерновинами с появляющимися небольшими отмершими участками, наблюдаются ложно-ползучие корневища, образованные 1–2 вытянутыми междоузлиями, вследствие чего особь приобретает рыхлодерновинный облик. Корневую систему образуют многочисленные придаточные корни разного возраста (молодые корни заметно короче). Процесс "разрыхления" усиливается в дальнейшем, длина ложноползучих корневищ может достигать 40 см, а общий диаметр клона увеличивается до 80 см. Удлиненные междоузлия чередуются с зонами кущения (их 4–5). С возрастом убывает количество молодых корней; у субсенильных особей корневая система образована немногочисленными старыми придаточными корнями. Общая продолжительность онтогенеза у луговика извилистого составляет 15–40 лет.

Тот же автор (Жукова, 1979) замечает, что называть образующиеся плагиотропные побеги корневищами можно лишь условно, поскольку они никогда не выполняют запасающей функции. Вместе с тем, это не столоны, поскольку являются многолетними образованиями, но функционально близки к столонам, так как способствуют выносу зон кущения из дерновины, вследствие чего особь разрастается. В условиях сильного затенения (под пологом леса) сокращается число ортотропных побегов, но зато увеличивается численность корневищ-столонов, в результате чего особь постепенно расширяет занимаемую ею площадь.

Условиями произрастания определяется глубина проникновения корней. По наблюдениям Линкола и Тирикка (Linkola, Tiirikka, 1936), на лугу с преобладанием кощачьей лапки луговик извилистый имеет хорошо развитую корневую систему с корнями длиной 45–90 см. Многие корни достигают глубины 50–65 см, ширина простирающейся корневой системы составляет 50 см. На белоусовом лугу длина корней была значительно короче, глубина их проникновения не превышала 25 см при той же ширине простирающейся (50 см). На манжетковом лугу корни углублялись до 17 см, имея длину 10–33 см. Корни ветвятся, особенно ближе к окончаниям, до 4-го порядка включительно.

Луговик извилистый практически не имеет защиты от вытаптывания и довольно быстро выпадает из состава травяного покрова при усилении рекреационных нагрузок.

Festuca gigantea (L.) Vill. — Овсяница гигантская

Нечасто встречается в тенистых хвойно-широколиственных и лиственных лесах на достаточно богатых и влажных почвах. Ветвящееся короткое корневище находится на глубине 3–4 см; длина его 3–5 см, диаметр — 2–3 мм. Формируется за счет базальных частей надземных побегов, которые со временем укореняются и засыпаются опадом, причем корни могут обладать контрактильной способностью и втягивать корневище в почву (эпигеогенные, или погружающиеся, корневища — по И.Г. Серебрякову и Т.И. Серебряковой, 1965).

Растения первого года жизни представляют собой розеточные побеги с сохраняющейся системой главного корня (Серебрякова, 1971). У ювенильных растений (2–3 год жизни) уже есть придаточные корни. Первичное эпигеогенное корневище образуется, когда полегает нижняя часть главного побега. Это явление хорошо выражено у средневозрастных особей, живущих в условиях сильного затенения и хорошего увлажнения. Растение образует клон спустя два года после начала цветения, распадаясь на отдельные парциальные кусты.

Многочисленные придаточные корни у растений, живущих в лесу (сосняк с дубом лещиновый чернично-разнотравный), имеют в длину до 40 см при диаметре 0,5–0,8 мм; светло-серые, слегка извилистые. Длина корней 2-го порядка — до 5 см (диаметр 0,2 мм), 3-го порядка — 2–15 мм (0,1 мм).

Овсяница гигантская не выносит вытаптывания, являясь типично лесным видом. Т.И. Серебрякова (1971) считает ее гретичным реликтом — “выходцем” из тургайских лесов, отличавшихся периодически повышавшейся освещенностью; свидетельством этому является ряд “луговых” признаков, характерных для розеткообразующих побегов.

Melica nutans L. — Перловник поникший

Частый обитатель лесов разных типов с широкой эколого-фитоценотической амплитудой — встречаясь, с одной стороны, в лесных сообществах на богатых и влажных почвах, вполне успешно растет в то же время в сосняках зеленомошной группы вплоть до сосняка лишайниково-зеленомошного. Типично рыхлокустовый вид. Образует корневищно-безрозеточные побеги. Для растений, выросших в тенистом лесу, характерно сочетание рассеянного ветвления и кущения (Серебрякова, 1971). Уже на третий год жизни растение начинает куститься, а система главного корня, характерная для проростка, замещается системой придаточных корней. Средневозрастные генеративные особи обладают удлиненными (до 15 см) эпигеогенными корневищами, образующимися вследствие удлинения междоузлий основания побега, рано полегающих и закрываемых лесной подстилкой. Подземные побеги лежат на глубине 2–3 см. По мере перегнивания наиболее старых участков корневищ происходит партикуляция. Диаметр корневища около 1 мм, окраска соломенно-серая.

Отходящие от оснований надземных побегов придаточные корни отличаются заметной прочностью. Они слегка извилистые, длиной до 70 см и с диаметром в базальной части 0,2–0,3 мм. Почти на всем протяжении ветвятся. Длина корней 2-го порядка — 1–5 см (диаметр — 0,2 мм), 3-го

порядка – 5–15 мм (0,1–0,2 мм), 4-го порядка – 1–3 мм (они встречаются очень редко). Корни всех порядков заметно опущены. Основная масса корней находится в верхнем 10-сантиметровом слое почвы, но часть корней уходит вглубь на 50–60 см. Наблюдения, проведенные нами в нескольких типах сосняков (лишайниково-зеленомошном, редкотравно-зеленомошном, разнотравно-черничном и сосняке с дубом костянично-разнотравном), не выявили существенных различий в морфоструктуре подземных органов перловника поникшего; варьировала в основном только глубина, на которую уходили корни.

Описание подземных органов перловника поникшего мы находим в уже неоднократно цитировавшейся монографии Кивенхеймо (Kivenheimo, 1947). Автор отмечает наличие многократно ветвящихся подземных побегов, расположенных в приповерхностном (1–3 см) слое почвы. Длина междоузлий – 0,5–5 см. Диаметр побегов – около 1 мм, протяженность в сообществах черничного типа – 5 см, в сообществах кислично-черничного типа – 28 см и в сообществах папоротникового типа – 4–13 см. Корни идут преимущественно горизонтально, имея в длину 30–35 см. Те корни, которые уходят вглубь, достигают 25–35 см. Ширина корневой системы составляет 50–60 см. Как и в наших наблюдениях, ветвление продолжается до 4-го порядка включительно, но эти корни встречаются сравнительно редко. Длина корней 2-го порядка – 2–7 см (диаметр – 0,2–0,3 мм), 3-го порядка – 3–5 см (0,1–0,2 мм), 4-го порядка – 2–10 мм. Если оказывается поврежденным корень первого порядка, то тогда удлиняется до 20 см корень 2-го порядка, а ветвление увеличивается до 5-го порядка включительно.

По данным В.Н. Голубева (1962), который определил перловник поникший как переходную форму между рыхлокустовыми и длиннокорневищными биоморфами, глубина проникновения корней составляет 34 см. Корни направлены горизонтально, косо в стороны и дуговидно вниз; они интенсивно ветвятся.

Перловник поникший обладает низкой антропоотолерантностью, будучи практически незащищенным от вытаптывания; с увеличением нагрузок он сравнительно быстро выпадает из состава травяного покрова.

Milium effusum L. – Бор развесистый

Обитает в лесах различного породного состава на богатых и влажных почвах, относительно хорошо дренированных. Лесной рыхлокустовой розеткообразующий злак (Серебрякова, 1971), для которого характерна система многократно ветвящихся подземных побегов, располагающихся на глубине 3–4 см, прочных, соломенного цвета, в узлах укореняющихся. Длина междоузлий – 2–5 см, диаметр побегов – 1 мм. Длина корней 1-го порядка – до 25 см (диаметр – 0,3 мм), 2-го порядка – до 3 см (0,2 мм), 3-го порядка – 1–1,5 см (0,1 мм). Ветвление заметно усиливается у оснований надземных побегов. Хорошо заметно опущение. Молодые корни выделяются меньшей длиной (до 15 см), менее интенсивной оветвленностью и сильным опущением.

Бор развесистый легко выносит вытаптывание и выпадает из состава травяного покрова в случае повышенных рекреационных нагрузок.

Poa nemoralis L. — Мятлик дубравный

Лесной рыхлокустовой злак, встречающийся в различных хвойных, смешанных и лиственных типах леса.

Как и для других представителей этой группы видов, для него характерно образование побегов возобновления на некоторой глубине в почве или подстилке, экстравагантность этих побегов и наличие короткого дугообразного корневища (Серебрякова, 1971).

От корневищ отходят многочисленные нитевидные придаточные корни длиной до 10—15 см, ветвящиеся до 3-го порядка включительно.

ПЛОТНОКУСТОВЫЕ

Deschampsia caespitosa (L.) P.B. — Луговик дернистый

Часто встречается на сырых открытых местах, образуя крупные дерновины и нередко выполняя функции эдификатора; под пологом леса растет маломощными дерновинами. Морфоструктура растений этого вида, в том числе и подземных органов обстоятельно изучена рядом авторов (Персикова, 1959а, 1959б; Жукова, 1961, 1967, 1976, 1980а; Серебрякова, 1971).

Процесс изменений в онтогенезе охарактеризован Л.А. Жуковой (1980). У проростков четко выражен зародышевый корень, есть 2—3 придаточных корня, число которых на последующих возрастных стадиях быстро нарастает по мере увеличения размеров дерновины. У средневозрастных генеративных растений появляются ложноползучие побеги, образуется несколько зон кущения. Мощную корневую систему слагают многочисленные придаточные корни разного возраста, но уже у старых генеративных растений преобладают старые корни. На этой стадии ранее целостная особь трансформируется в клон, состоящий из большого числа партикул. У субсенильных растений молодые придаточные корни встречаются лишь единично, а у сенильных их нет вовсе. Общая продолжительность периода онтогенеза — 25—30 (Персикова, 1959а) — 50—70 лет (Жукова, 1976).

Площадь дерновины в благоприятных условиях может быть значительной, достигая 1 м в поперечнике, но уже на первых стадиях развития в центральной части дерновины побеги начинают отмирать, и она приобретает форму кольца или овала. Образующиеся при распаде дерновины партикулы весьма малоподвижны, и их появление не означает вегетативного расселения луговика дернистого по площади.

В лесу основная масса придаточных корней имеет в длину не более 30 см и размещается главным образом в приповерхностном слое почвы, тогда как на сырых лугах корни могут углубляться до 1 м (Kutschera, Lichtepegger, 1982). По наблюдениям Кивенхеймо (Kivenheimo, 1947), длина приповерхностных корней в кислично-черничном типе леса составляла 5—35 см, в папоротниковом типе — до 110 см, в кислично-майниковом типе — 7—54 см. Длина корней, уходящих в глубину, составляла соответственно 8—71, 18—100 и 22—77 см, причем они достигали 58, 59 и 57 см, т.е. в сущности одного и того же уровня от поверхности. Длина корней 2-го порядка — 2—7 см, 3-го порядка — 0,3—2,5 см. Лишь в отдельных случаях наблюдались очень короткие и немногочисленные корни 4-го порядка. Близкие цифры приводят Линкола и Тирикка (Linkola, Tiirikka,

1936), проводившие наблюдения на белоусовом и манжетковом лугах. По наблюдениям Метсэвайно (Metsävainio, 1931) на почвах с близким уровнем грунтовых вод корни луговика дернистого располагаются на глубине 10–15 см.

Луговик дернистый успешно переносит вытаптывание, чему способствуют многочисленность и защищенность почек возобновления (Галанин, Неугодова, Пушкова, 1979).

Festuca ovina L. – Овсяница овечья

Растет как в сухих сосняках, так и сосново-широколиственных лесах, поселяясь там на открытых, суховатых участках.

Короткое, многократно ветвящееся корневище эпигеогенного типа (Серебряков, Серебрякова, 1965; Серебрякова, 1971). Обычно взрослые растения представляют собой плотные дерновины, в которых насчитывается несколько сот близкосидящих надземных побегов. У растений, живущих в условиях значительного затенения, ежегодно формируется 1–2 вытянутых междоузлия, разделяющие укороченные участки смежных годичных приростов (Серебряков, 1968).

Несколько сот придаточных корней размещается преимущественно в верхних 15–20 см (по наблюдениям в сосняке с дубом лещиновом чернично-разнотравном), но отдельные корни достигают глубины 50–60 см. Они имеют светлую окраску, прочные, извилистые. Длина корней 2-го порядка – до 5 см (чаще – 1–2 см) при диаметре 0,1–0,2 мм, 3-го порядка – до 1 см, 4-го порядка – 2–5 мм. Стареющие дернины распадаются на части.

Овсяницу овечью Т.И. Серебрякова (1971) считает относительно молодым видом, сформировавшимся в условиях растущей континентальности климата, и в силу этого – более ксерофиллизированным и холодостойким по сравнению с более древними исходными видами – теплолюбивыми и мезофильными. Вместе с тем овсяница овечья значительно более устойчива и по отношению к вытаптыванию, поскольку ход эволюции предопределил образование видов с плотнокустовыми дерновинными формами.

Koeleria glauca L. – Тонконог сизый

Частый обитатель лишайниковых и лишайниково-зеленомошных сосняков, но оптимальные условия для своего развития этот вид находит среди негустых сосновых культур, тогда как под пологом леса чаще только вегетирует. Надземные побеги сидят на коротком корневище, образуя плотную дернину, которая остается столь же компактной, когда корневище начинает с возрастом разрушаться и ранее целостная особь распадается на несколько самостоятельно существующих частей.

От корневища в стороны и вниз пучком расходятся придаточные корни – прочные, извилистые, соломенного цвета. Максимальная глубина их проникновения в сосняке вейниковом редкотравно-зеленомошном составляет 40–50 см. Большая часть корней густо опушена; на волоски налипают песчинки, образуя чехлики. По всей длине корни ответвлены. Длина корней 2-го порядка – до 6–7 см (диаметр – 0,2 мм), длина корней 3-го порядка – 2–5 мм (0,1 мм).

Molinia coerulea (L.) Moench. – Молиния голубая

Обладая широким экологическим диапазоном, обитает в лесах разных типов – от сосняка редкотравно-зеленомошного на мощных песчаных почвах до сосняков черничных с близким залеганием водоупорного слоя.

Короткое (длиной до 10 см) корневище располагается на глубине 3–5 см. С возрастом начинает ветвиться – подземные плагиотропные побеги расходятся под острым углом друг к другу и по мере перегнивания старых участков корневища теряют связь. Надземные побеги отходят от молодой части корневища, основания побегов представляют собой клубневидные утолщения, где накапливается гемицеллюлоза (Серебряков, 1952). В следующую весну накопленные вещества служат для формирования новых побегов.

В стороны и вниз от корневища расходятся многочисленные придаточные корни – очень прочные, извилистые, светло-желтые (рис. 77). Старые корни имеют темную окраску. На песчаных, хорошо дренированных почвах длина корней достигает 1 м при диаметре у основания 2–3 (до 4) мм. В этих условиях корневая система достигает глубины 50–60 см при ширине простираения до 1 м. На почвах с относительно близким уровнем грунтовых вод и постоянно высокой влажностью основная масса корней располагается в верхних 25 см. На открытых участках длина корней может превышать 160 см (Kutschera, Lichtenegger, 1982). Длина корней 2-го порядка – до 10 см, диаметр – 0,2–0,5 мм, 3-го порядка – 0,5–2 см при диаметре 0,1–0,2 мм, 4-го порядка – 2–4 мм при диаметре 0,1 мм. Ветвление усиливается при приближении к окончаниям корней. Сосущие корни заметно утолщены. В условиях большей влажности ветвление корней обычно заканчивается на третьем порядке. Хорошо заметно опушение, длина волосков 0,4 мм.

Достаточная жесткость надземных побегов, защищенность почек возобновления и мощная корневая система позволяют молинии успешно вы-

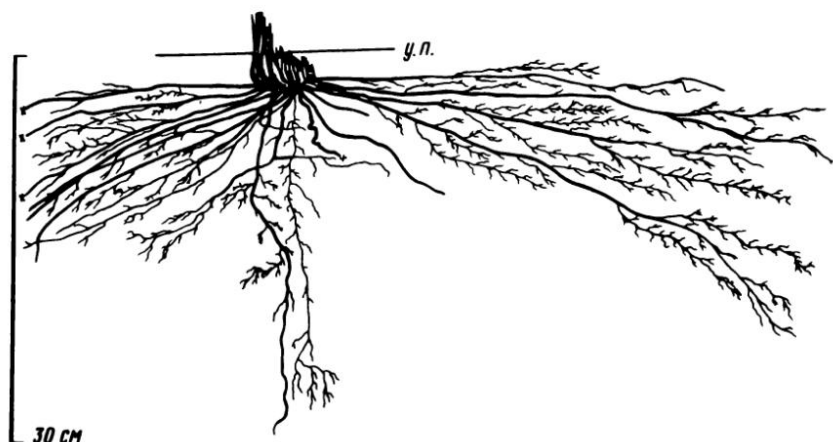


Рис. 77. Молиния голубая в сосняке молиниевом

держивать умеренное вытаптывание. Корни молинии живут до трех лет (Работнов, 1985). Как и у ряда других растений, способных обитать в условиях близкого залегания почвенно-грунтовых вод и периодического переувлажнения, в них хорошо развита воздухоносная ткань.

Nardus stricta L. — Белоус торчащий

Вид с широкой экологической амплитудой, произрастающий на почвах разного механического состава (от песчаных до глинистых) и различного плодородия; успешно растет на бедных почвах с периодически повышенной влажностью — торфянистых и глеевых. Нередко приобретает значение доминанта.

Основой системы подземных органов является толстое (3–5 мм) деревянистое корневище, покрытое жесткими блестящими чешуями (Серебрякова, 1971). Надземные побеги, тесно растущие на наиболее молодой части корневища (2–3 года), образуют плотную дерновину (рис. 78); с возрастом отдельные ветви корневища отделяются друг от друга и формируются партикулы — группы побегов, способные к дальнейшему вегетативному размножению и расселению (Жукова, 1974). Несмотря на относительно небольшую скорость линейного нарастания корневища (1–2 см в год), способность к вегетативному размножению позволяет белоусу постепенно “расползаться” по площади (Сергеев, 1953; Малиновский, 1953; и др.).

Придаточные корни двух типов: одни — многочисленные, тонкие (до 0,6 мм), покрытые корневыми волосками, с грибными гифами, располагающиеся почти горизонтально или слегка наклонно по отношению к поверхности почвы, обеспечивающие снабжение растений влагой и питанием из верхнего почвенного слоя; другие — более толстые (до 1 мм), шнуровидные, славетвляющиеся, уходящие на глубину до 1,5 м (Шалыт, Калмыкова, 1935). Длина корней очень варьирует в разных условиях местообитания (Kutschera, Lichtenegger, 1982). Молодые корни имеют белую окраску; позднее они становятся светло-желтыми и, наконец, темно-коричневыми. Соотношение приповерхностных и глубинных корней в значительной степени определяется условиями местообитания (Linkola, Tiirikka, 1936). По наблюдениям Метсэвайно (Metsävainio, 1983), на почвах с близким уровнем грунтовых вод корневая система белоуса располагается не глубже 25 см.

Изменение системы подземных органов белоуса в онтогенезе прослежено Л.А. Жуковой (1974). У проростков есть зародышевый корень, достигающий через две недели после прорастания 0,8–1,0 см; а к концу первого года жизни развиваются 2–3 придаточных корня длиной 2–3 см. Имматурные растения представляют собой небольшие дерновины с корневищем 0,8–1,0 см длины, от которого отходят несколько придаточных корней, тогда как главный корень уже отсутствует. Корневище начинает ветвиться, давая боковые симподии (1–2). У молодых вегетативных растений длина корневища — 2–5 см, появляются глубинные корни-аэропораторы, много тонких питающих корней, располагающихся приповерхностно.

Мощность корневой системы продолжает возрастать до тех пор, пока

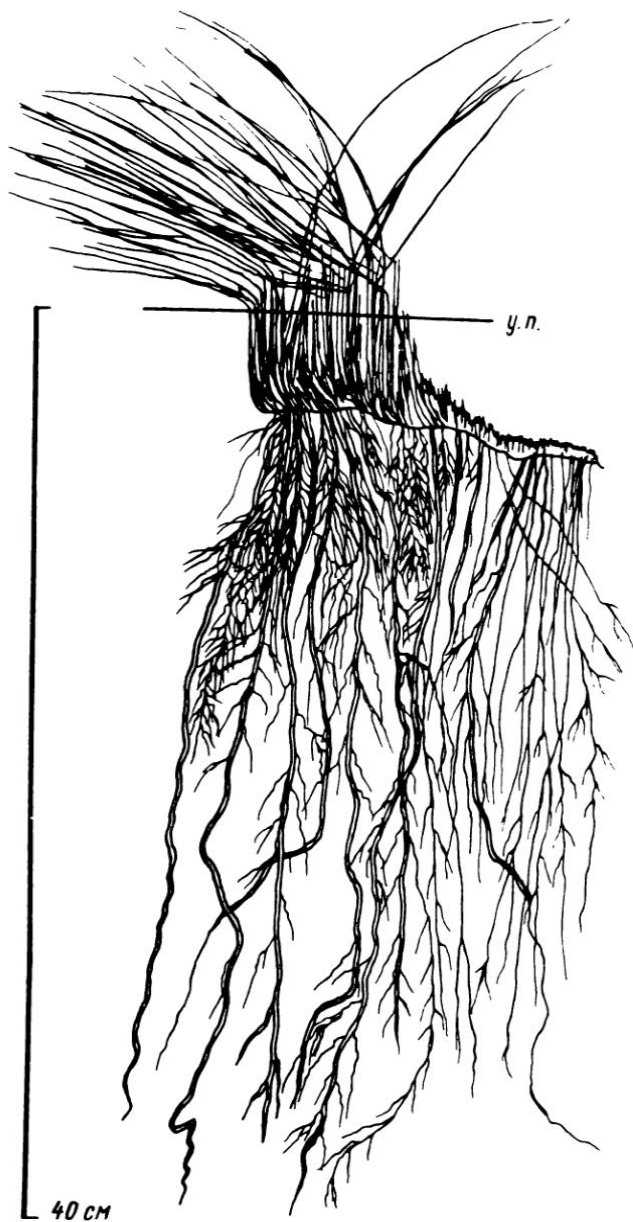


Рис. 78. Белоус торчащий в сосняке молиниевом

растение на начнет стареть. У старых генеративных особей сокращается общее число корней, уменьшается длина корней-азраторов, меньшим становится годичный прирост корневищ. В течение сенильного периода этот процесс быстро усиливается, причем нередко наблюдается ортотропный рост корневища (Персикова, 1959в).

Хотя надземные побеги отходят от самой молодой части корневища,

оно продолжает жить в течение 9–10 лет (Михайловская, 1965). Старшее корневище практически не имеет запасных веществ.

Белоус хорошо противостоит вытаптыванию благодаря мощной и надежно защищенной корневой системе и упругости надземных побегов. Более того, выпас и рекреационные нагрузки до определенных пределов даже способствует его разрастанию и формированию так называемых белоушников.

ДЛИННОКОРНЕВИШНЫЕ

Brachypodium pinnatum (L.) P. B. – Коротконожка перистая

Обычно растет в разреженных лесах, которые в силу своей расстроенности описываются редко и потому в опубликованных геоботанических описаниях почти не встречается. Между тем мы довольно часто отмечаем этот вид в разных типах сосновых лесов, начиная с сосняка разнотравно-брусничного и кончая несколькими типами сложных сосняков (сосняк с дубом лещиновым чернично-разнотравный, сосняк с липой чернично-разнотравный, сосняк лещиновым чернично-разнотравный).

Сложная система ветвящихся корневищ располагается на глубине 3–4 см. Ветви корневищ заканчиваются надземными побегами, образующимися внелагалишно (рис. 79). Корневища длинные, с большим числом низовых чешуевидных листьев (Серебрякова, 1971), прочные, соломенно-го цвета; диаметр их 1–2 мм. По наблюдениям Т.И. Серебряковой (1971), у ювенильных растений этого вида корневищ нет; они появляются позднее как вторичное образование. От узлов на корневище наклонно вниз идут

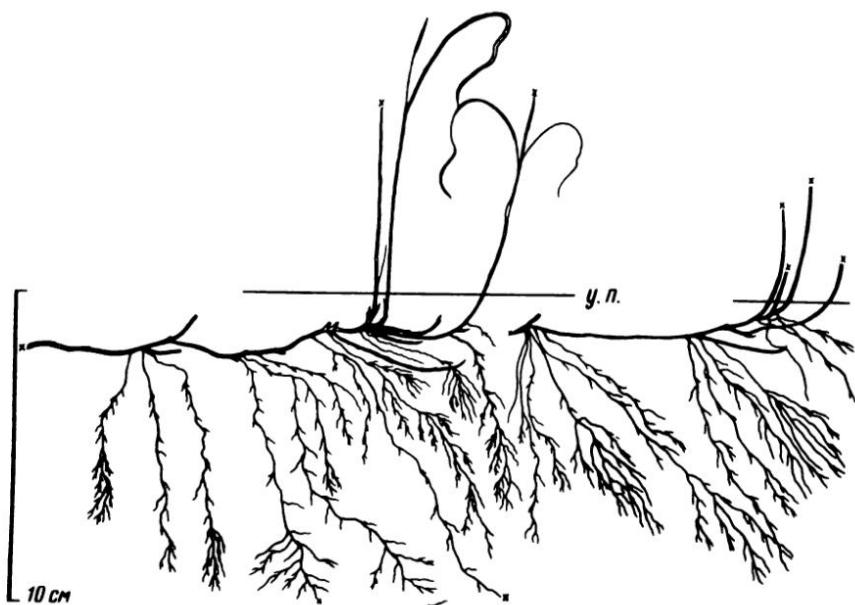


Рис. 79. Коротконожка перистая в сосняке разнотравно-черничном

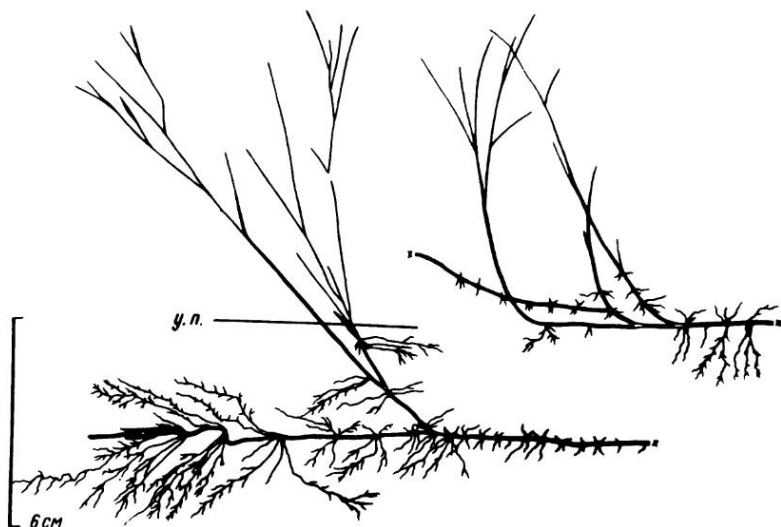


Рис. 80. Вейник сероватый в сосняке молиниевом

многочисленные придаточные корни — также прочные, извилистые, желтоватые, позже — коричневые, на всем протяжении ответвленные. На открытых местах корни могут углубляться до 1 м (Kutschera, Lichtenegger, 1982). В разных типах леса параметры корней остаются в целом очень близкими.

Коротконожка перистая выносит умеренное выгальтывание.

Calamagrostis canescens (Web.) Roth. — Вейник сероватый

Растет по сырым лесам и лугам, разрастаясь на открытых местах и приобретая там значение доминанта или субдоминанта; гигрофит, олиготроф.

Система длинных, многократно ветвящихся подземных плагиотропных побегов располагается на глубине 5–6 см. Побеги прочные, соломенно-го цвета, 1,5–2 мм, в поперечнике. От узлов на побегах в стороны и вниз отходят многочисленные придаточные корни (рис. 80). В сосняке бруснично-молиниевом длина корней обычно не превышала 30 см при диаметре у основания 0,3–0,4 мм. На всем протяжении корни ветвятся; длина корней 2-го порядка — 1–2 см, диаметр — 0,1 мм, длина корней 3-го порядка — 3–6 мм. Корни опушены, причем зачастую опушение приобретает войлочный характер.

Calamagrostis epigeios (L.) Roth. — Вейник наземный

Вид с широкой экологической амплитудой, встречающийся от сухих сосняков с бедными песчаными почвами до сырых лесов, формирующихся на суглинках. При сильном изреживании древостоя может интенсивно разрастаться и приобретать значение доминанта. Мощная корневая система

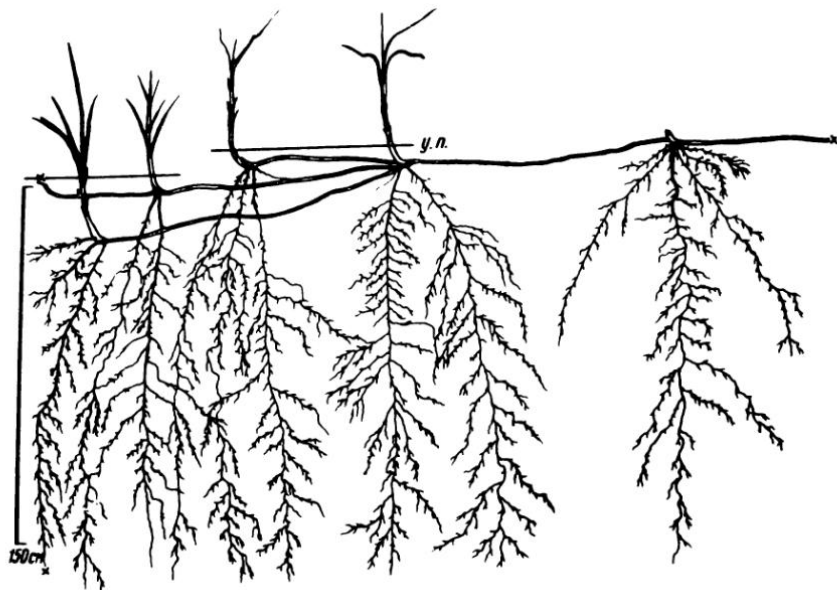


Рис. 81. Вейник наземный в сосняке редкотравно-зеленомошном

позволяет ему успешно выносить почти экстремальные лесорастительные условия, в частности, легко переживать длительные и сильные засухи. Обладает хорошо развитой системой подземных побегов, многократно ветвящихся на глубине 4–7 см. Длина междоузлий – от 5 до 35 см (в среднем 15–25 см; в окнах она увеличивается до 30–40 см, а в отдельных случаях – до 50–60 см. Побеги очень прочные, соломенного цвета, имеющие 1–2 мм, в поперечнике; молодые побеги – сочные и большего диаметра (2–2,5 мм). Со временем образуются парциальные кусты, процесс формирования которых обстоятельно описан И.Г. Патраболовой (1953).

От узлов и оснований надземных побегов отходят многочисленные придаточные корни (рис. 81), глубина проникновения которых, по данным В.Н. Голубева (1962), может превышать 3,5 м. Диаметр у основания – 0,3–0,4 мм. По всей длине оветвлены. Длина корней 2-го и 3-го порядков – 1 см, 4-го – 0,5 см; диаметр – около 0,1 мм. Корни часто густо опушены. Обилие корневых волосков способствует более активному усвоению элементов питания и влаги, что очень важно в тех трудных лесорастительных условиях, где зачастую обитает вейник наземный (например, песчаные бугры, образованные очень бедным песком, с очень глубоким уровнем грунтовых вод). Раскопки корневых систем вейника наземного в сосняке редкотравно-зеленомошном и в сосняке лишайниково-зеленомошном показали, что распределение корней по почвенному профилю очень равномерное.

Вейник наземный достаточно устойчив против вытаптывания благодаря прочности надземных побегов и мощной корневой системе.

Кустарнички и полукустарнички

Calluna vulgaris (L.) Hull. – Вереск обыкновенный

Типично боровой вид, часто обитающий в сухих сосняках на бедных песчаных почвах и нередко доминирующий. Вместе с тем может успешно произрастать и в переувлажненных местообитаниях; примерами могут служить сосняки молиниево-вересковый, багульниковый, чернично-багульниковый, багульниково-сфагновый, сфагновый, долгомошный, пушицево-сфагновый и т.д. Характеристика морфогенеза вереска дана И.Г. Серебряковым (1962). У молодых растений корневая система состоит из главного корня и боковых корней; к началу цветения она имеет в длину 10–12 см и сохраняется в течение всей жизни. Но наряду с системой главного корня у вереска может быть развита и система придаточных корней, отходящих от лежащих надземных побегов. С образованием придаточных корней первичный куст зачастую оказывается распавшимся на ряд самостоятельных особей с автономно существующими корневыми системами. Такие корни мы наблюдали у вереска в сосняке лишайниково-зеленомошном. Длина их – 5–7 см, диаметр – 0,1–0,2 мм. Могут встречаться и более крупные корни, в свою очередь, многократно ветвящиеся. Так, например, длина корней 2-го порядка может достигать 5–6 см при диаметре 0,5 мм; длина корней 3-го порядка – до 3 см (диаметр – 0,2 мм), 4-го порядка – до 1,5 см (0,1 мм), 5-го порядка – до 0,5 см (менее 0,1 мм). Глубина главного корня в этом типе леса составляет 20–25 см.

Корневая система вереска была обстоятельно исследована Кивенхеймо (Kivenheimo, 1947) в различных типах леса на территории Финляндии. По наблюдениям этого автора характер подземной системы вереска выглядит иначе, чем по данным И.Г. Серебрякова (1962). Прежде всего, обращает на себя внимание замечание Кивенхеймо, что только у двух экземпляров (из девяти раскопанных) была обнаружена система главного корня. Длина его у 8-летнего экземпляра составила 45 см, у 25-летнего – 54 см; диаметр у основания был соответственно 2,9 и 3,7 мм. Глубина проникно-

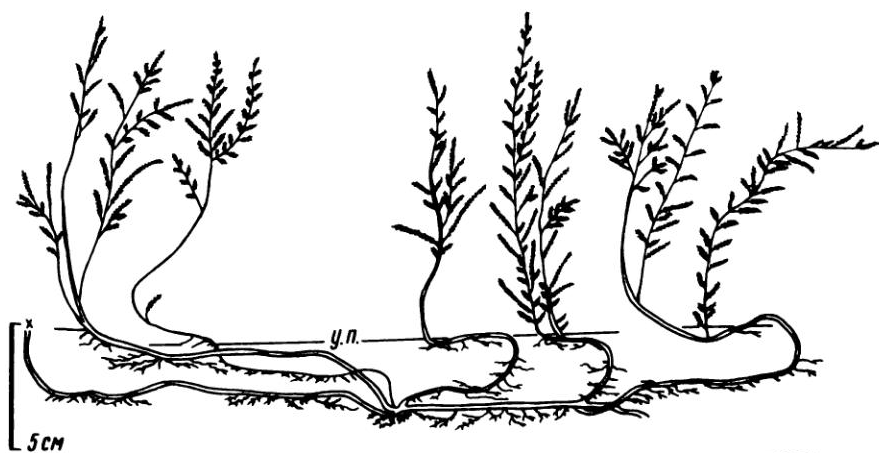


Рис. 82. Вереск обыкновенный в сосняке лишайниково-зеленомошном

вения главного корня была близкой к 40 см. От главного корня отходят боковые ветви, достигающие в длину 87 см и углубляющиеся на 35 см. Все другие особи имели только придаточные корни, располагавшиеся преимущественно горизонтально, отчасти направленные косо вниз. Длина их в лишайниковом типе леса достигала 80–105 см, в брусничном типе – 30–56 см, в черничном типе – 28–42 см. Глубина проникновения корней составляла соответственно 23–45, 13–16 и 22–25 см. Корни интенсивно ветвятся, причем бросается в глаза значительная вариабельность длины ветвей, а также их диаметра; длина корней 2-го порядка – 0,4–93 см, диаметр – 0,04–1,6 мм; 3-го порядка – 0,2–62 см, диаметр – 0,03–0,9 мм, 4-го порядка – 0,2–12 см, диаметр – 0,05–0,43 мм, 5-го порядка – 0,2–6 см, диаметр – 0,03–0,26 мм, 6-го порядка – 0,05–0,4 см, диаметр – 0,03–0,05 мм, 7-го порядка – 0,3 см, диаметр – 0,04 мм. Полностью отсутствуют корневые волоски.

Общее представление о корневой системе вереска дает рис. 82; зарисованный экземпляр является типичным для сосняка лишайниково-зеленомошного.

Chimaphilla umbellata (L.) Nutt. – Зимолюбка зонтичная

Изредка встречается в сосновых лесах разных типов (от зеленомошных до хвойных) на хорошо дренированных песчаных почвах.

Обладает многократно ветвящимся корневищем, располагающимся в нижнем горизонте подстилки – очень прочным, желтоватой окраски, до 3 мм в диаметре, с чешуевидными листочками, из пазух которых выходят придаточные корни (рис. 83). Верхушки подземных побегов, выходят на поверхность, развиваются как надземные побеги и живут 5–8, реже – до 15 лет (Колишук, 1968).

Корни также размещаются главным образом в подстилке. Они имеют

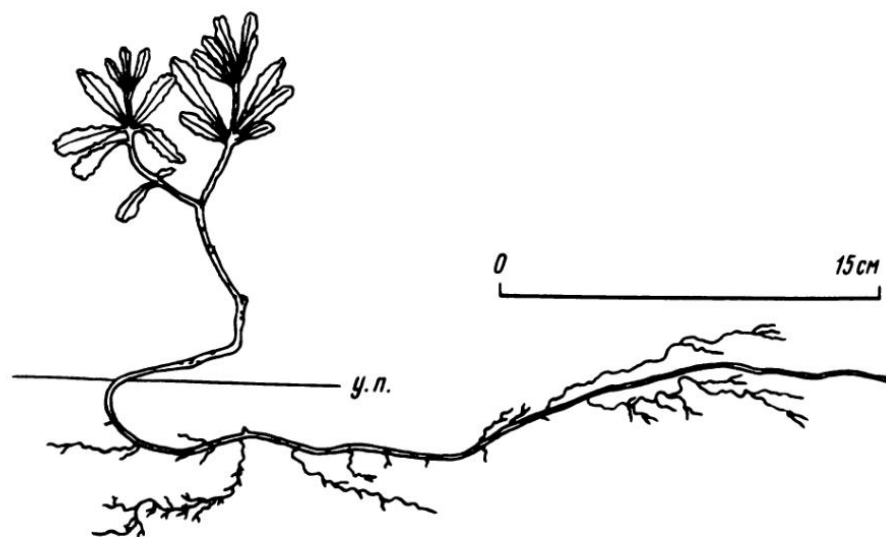


Рис. 83. Зимолюбка зонтичная в сосняке лишайниково-зеленомошном

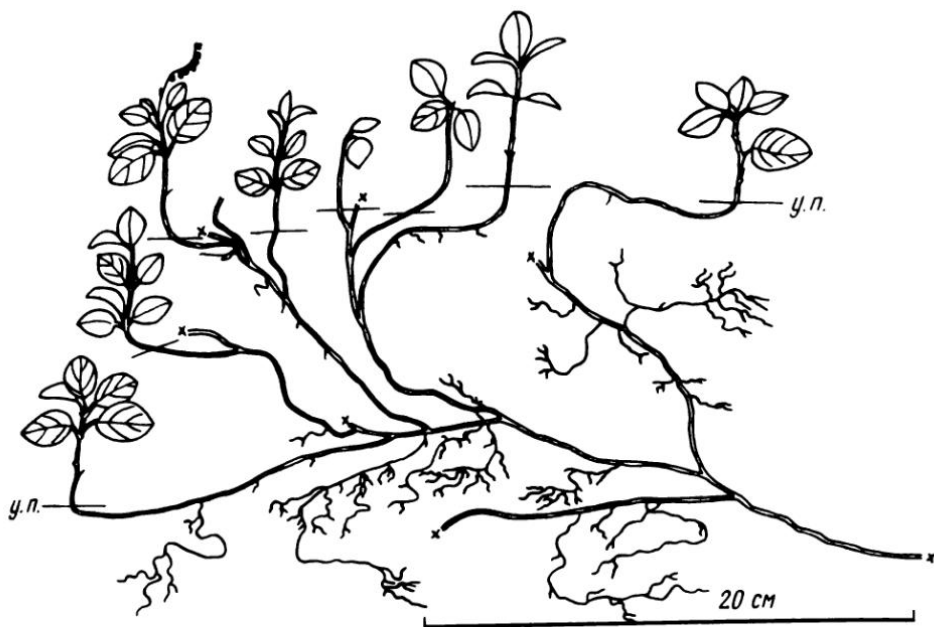


Рис. 84. Ортилия однобокая в сосняке лишайниково-зеленомошном

связь с главным корнем, он без всякого ущерба для своего развития продолжает существовать самостоятельно.

В.Н. Голубев (1962) наблюдал корневую систему ортилии в орляковой дубраве; приведенное им описание очень близко к описанию, помещенному выше. И в этом типе леса глубина проникновения придаточных корней составляет около 10 см.

Ю.Г. Каверзнева (1959) исследовала куртины ортилии различного возраста в различных условиях и пришла к выводу, что этот вид не размножается вегетативным путем; формируется целостная куртина без обособления побегов. В тенистом хвойном лесу, при недостаточном питании у ортилии развиваются длинные плагитропные подземные побеги. При помощи придаточных корней на этих побегах растение использует питательные вещества маломощного гумусового горизонта. На хорошо освещенных опушках у ортилии образуются укороченные побеги.

Система подземных органов ортилии однобокой подробно описана Кивенхеймо (Kivenheimo, 1974). Он называет подземные побеги столонами, длина которых может достигать нескольких метров (8–8,5 м в черничном типе при диаметре 1–2,5 мм). Раскапывая системы побегов, Кивенхеймо обнаружил ветвление 9-го, 10-го и даже 11-го порядков. Что же касается корней, то, согласно Кивенхеймо, следует говорить о корнях молодых побегов – слабоветвящихся, относительно коротких и о корнях более старых побегов, длина которых может достигать 240 см, а ветвление доходить до 9-го порядка. Крупные корни достигают глубины 1–2 м. Нам не довелось наблюдать столь глубоко идущие корни; возможно, что причина лежит в иных условиях местообитания, в значительной степени определяющих характер формирования корневой системы ортилии однобокой.

Pyrola media Sw. — Грушанка средняя

Встречается в хвойных и смешанных лесах на влажных, рыхлых почвах, прикрытых подстилкой. Длинные, многократно симподиально ветвящиеся плагиотропные побеги располагаются в рыхлой подстилке и в самом поверхностном слое почвы (до 10 см). В сосняке с елью волосистоосоково-разнотравном, где проводились наши наблюдения, длина живой части отдельного подземного побега достигала нескольких десятков сантиметров. Значительно большие величины приводит Кивенхеймо (Kivenheimo, 1947) — до 288 см в вересковом типе, до 410 см в брусничном типе и до 477 см в черничном типе. Степень ветвления — до 7-го порядка включительно. В результате перегнивания наиболее старых участков побегов осуществляется вегетативное размножение. От узлов, расстояние между которыми 1–3,5 см, отходят придаточные корни — бурые, длиной до 32 см в вересковом типе леса, до 20 см — в брусничном и до 18 — в черничнике. По наблюдениям Кивенхеймо, длина корней 2-го порядка — 2–28 см (диаметр — 0,3–0,4 мм), 3-го порядка — 0,5–13 см (0,3 мм), 4-го порядка — 0,2–1,5 см (0,2–0,3 мм), 5-го порядка — 1–3 мм (0,1 мм). Общая глубина корневой системы — 20–30 см, но большая часть корней располагается приповерхностно.

Pyrola minor L. — Грушанка малая

Иногда встречается в хвойных и смешанных лесах. В сосняке лещиновом чернично-волосистоосоковом, где мы наблюдали растения этого вида, они образуют сложные системы многократно ветвящихся подземных побегов, находящихся на глубине 3–5 см; диаметр побегов — около 1 мм, окраска — почти белая. Корни — тонкие, буроватые, длиной — 7–8 см, неоднократно ветвящиеся. Окончания корней белые. Общая глубина корневой системы — около 10 см. В сосновых культурах ветвление корней прослеживалось до 4-го порядка включительно, длина корней 1-го порядка — до 10 см (диаметр у основания — 0,3–0,4 мм), 2-го порядка — до 5 см (0,2 мм), 3-го порядка — 2–4 см (0,1–0,2 мм), 4-го порядка — 3–10 мм (0,1 мм). На корнях — волоски. Грушанка малая не выносит уплотнения почвы и поэтому при начинающемся вытаптывании очень быстро выпадает из состава травяного покрова. Как и у других представителей семейства грушанковых, ветвление симподиальное. Побеги формируются в пазухах чешуйчатых листьев (Хохряков, 1961).

Pyrola rotundifolia L. — Грушанка круглолистная

Встречается в хвойных и смешанных лесах с рыхлыми и влажными почвами. Как и предыдущие виды грушанок, имеет сложную систему многократно ветвящихся плагиотропных побегов, располагающихся в почве на глубине 2–5 см; побеги желтоватые, прочные, 1–2 мм в диаметре; длина отдельных ветвей достигает нескольких метров. В течение ряда лет побеги остаются связанными друг с другом, но потом эта связь нарушается. Молодые побеги имеют почти белую окраску, на фоне которой выделяются темно-бурые чешуйчатые листья длиной 2–3 мм.

В стороны и вниз отходят придаточные корни, чаще по 1–2, длина кото-

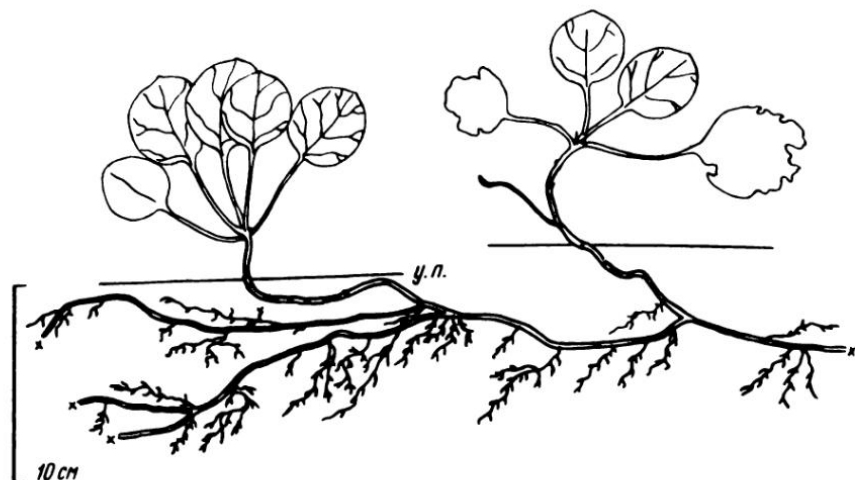


Рис. 85. Грушанка круглолистная в сосняке с дубом лещиновом чернично-разнотравном

рых не более 10 см (обычно 1–3 см). Корни 2-го порядка имеют в длину 2–10 мм, а очень редко встречаются корни 3-го порядка – 1–3 мм. В сосняках с дубом костянично-разнотравном и лещиновом чернично-разнотравном, где мы проводили наблюдения, общая глубина корневой системы грушанки круглолистной не превышала 10 см (рис. 85).

Грушанка круглолистная, как и предыдущий вид, не выносит вытаптывания и быстро выпадает из состава покрова в местах рекреационного лесопользования.

Vaccinium myrtillus L. – Черника

Широко распространенный вид, встречающийся главным образом в хвойных и хвойно-лиственных лесах и в определенных условиях приобретающий значение доминанта. Онтогенез этого вида изучали И.Г. Серебряков и М.Б. Чернышева (1955), Ю.А. Злобин (1961), Д. Флауер-Эллис (Flower-Ellis, 1971); сводка имеющихся сведений составлена Т.П. Баландиной и М.Г. Вахрамеевой (1980), и поэтому мы ограничимся очень краткой характеристикой подземных органов этого вида.

По мере развития растения формируются корневища, позже одревесневающие, располагающиеся в подстилке или в гумусовом горизонте и дающие многочисленные придаточные корни. Старые побеги имеют темную окраску; их длина может достигать нескольких метров (Kivenheimo, 1947) при диаметре 3–5 мм. Молодые побеги – лиловато-коричневые, с чешуевидными листьями. У материнских растений в течение долгого времени может сохраняться главный корень длиной несколько десятков сантиметров. У дочерних парциальных кустов, соединенных с материнским кустом столоновидными корневищами, имеются только придаточные корни; самые крупные из них достигают до 1 м и ветвятся до 8-го порядка включительно (Kivenheimo, 1947). Ветвление усиливается ближе к окончаниям корней.

Система парциальных кустов относительно быстро расширяется, в ре-

зультате чего формируется куртина 6–8 м в диаметре и могущая состоять из нескольких сот кустов. Чем моложе парциальный куст, тем выше его способность к вегетативному размножению (Баландина, Вахрамеева, 1980).

Спустя несколько лет из первичного куста образуется клон, состоящий из ряда парциальных кустов. Как отмечает Ю.А. Злобин (1961), в этом процессе различается несколько этапов. Вначале все парциальные кусты представляют собой части ценопопуляции инвазионного типа, но затем в центре появляются кусты нормального типа, а кусты инвазионного типа размещаются по периферии куртины. Позже кусты в центре куртины стареют и уже должны быть отнесены к регрессионному типу и, наконец, наступает время, когда к этому типу принадлежат все кусты куртины; процессы возобновления затухают и клон отмирает. Продолжительность жизни побега – 5–8 лет, парциального куста – 15–16 лет, куртины – несколько сот лет (Серебряков, 1962; Баландина, Вахрамеева, 1980; и др.).

Vaccinium uliginosum L. – Голубика

Обитает в заболоченных лесах. Как отмечает И.Г. Серебряков (1962), у голубики в отличие от черники и брусники отсутствуют специализированные подземные побеги, возникающие из спящих почек. Ветви нарастают верхушками, в то время как их нижние части оказываются погребенными в нарастающем сфагновом покрове и при этом укореняются. Этот процесс может продолжаться многие десятилетия.

Там, где мощного сфагнового покрова нет, подземные части побегов голубики находятся в подстилке. Их длина может достигать нескольких десятков сантиметров при диаметре 2–5 мм. Также преимущественно в подстилке размещаются многочисленные придаточные корни (рис. 86). Обычно их длина не превышает 10 см, но изредка встречаются и более длинные корни – до 30–40 см; они прочные, извилистые, 1–1,5 мм в ди-

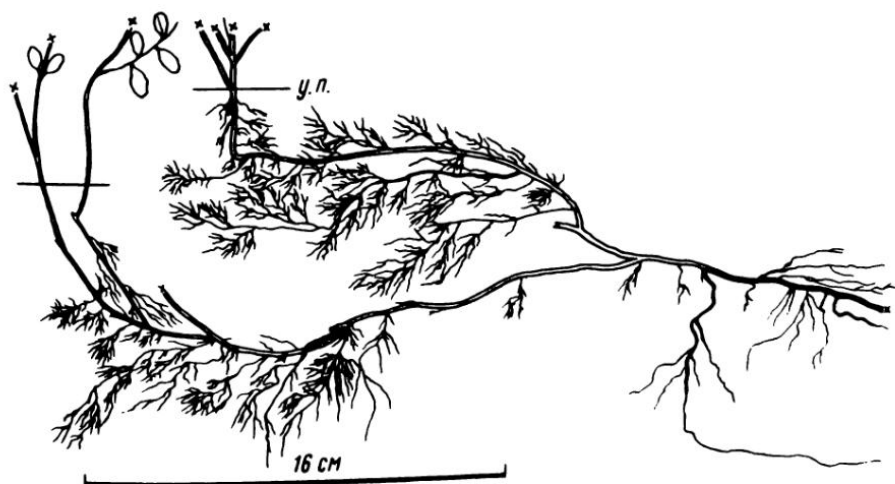


Рис. 86. Голубика в сосняке чернично-сфагновом

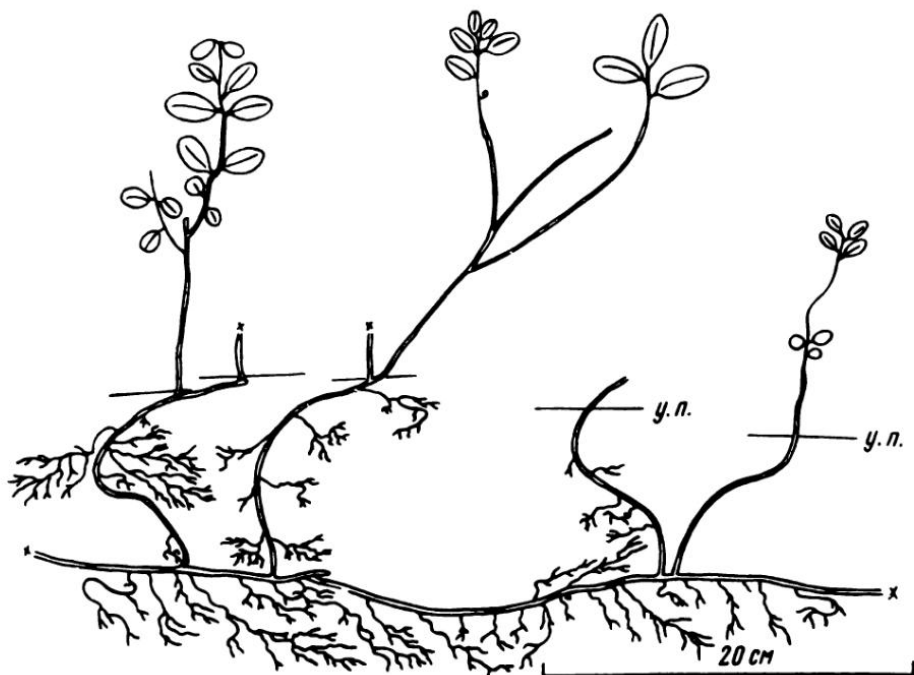


Рис. 87. Брусника в сосняке разнотравно-брусничном

аметре в базальных частях. Длина корней 2-го порядка – 2–6 см (диаметр до 0,5 мм), 3-го порядка – 0,5–1,5 см (0,2 мм), 4-го порядка – 1–4 мм (0,1 мм).

Vaccinium vitis idaea L. – Брусника

Вид с широкой эколого-фитоценотической амплитудой, в определенных условиях доминирующий. Длинный подземный побег (1–3 мм в диаметре) залегает на глубине 2–10 см (Баландина, Вахрамеева, 1978). Он многократно ветвится (рис. 87), в результате чего формируются парциальные (дочерние) кусты, продолжительность жизни которых составляет несколько лет, а возраст куртины – совокупности парциальных кустов, имеющих общее происхождение, – 90–120 лет (Серебряков, 1962). Скорость линейного нарастания подземного побега составляет 13–20 см (Серебряков, 1962). Кивенхеймо (Kivenheimo, 1947) называет подземные побеги брусники столонами. По его наблюдениям, длина побегов в разных типах леса колеблется в пределах от 55 см (папоротниковый тип) до 17 см (лишайниковый тип), но вполне вероятно, что эти различия были обусловлены не спецификой типов местообитаний, а различным возрастом наблюдаемых растений. Одревесневший побег очень прочен, имеет коричневую окраску, молодые – ярко-белые, сочные и хрупкие.

Придаточные корни обычно не длинные. По данным Кивенхеймо (Kivenheimo, 1947), ветвление может идти до 8-го порядка включительно, а длина корней может достигать 70 см. Корни размещаются в верхних 20–25 см почвенной толщи.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Приведенные в книге описания строения подземных органов растений, составляющих основу травяного и кустарникового покрова в лесах центра Русской равнины, предназначены для специалистов, имеющих дело с растениями и растительными сообществами, не будучи морфологами. Нам хотелось показать, как "устроены" эти органы на многочисленных примерах описаний, выполненных по одним и тем же показателям. Достаточно полно использована отечественная литература и, частично, литература зарубежная. Мы приводим описания морфоструктуры подземных органов практически всех видов лесных травянистых растений в разных типах леса и зачастую на различных этапах онтогенеза. Очевидно, что изучение морфоструктуры подземных частей растительных сообществ требует качественно и количественно иных методических действий, и эта проблема требует особой разработки. Подземная структура лесных сообществ не является "зеркальным" отображением их надземной структуры, и очень часто нет оснований говорить о подземной "многоярусности" лесных фитоценозов. В большинстве участков леса, где мы проводили раскопки корневых систем, наблюдалось одно и то же — максимальная насыщенность корнями практически всех видов растений (и древесных, и кустарниковых, и травянистых) самого верхнего (до 20—30 см) слоя почвы; глубже уходили лишь отдельные корни некоторых видов растений, и говорить о том, что различные виды осваивают разные почвенные горизонты, не было никаких оснований.

Еще раз следует подчеркнуть, что исследования подземных частей фитоценозов крайне важны для понимания жизнедеятельности биогеоценозов, их состава и структуры, биогеоценологических процессов и т.д. Эта задача еще ждет своего решения. Но в полной мере сохраняет свою актуальность и изучение подземных органов отдельных видов растений, причем очень важно, чтобы эти исследования велись с учетом, с одной стороны, специфических особенностей различных местообитаний, а с другой — возрастного состояния растений.

Несмотря на несомненную фрагментарность описаний, которые даны в этой книге, мы тем не менее надеемся, что они, будучи представлены в виде сводки, окажутся полезными, в первую очередь, для широкого круга лесоводов, геоботаников и экологов и, возможно, побудят кого-то из них к дальнейшей работе в этом направлении.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев Ю.Е., Вахрамеева М.Г.* Осока верещатниковая // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1980а. Вып. 6. С. 100–102.
- Алексеев Ю.Е., Вахрамеева М.Г.* Осока коротковолосистая // Там же. 1980б. Вып. 6. С. 30–34.
- Алехин В.В.* *Alemone nemorosa* L. в Московской губернии // Тр. о-ва изучения Моск. обл. 1930. Вып. 4. С. 1–27.
- Артамонова И.К.* Формирование дерновины луговика извилистого (*Deschampsia flexuosa* (L.) Trin.) в условиях высокогорий Кавказа // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1968. Т. 73, вып. 5. С. 89–97.
- Бакулина Э.В.* О некоторых закономерностях формирования почек и побегов коротконожки лесной (*Brachypodium silvaticum* (Huds) Beauv. // Там же. 1972. Т. 77, вып. 1. С. 103–104.
- Баландина Т.П., Вахрамеева М.Г.* Брусника обыкновенная // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1978. Вып. 4. С. 167–178.
- Баландина Т.П., Вахрамеева М.Г.* Черника обыкновенная // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1980. Вып. 5. С. 132–146.
- Барыкина Р.П., Гулянян Т.А.* Морфолого-анатомическое исследование *Hepatica nobilis* Garsault // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79, вып. 2. С. 94–108.
- Барыкина Р.П., Гулянян Т.А.* Морфолого-анатомическое исследование *Astaea spicata* L. и *A. erythrocarpa* Fisch. в процессе их индивидуального развития // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биология. 1975. № 1. С. 52–69.
- Барыкина Р.П., Гулянян Т.А., Чубатова Н.В.* Морфолого-анатомическое исследование некоторых представителей рода *Aconitum* L. секции *Lycostotum* D.C. в онтогенезе // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1976. Т. 81, вып. 1. С. 99–116.
- Барыкина Р.П., Гулянян Т.А., Чубатова Н.В.* Морфолого-анатомическое исследование некоторых представителей рода *Aconitum* L. секции *Aconitum* и *Anthora* DC. в онтогенезе // Там же. 1977. Т. 82, вып. 1. С. 132–148.
- Барыкина Р.П., Луферов А.Н.* Онтоморфогенез и сравнительная анатомия видов секции *Tripterium* DC. рода *Thalictrum* L. // Там же. 1982. Т. 87, вып. 2. С. 91–102.
- Барыкина Р.П., Пустовойтова В.И.* Морфолого-анатомическое исследование *Ranunculus repens* L. и *R. reptans* L. в процессе их индивидуального развития // Вестн. МГУ. 1973. Вып. 6. С. 28–39.
- Бельков В.П., Мартынов А.Н., Омеляненко А.Я.* Регулирование травяного покрова в лесу. М.: Лесн. пром-сть, 1974. 112 с.
- Берко И.Н.* Большой жизненный цикл буквицы лекарственной *Betonica officinalis* L. // Биол. науки. 1980. № 1. С. 83–90.
- Благовещенский В.В.* Естественные закрепители песков среднего Поволжья и возможность их практического использования // Учен. зап. Ульянов. пед. ин-та, 1955. Вып. 6. С. 34–45.
- Борисова М.А.* Побегообразование некоторых видов злаков Стрелецкой степи Курской области // Учен. зап. МГПИ. 1960. Т. 57, вып. 4. С. 107–136.
- Борисова Н.А.* К определению возраста и скорости роста зарослей ландыша майского // Тр. Ленинград. хим.-фарм. ин-та. 1967. Т. 21. С. 40–42.
- Бородина А.П., Григорьева Н.М.* Тысячелистник обыкновенный *Achillea millefolium* L. // Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. М.: МГПИ, 1983. Ч. 3. С. 57–62.
- Былова А.М.* Жабрица порезниковая (Порезник горный) *Seseli libanotis* (L.) Koch. (*Libanotis montana* Crantz.) // Диагнозы и ключи возрастных состоя-

ний луговых растений. м.: мишн, 1983. ч. 1. С. 22-26.

Былова А.М., Грошева Н.П. Морфологическая и физиолого-биохимическая характеристика возрастных состояний у *Libanotis intermedia* Rupr. // Ботан. журн. 1973. Т. 58, № 10. С. 1508-1515.

Былова А.М., Тихомиров В.Н. Жабрица порезниковая // Биологическая флора Московской обл. М.: Изд-во МГУ, 1978. С. 152-166.

Варлыгина Т.И. Сравнительная характеристика ценопопуляций лапчатки прямостоячей в Западной Эстонии и в Московской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87, вып. 5. С. 66-72.

Варлыгина Т.И. Динамика численности, возрастных спектров и продуктивности лапчатки прямостоячей [*Potentilla erecta* (L.) Rausch.] Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1984. 24 с.

Вахрамеева М.Г., Денисова Л.В. Гудайера ползучая // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1975. Вып. 2. С. 5-10.

Вильямс В.Р. Естественнонаучные основы луговодства, или луговедение // Общее земледелие. М., 1922. Ч. 2. 298 с.

Водолазский Л.Е. Развитие структуры в онтогенезе *Chamaenerion angustifolium* и *Ch. angustissimum* (Onagraceae) // Ботан. журн. 1982. Т. 67, № 1. С. 33-48.

Воронина Р.А. Сравнительный анализ стеллярных структур в корневых и побеговых системах у некоторых видов рода *Lycorodium* s.l. (Lycorodiaceae s.l.) // Там же. 1981. Т. 66, № 7. С. 967-975.

Ворошилов В.Н., Скворцов А.К., Тихомиров В.Н. Определитель растений Московской области. М.: Наука, 1966. 367 с.

Высоцкий Г.Н. Ергеня // Тр. Бюро по прикл. ботанике. 1915. Т. 8, № 10/11. С. 1113-1443.

Галанин А.В., Неугодова Г.И., Пушкина С.Ф. Встречаемость видов растений в фитогенном поле *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv // Ботан. журн. 1979. Т. 64, № 8. С. 1073-1080.

Голубев В.Н. К биоморфологии приростных растений Подмосковья с западающими органами побегового происхождения // Учен. зап. МОПИ. 1956а. Вып. 1. С. 41-104.

Голубев В.Н. О биологическом значении геофилии у травянистых растений // Ботан. журн. 1956б. Т. 41, № 2. С. 236-242.

Голубев В.Н. К онтогенезу седмичника (*Trientalis eugraea* L.) и о некоторых

закономерностях развития корневищ травянистых растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1956в. Т. 61, вып. 1. С. 73-76.

Голубев В.Н. О морфогенезе и эволюции жизненных форм травянистых растений лесолуговой зоны // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1957. Т. 62, вып. 6. С. 35-57.

Голубев В.Н. О короткокорневищных растениях // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1958. Т. 63, вып. 3. С. 97-103.

Голубев В.Н. К морфолого-генетической характеристике ползучих растений // Там же. 1961. Т. 66, вып. 4. С. 53-65.

Голубев В.Н. Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1962. 512 с.

Голубев В.Н. Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. М.: Наука, 1965. 286 с.

Голубев В.Н. Морфологический анализ структуры поликарпической системы побегов покрытосеменных в эволюционном ряду жизненных форм от деревьев к травам // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1973. Т. 78, вып. 5. С. 90-106.

Голубев В.Н., Голубева И.В. О факультативной корнеотпрысковости клевера горного в условиях луговой степи // Ботан. журн. 1964. Т. 49, № 11. С. 1624-1628.

Григорьева Н.М. Подмаренник мягкий (*Galium mollugo* L.) и П. настоящий (*G. verum* L.) // Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. М.: МГПИ, 1983. Ч. 3. С. 46-53.

Григорьева Н.М., Ермакова И.М., Жукова Л.А., Матвеев А.Р. Ежа сборная (*Dactylis glomerata* L.) // Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. М.: МГПИ, 1980. Ч. 1. С. 56-59.

Гуленкова М.А. Сочевичник весенний // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1974. Вып. 1. С. 98-105.

Гуленкова М.А. Становление жизненной формы у *Lathyrus silvester* (L.) Fabaceae в онтогенезе // Ботан. журн. 1977. Т. 62, № 5. С. 704-712.

Гуленкова М.А., Нехлюдова А.С. Побегообразование и структура корневища у некоторых кистекокорневых растений // Учен. зап. Моск. заоч. пед. ин-та. 1971. Вып. 29. С. 30-41.

Демин А.П. Влияние удобрений на морфологическую структуру подземных органов некоторых луговых растений //

Бюл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74, вып. 6. С. 94–108.

Дмитриев А.М. Луговое водство с основами луговедения. М.: Сельхозгиз, 2-е изд. 1948. 408 с.

Егорова В.Н. Жизненный цикл сборной ежи *Dactylus glomerata* L. / на дугах в пойме р. Угры // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1972. Т. 77, вып. 4. С. 118–129.

Егорова В.Н. Ежа сборная // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1976. Вып. 3. С. 62–75.

Егорова В.Н. Горошек мышиный // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1978. Вып. 4. С. 114–126.

Егорова В.Н. Лисохвост луговой (*Alopecurus pratensis* L.) Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. М.: МГПИ, 1980. Ч. 1. С. 28–31.

Егорова В.Н. Горошек мышиный (*Vicia stacca* L.) // Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. М.: МГПИ, 1983. Ч. 2. С. 86–91.

Елькина Д.М. Содержание меди, цинка и кобальта в почвах и хвое сосны различных типов сосняков Мещерской низменности // Автореф. дис. ... канд. биол. наук, М., 1975. 24 с.

Ермакова И.М. Борщевик сибирский (*Heracleum sibiricum* L.) // Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. М.: МГПИ, 1983. Ч. 3. С. 27–30.

Жукова Л.А. Особенности возрастных изменений луговика дернистого // Морфогенез растений. М.: Изд-во МГУ, 1961. Т. 1. С. 635–638.

Жукова Л.А. Изменение возрастного состава популяций дернистого луговика (*Deschampsia caespitosa* P.B.) под влиянием выпаса // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1967. № 8. С. 67–72.

Жукова Л.А. Белоус торчащий // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1974. Вып. 1. С. 6–20.

Жукова Л.А. Луговик дернистый (щучка) // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1976. Вып. 3. С. 62–75.

Жукова Л.А. Онтогенез и возрастной состав ценопопуляций *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin. (Poaceae) // Ботан. журн. 1979. Т. 64, № 4. С. 525–540.

Жукова Л.А. Луговик дернистый, щучка // Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. М.: МГПИ, 1980а. Ч. 1. С. 47–51.

Жукова Л.А. Луговик извилистый // Там же. 1980б. Ч. 1. С. 51–55.

Жукова Л.А. Подорожник ланцетовидный (*Plantago lanceolata* L.) // Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. М.: МГПИ, 1983а. Ч. 3. С. 42–46.

Жукова Л.А. Подорожник большой (*Plantago major* L.) // Там же. 1983б. Ч. 3. С. 39–42.

Жукова Л.А., Макарова В. Лютик ползучий (*Ranunculus repens* L.) // Там же. С. 31–35.

Заугольнова Л.Б. Оценка степени динамичности ценопопуляций растений в пределах одного фитоценоза // Динамика ценопопуляций растений. М.: Наука, 1985. С. 45–62.

Злобин Ю.А. К познанию строения клонов *Vaccinium myrtillus* L. // Ботан. журн. 1961. Т. 46, № 3. С. 414–419.

Зозулин Г.М. Подземные части основных видов травянистых растений и ассоциаций плакоров Средне-Русской лесостепи в связи с вопросами формирования растительного покрова // Тр. Центр.-Чернозем. гос. заповедника. 1959. Вып. 5. С. 3–314.

Иванова И.В. Морфогенез жизненной формы травянистого многолетника у *Rubus saxatilis* L. // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1967. № 10. С. 51–59.

Ивашина Д.С., Демчишина Л.Д. Пронас и inne та вегетативне розмноження цмину піскового (*Helichrysum aeneatum* DC) // Укр. ботан. журн. 1969. Т. 26, вып. 6. С. 122–124.

Ивашин Д.С., Демчишина Л.Д. Некоторые вопросы биологии и распространения бессмертника песчаного на Украине // Раст. ресурсы. 1970. Т. 6, вып. 4. С. 600–605.

Исайкина А.П. Цмин песчаный // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1974. Вып. 1. С. 160–168.

Каверзнева Ю.Г. О морфогенезе *Ranunculus secundus* Garcke // Ботан. журн. 1959. Т. 44, № 7. С. 1014–1017.

Кагарлицкая Т.Н. Побегообразование и жизненная форма вероники настоящей // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83, вып. 1. С. 85–98.

Казакевич Л.И. Материалы к биологии растений Юго-Востока России // Изв. Саратов. обл. с.-х. опыт. ст. 1921. Т. 3, вып. 3/4. С. 1–21.

Карпионовна Р.А. Вороний глаз четырехлистный // Биологическая флора

Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1974. Вып. 1. С. 34–40.

Кирикова Л.А. Размещение подземных частей некоторых видов травяно-кустарничкового яруса елового леса // Ботан. журн. 1970. Т. 55, вып. 9. С. 1290–1300.

Колесников В.А. Методы изучения корневой системы древесных растений. М.: Лесн. пр-сть, 1972. 152 с.

Колищук В.Г. О морфологической эволюции от деревьев к травам в ряду стелющихся форм растений // Ботан. журн. 1968. Т. 53, № 8. с. 1029–1042.

Корсмо Э. Сорные растения современного земледелия. М.: Сельхозгиз, 1933.

Котт С.А. Сорные растения и борьба с ними. М.: Сельхозгиз, 1948.

Котт С.А. Новое в биологии василька лугового // Ботан. журн. 1962. Т. 47, № 5. С. 678–681.

Красильников П.К. Методика изучения подземных органов деревьев, кустарников и лесных сообществ при полевых геоботанических исследованиях // Полевая геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. Т. 2. С. 448–474.

Красильников П.К. Методика полевого изучения подземных частей растений. Л.: Наука, 1983. 207 с.

Крылова И.Л. Ландыш майский // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1974. Вып. 1. С. 21–33.

Крылова М.И. Подземные органы некоторых лесных травянистых растений в различных типах леса. Тр. Брянского лесох. ин-та. 1953. Т. 6. С. 71–79.

Курченко Е.И. Полевица тонкая (*Agrostis tenuis* Sibth.) // Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. М.: МГПИ, 1980. Ч. 1. С. 35–39.

Курченко Е.И., Вовк А.Г. Род полевица // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1976. Вып. 3. С. 36–61.

Лавренко Е.М. Новые наблюдения над корневой системой, экологией и хозяйственным значением псаммофитов Нижнеднепровских песков // Проблемы растениеводческого освоения пустынь. Л., 1935. Вып. 3. С. 75–94.

Лебедев В.П. Щавель малый, щавелек – *Rumex acetosella* L. // Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. М.: МГПИ, 1983. Ч. 2. С. 19–22.

Левченко М.Ф. Жизненный цикл *Cheledonium majus* L. // Ботан. журн. 1974. Т. 59, № 1. С. 82–96.

Леса Восточного Подмосквья. М.: Наука, 1979. 184 с.

Леса Западного Подмосквья. М.: Наука, 1982. 234 с.

Леса Южного Подмосквья. М.: Наука, 1985. 280 с.

Лукс Ю.А. К вопросу о естественном вегетативном размножении некоторых наземных орхидей с корневыми клубнями // Тр. Никит. ботан. сада. 1970. Т. 43. С. 72–78.

Любарский Е.Л. Экология вегетативного размножения высших растений. Изд-во Казан. ун-та, 1967. 182 с.

Любарский Е.Л., Полуянова В.И. Структура ценопопуляций вегетативно-подвижных растений. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1984. 139 с.

Мазуренко М.Т. О жизненных формах стелющихся лесных растений // Ботан. журн. 1978. Т. 63, № 4. С. 593–603.

Малиновский К.А. Белоусники субальпийского пояса Северных Карпат, их сезонная динамика, пути улучшения и использования: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев. 1953. 24 с.

Михайловская И.С. Изменение анатомической структуры корней некоторых злаков в связи с их старением // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1965. Т. 70, вып. 3. С. 81–86.

Михайловская И.С. Особенности анатомической структуры геофильного органа борца высокого // Там же. 1976. Т. 81, вып. 6. С. 95–111.

Михайловская И.С., Кузьмичева Т.В. О проводящей системе укороченного побега живучки ползучей / *Potentilla erecta* (L.) Rausch // Там же. 1974. Т. 79, вып. 3. С. 101–108.

Михайловская И.С., Тихонова В.Л. К определению возраста лапчатки прямостоячей / *Potentilla erecta* (L.) Rausch. // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1971. № 7. С. 66–69.

Модестов А.П. Корневая система травянистых растений. М., 1915. Вып. 1 (сообщ. 1–4). 138 с.

Мусина Л.С. Онтогенез и возрастные особенности *Achyrothorus maculatus* (L.) Scop. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80, вып. 4. С. 133–139.

Мусина Л.С. Побегообразование и становление жизненной формы некоторых розеткообразных трав // Там же. 1976. Т. 81, вып. 6. С. 123–132.

- Науялис И.И.* Вертикальная структура кустов *Athyrium filix-femina* (L.) Roth. // Там же. Т. 81, вып. 6. С. 154–156.
- Науялис И.И.* Структура подземных частей женского кощедыжника и мужского щитовника в хвойно-широколиственных лесах Подмосквы // Там же. 1980. Т. 85, вып. 5. С. 45–52.
- Новиков В.С.* Род Ожика // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1980. Вып. 5. С. 74–93.
- Новиков В.С., Вахрамеева М.Г.* Осока бледноватая // Там же. Вып. 6. С. 83–85.
- Новиков В.С., Вахрамеева М.Г.* Осока влагалищная // Там же. 1980б. Вып. 6. С. 78–79.
- Нухимовский Е.Л.* О соотношении понятий "партикуляция" и "вегетативное размножение" // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1973. Т. 78, вып. 5. С. 107–120.
- Овеснов А.М.* К познанию биологии и кормовой ценности чины весенней // Изв. Естеств.-науч. ин-та при Перм. ун-те. 1957. Т. 13, вып. 10. С. 131–152.
- Орлов А.Я., Васильева И.Н.* Водный режим почв сосновых лесов Белоомутского лесничества // Почвенно-экологические исследования в сосновых лесах Мещеры. М.: Наука, 1980. С. 25–85.
- Патраболова И.Г.* Биология вейника наземного в связи с возобновлением сосны в Бузулукском бору // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1953. 24 с.
- Персикова З.И.* Большой жизненный цикл шучки *Deschampsia caespitosa* L. // Учен. зап. МГПИ им. Потемкина. 1959а. Т. 100, вып. 5. С. 111–149.
- Персикова З.И.* Формирование и жизненный цикл некоторых дерновинных злаков // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1959б. № 3. С. 160–163.
- Персикова З.И.* Формирование дерновин и жизненный цикл белоуса торчащего // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1959в. Т. 64, вып. 5. С. 61–68.
- Писковацкова Н.П.* Возрастные состояния колокольчика сборного (*Campanula glomerata* L.) // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1972. № 8. С. 69–75.
- Писковацкова Н.П.* Колокольчик скученный (*Campanula glomerata* L.) // Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. М., 1983. Ч. 3. С. 53–56.
- Писковацкова Н.П.* Колокольчик скученный // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1980. Вып. 5. С. 156–168.
- Покровская Т.М.* Онторморфогенез и жизненная форма как индикатор среды на примере некоторых клеверов // Тр. МОИП. 1976. Т. 42. С. 156–166.
- Полякова Г.А., Малышева Т.В., Флеров А.А.* Антропогенное влияние на сосновые леса Подмосквы. М.: Наука, 1981. 144 с.
- Почвенно-экологические исследования в сосновых лесах Мещеры. М.: Наука, 1980. 300 с.
- Пошкурлат А.П.* Изменение морфологических признаков у лапчатки прямостоячей – *Potentilla erecta* (L.) Hampe // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1958. Т. 63, вып. 3. С. 113–126.
- Пошкурлат А.П.* Биология развития лапчатки прямостоячей – *Potentilla erecta* (L.) Hampe // Тр. Ленингр. хим.-фарм. ин-та. 1961. Т. 12. С. 37–48.
- Работнов Т.А.* О длительности жизни *Agasyllis latifolia* /MB/ Boiss и *Libanotis montana* All. // ДАН СССР. 1947. Т. 58, № 1. С. 62–64.
- Работнов Т.А.* Некоторые данные по биологии луговых сорняков: порезника горного и дягиля лекарственного // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1949. Т. 54, вып. 2. С. 61–67.
- Работнов Т.А.* Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. 1950а. Вып. 1. С. 465–483.
- Работнов Т.А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Геоботаника. Сер. 3. 1950б. Вып. 6. С. 7.
- Работнов Т.А.* К биологии порезника промежуточного // Тр. МОИП. Отд. биол. 1960. Т. 3, секц. бот. С. 22–228.
- Работнов Т.А.* Экология луговых трав. М.: Изд-во МГУ, 1985. 176 с.
- Раменский Л.Г.* Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз, 1938. 620 с.
- Романова В.А.,* Лунник оживающий // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1983. Вып. 7. С. 98–110.
- Рускова В.М.* Изменение морфологической структуры горошка лесного (*Vicia silvatica* L.) в зависимости от местобитания // Бюл. ГБС. 1962. Вып. 45. С. 59–69.
- Русыи Л.П.* Типы леса Серебряноборского опытного лесничества // Природа Серебряноборского лесничества. М.: Наука, 1974. С. 173–221.

- Рысин Л.П.* Типы леса Восточного Подмосквья // Леса Восточного Подмосквья. М.: Наука, 1979. С. 39–125.
- Рысин Л.П.* Природные условия // Леса Западного Подмосквья. М.: Наука, 1982. С. 5–17.
- Рысина Г.П.* К биологии прорастания семян и развития всходов некоторых лесных травянистых растений // Бюлл. ГБС АН СССР. 1967а. Вып. 64. С. 48–55.
- Рысина Г.П.* Экспериментальное изучение генеративной способности лесных травянистых растений // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1967б. № 5. С. 88–90.
- Рысина Г.П.* Ранние этапы онтогенеза лесных травянистых растений Подмосквья. М.: Наука, 1973. 216 с.
- Рысина Г.П.* К биологии прострела раскрытого в Подмосквье // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1981. Т. 86, вып. 3. С. 129–134.
- Савельева Л.И.* Характеристика некоторых почв южной части Мещерской низменности // Научн. докл. высшей шк. Биол. науки. 1977. № 8. С. 129–134.
- Савельева Л.И.* Типы сосновых лесов Белоомутского лесничества // Почвенно-экологические исследования в сосновых лесах Мещеры. М.: Наука, 1980. С. 5–24.
- Савиных Н.П.* Большой жизненный цикл и сезонное развитие *Veronica officinalis* L. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83, вып. 4. С. 123–133.
- Савиных Н.П.* Побегообразование и взаимоотношения жизненных форм в секции *Veronica* рода *Veronica* L. // Там же. 1979. Т. 84, вып. 3. С. 92–105.
- Савиных Н.П.* К вопросу о происхождении ползучих травянистых растений // Там же. 1986. Т. 91, вып. 1. С. 64–71.
- Саркисова-Федорова О.В.* К биологии еловых лесов // Очерки по фито-социологии и фитогеографии. М.: Новая деревня, 1929. С. 257–274.
- Сацыперова И.Ф.* Борщевик сибирский // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1975. Вып. 2. С. 124–136.
- Сергеев А.Е.* Белоус и его роль в смене луговых ассоциаций: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1953. 24 с.
- Серебряков И.Г.* Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Наука, 1952. 391 с.
- Серебряков И.Г.* Экологическая мор-
фология растений. М.: Высш. шк., 1962. 378 с.
- Серебряков И.Г., Серебрякова Т.И.* О двух типах формирования корневищ у травянистых многолетников // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1965. Т. 70, вып. 2. С. 67–89.
- Серебряков И.Г., Чернышева М.Б.* О морфогенезе жизненной формы у черники, брусники и некоторых болотных Ericaceae // Там же. 1955. Т. 60, вып. 2. С. 59–65.
- Серебрякова Т.И.* Побегообразование и жизненные формы некоторых овсяниц (*Festuca*) в связи с их эволюцией // Вопросы морфогенеза цветковых растений и строение их популяций. М.: Наука, 1968. С. 7–51.
- Серебрякова Т.И.* Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М.: Наука, 1971. 358 с.
- Серебрякова Т.И.* Жизненные формы и модели побегообразования наземно ползучих многолетних трав // Жизненные формы: Структура, спектры и эволюция. М.: Наука, 1981. С. 161–178.
- Серебрякова Т.И., Богомолова Т.В.* Модели побегообразования и жизненные формы в роде *Viola* (*Violaceae*) // Ботан. журн. 1984. Т. 69, № 6. С. 729–741.
- Серебрякова Т.И., Кагарлицкая Т.Н.* Большой жизненный цикл и эволюционные отношения жизненных форм некоторых видов *Veronica* L. секции *Pseudolysitachium* Koch. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1972. Т. 77, вып. 6. С. 81–98.
- Серебрякова Т.И., Павлова Н.Р.* Побегообразование, ритм развития и вегетативное размножение в секции *Potentilla* рода *Potentilla* (*Rosaceae*). Ботан. журн. 1986. Т. 71, № 2. С. 154–167.
- Серебрякова Т.И., Полющева Н.А.* Ритм развития побегов и эволюция жизненных форм в роде *Aconitum* L. // Там же. 1974. Т. 79, вып. 6. С. 78–97.
- Смирнов П.А.* Флора Приокско-террасного государственного заповедника // Тр. Приок.-террас. гос. заповедника. 1958. Вып. 2. С. 247.
- Смирнова О.В.* Онтогенез и возрастные группы осоки волосистой (*Saxeh pilosa* Scop.) и сныти обыкновенной (*Aegopodium podagraria* L.) // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М.: Наука, 1967. С. 100–113.
- Смирнова О.В.* Сныть обыкновенная // Биологическая флора Московской

- области. М.: Изд-во МГУ, 1974а. Вып. 1. С. 131–141.
- Смирнова О.В.* Особенности вегетативного размножения травянистых растений дубрав в связи с вопросами самоподдержания популяций. Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. М.: МГПИ, 1974б. С. 168–193.
- Смирнова О.В.* Медуница неясная // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1978. Вып. 4. С. 179–190.
- Смирнова О.В.* Осока волосистая // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1980а. Вып. 6. С. 66–74.
- Смирнова О.В.* Осока лесная // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1980б. Вып. 6. С. 58–62.
- Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Топорова Н.А.* и др. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф // Ценопопуляции растений. М.: Наука, 1976. С. 13–43.
- Смирнова О.В., Зворыкина К.В.* Копытень европейский // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1974. Вып. 1. С. 41–51.
- Смирнова О.В., Кагарлицкая Т.Н.* О двух типах жизненного цикла *Viola mirabilis* L. // Ботан. журн. 1972. Т. 57, № 5. С. 481–492.
- Смирнова О.В., Торопова Н.А.* Большой жизненный цикл *Galeobdolon luteum* Huds. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1972. Т. 77, вып. 1. С. 76–87.
- Смирнова О.В., Торопова Н.А.* Пролесник многолетний // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1975. Вып. 2. С. 111–123.
- Смирнова О.В., Черемушкина В.А.* Род хохлатка – *Corymbalis* Medic. // Там же. С. 48–72.
- Старостенкова М.М.* Материалы к изучению жизненного цикла ветреницы лютичной и ветреницы дубравной // Учен. зап. Моск. заоч. пед. ин-та, 1971. Вып. 29.
- Старостенкова М.М.* Род ветреница // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1976. Вып. 3. С. 120–138.
- Старостенкова М.М.* Адокса мускусная // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1980. Вып. 5. С. 147–155.
- Сугоркина Н.С.* Герань болотная // Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. М.: МГПИ, 1983а. Ч. 3. С. 8–11.
- Сугоркина Н.С.* Нивяник обыкновенный // Там же. 1983б. Ч. 3. С. 62–66.
- Тихонова В.Л.* Лапчатка прямостоящая // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1974. Вып. 1. С. 67–77.
- Трофимов Т.Т.* Вегетативное размножение хохлатки Галлера [плотной] (*Corymbalis halleri* Willd.) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1952. Т. 57, вып. 3. С. 68–76.
- Трофимов Т.Т.* Малый цикл роста и развития вороньего глаза обыкновенного (*Paris quadrifolia* L.) // Там же. 1956. Т. 61, вып. 3. С. 61–71.
- Федоров Ал.А., Кирпичников М.Э., Артюшенко З.Т.* Атлас по описательной морфологии высших растений. Стебель и корень. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 350 с.
- Фомичева Н.И., Алексеев Ю.Е.* Осока пальчатая // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1980. Вып. 6. С. 85–90.
- Хохряков А.П.* Некоторые особенности морфогенеза среднерусских *Rugolaseae* // Ботан. журн. 1961. Т. 46, № 3. С. 361–364.
- Царевская Н.Г.* Любка двулистная // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1975. Вып. 2. С. 11–17.
- Цибанова Н.А.* Жизненный цикл и возрастная структура ценопопуляций *Pulsatilla patens* (L.) Mill. в Северной степи // Ботан. журн. 1976. Т. 61, № 9. С. 1272–1276.
- Черненко Т.В.* Влияние эколого-фитоценологических факторов на кислоту обыкновенную // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87, вып. 5. С. 59–65.
- Шалыт М.С.* Подземная часть некоторых луговых, степных и пустынных растений и фитоценозов // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 205–447; 1952. Вып. 8. С. 71–139.
- Шалыт М.С.* Система жизненных форм степных растений // Учен. зап. Тадж. ун-та. 1955. Т. 6, вып. 1. С. 47–55.
- Шалыт М.С.* Методика изучения морфологии и экологии подземной части отдельных растений и растительных сообществ // Полевая геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. Т. 2. С. 369–447.
- Шалыт М.С., Калмыкова А.А.* Корневая система в основных почвенных типах

Украины // Ботан. журн. 1935. Т. 20, № 4. С. 357–410.

Шик М.М. Сезонное развитие травяного покрова дубравы // Учен. зап. МГПИ. 1953. Т. 73, вып. 2. С. 159–250.

Шорина Н.И. Строение зарослей папоротника-орляка в связи с его морфологией // Жизненные формы: Структура, спектры и эволюция. М.: Наука, 1981. С. 213–232.

Шорина Н.И. Особенности побегообразования *Oxalis acetosella* (Oxalidaceae) в онтогенезе // Ботан. журн. 1983. Т. 68, № 7. С. 896–907.

Шулькина Т.В. Типы жизненных форм и их значение для систематики *Samolus L.* // Там же. 1977. Т. 62, № 8. С. 1102–1114.

Шулькина Т.В. Жизненные формы в семействе *Samolaceae* Juss., их географическое распространение и связь с таксономией // Там же. 1978. Т. 63, № 2. С. 153–169.

Юрцев Б. Некоторые данные о корневых системах травянистых многолетних подмосковных широколиственных лесов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1951. Т. 56, вып. 4. С. 80–85.

Adams A.W. *Succisa pratensis* Moench // J. Ecol. 1955. Vol. 43, N 2. P. 709–719.

Beddows A.R. *Dactylis glomerata* L. // Ibid. 1959. Vol. 47, N 1. P. 223–239.

Böhm W. Methods of studying root systems. Berlin; Heidelberg; N.Y.: Springer, 1979. 188 p.

Chadwick M.J. *Nardus stricta* L. // J. Ecol. 1960. Vol. 48, N 1. P. 255–267.

Flower-Ellis J.G. Age structure and dynamics in stands of bilberry (*Vaccinium myrtillus* L.). Stockholm, 1971.

Gimingham C.H. *Calluna vulgaris* (L.) Hull. // J. Ecol. 1960. Vol. 48, N 2. P. 455–483.

Greg-Smith P. *Urtica* L. // Ibid. 1948. Vol. 36, N 2. P. 339–355.

Grevillius A., Wangerin W. Oxalidaceae // Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Spezielle Ökologie der Blütenpflanzen. B., 1927. Abt. 3, Lfg. 30.

Harper J.L. *Ranunculus* L. // J. Ecol. 1957. Vol. 45, N 1. P. 289–342.

Hepper F.N. *Silene nutans* L. // Ibid. 1956. Vol. 44, N 2. P. 693–700.

Kivenheimo V.J. Untersuchungen über die Wurzelsysteme der Samenpflanzen in der Bodenvegetation der Wälder Finnlands // Ann. zool. Fenn. 1947. Vol. 22, N 2. P. 1–180.

Kutschera L., Lichtenegger E. Wurzelatlas mitteleuropäischer Grünlandpflanzen. Stuttgart; N.Y.: Fischer, 1982. Bd. 1. 562 S.

Linkola K., Tiirikka A. Über Wurzelsysteme und Wurzelausbreitung der Wiesenpflanzen auf verschiedenen Wiesenstandorten // Ann. zool. fenn. 1936. Vol. 6, N 6. 207 p.

Metsävainio K. Untersuchungen über das Moorpflanzen // Ibid. 1931. Vol. 1, N 1. P. 1–417.

Mukerji S.K. 1936. Contributions to the autecology of *Mercurialis perennis* L. // Journ. Ecol., 1976. Vol. 24, N 1–2.

Ritchie J.C. *Vaccinium vitis idaea* L. // J. Ecol. 1955. Vol. 43, N 2. P. 701–708.

Ritchie J.C. *Vaccinium myrtillus* L. // Ibid. 1956. Vol. 44, N 1. P. 291–299.

Sagar G.R., Harper J.L., Plantago L. // Ibid. 1964. Vol. 52, N 1. P. 189–221.

Scurfield G. *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin // Ibid. 1954. Vol. 42, N 1. P. 225–233.

Shirrolls D.A. *Anemone nemorosa* L. // Ibid. 1985. Vol. 73, N 3. P. 1005–1020.

Simmonds N.W. *Gentiana pneumonanthe* L. // Ibid. 1946. Vol. 33, N 2. P. 295–307.

Wehsarg O. Wiesenkräuter. B., 1935.

УКАЗАТЕЛЬ ВИДОВ РАСТЕНИЙ

1. <i>Achillea millefolium</i> L. — Тысячелистник обыкновенный	114
2. <i>Achyrophorus maculatus</i> (L.) Scop. — Пазник крапчатый	33
3. <i>Aconitum excelsum</i> Rchb. — Борец высокий	71
4. <i>Actaea spicata</i> L. — Воронец колосистый	73
5. <i>Adoxa moschatellina</i> L. — Адокса мускусная	150
6. <i>Aegopodium podagraria</i> L. — Сныть обыкновенная	129
7. <i>Agrimonia pilosa</i> Ldb. — Репешок волосистый	74
8. <i>Agrostis tenuis</i> Sibth. — Полевика тонкая	171
9. <i>Ajuga reptans</i> L. — Живучка ползучая	152
10. <i>Alopecurus pratensis</i> L. — Лисохвост луговой	169
11. <i>Anemone nemorosa</i> L. — Ветреница дубравная	116
12. <i>A. ranunculoides</i> L. — Ветреница лютичная	117
13. <i>Angelica sylvestris</i> L. — Дудник лесной	35
14. <i>Antennaria dioica</i> (L.) Gaertn. — Кошачья лапка двудомная	139
15. <i>Anthoxanthum odoratum</i> L. — Колосок душистый	170
16. <i>Anthriscus silvestris</i> (L.) Hoffm. — Купырь лесной	37
17. <i>Asarum europaeum</i> L. — Копытень европейский	140
18. <i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth. — Кочедыжник женский	75
19. <i>Betula officinalis</i> L. — Буквица аптечная	77
20. <i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) P.В. — Коротконожка перистая	184
21. <i>B. silvaticum</i> (Huds.) P.В. — Коротконожка лесная	172
22. <i>Calamagrostis arundinacea</i> Roth. — Вейник тростниковидный	172
23. <i>C. canescens</i> (Web.) Roth. — Вейник сероватый	185
24. <i>C. epigeios</i> (L.) Roth. — Вейник наземный	185
25. <i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hull. — Вереск обыкновенный	187
26. <i>Campanula glomerata</i> L. — Колокольчик скученный	61
27. <i>C. latifolia</i> L. — Колокольчик широколистный	78
28. <i>C. persicifolia</i> L. — Колокольчик персиколистный	118
29. <i>C. rapunculoides</i> L. — Колокольчик рапунцелевидный	128
30. <i>C. rotundifolia</i> L. — Колокольчик круглолистный	62
31. <i>C. trachelium</i> L. — Колокольчик крапиволистный	79
32. <i>Carex digitata</i> L. — Осока пальчатая	163
33. <i>C. ericetorum</i> Poll. — Осока верещатниковая	164
34. <i>C. hirta</i> L. — Осока коротковолосистая	167
35. <i>C. pallescens</i> L. — Осока бледноватая	165
36. <i>C. pediformis</i> C.A. Mey — Осока стоповидная	166
37. <i>C. pilosa</i> Scop. — Осока волосистая	168
38. <i>C. silvatica</i> Huds. — Осока лесная	166
39. <i>C. vaginata</i> Tausch. — Осока влагалищная	168
40. <i>Carlina intermedia</i> Schur. — Колючник промежуточный	59
41. <i>Centaurea jacea</i> L. — Василек луговой	79
42. <i>C. phrygia</i> L. — Василек фригийский	80
43. <i>Chaerophyllum aromaticum</i> L. — Бутень душистый	80
44. <i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.) Scop. — Иван-чай обыкновенный	131
45. <i>Chelidonium majus</i> L. — Чистотел большой	59

46. <i>Chimaphila umbellata</i> (L.) Nutt. — Зимолобка зонтичная	
47. <i>Circaea alpina</i> L. — Двулепестник альпийский	188
48. <i>Clinopodium vulgare</i> L. — Пахучка обыкновенная	150
49. <i>Comarum palustre</i> L. — Сабельник болотный	120
50. <i>Convallaria majalis</i> L. — Ландыш майский	131
51. <i>Corydalis solida</i> (L.) Schwartz — Хохлатка плотная	132
52. <i>Crepis paludosa</i> (L.) Moench. — Скерда болотная	159
53. <i>Cynanchum vincetoxicum</i> (L.) Pers. — Ластовень обыкновенный	81
54. <i>Dactylis glomerata</i> L. — Ежа сборная	81
55. <i>Deschampsia caespitosa</i> (L.) P.В. — Луговик дернистый	174
56. <i>D. flexuosa</i> (L.) Trin. — Луговик извилистый	179
57. <i>Dianthus arenarius</i> L. — Гвоздика песчаная	175
58. <i>D. borbasii</i> Vand. — Гвоздика Борбаша	39
59. <i>D. fischeri</i> Spreng. — Гвоздика Фишера	41
60. <i>Draccephalum ruyschiana</i> L. — Змееголовник Рюиша	42
61. <i>Dryopteris filix-mas</i> (L.) Schott. — Шитовник мужской	82
62. <i>D. lanceolata-cristata</i> (Hoffm.) Alston — Шитовник ланцетно-гребенчатый	83
63. <i>D. linnaeana</i> C. Christ. — Голокучник Линнея	84
64. <i>Epipactis helleborine</i> (L.) Crantz. — Дремлик широколистный	120
65. <i>Equisetum pratense</i> Ehrh. — Хвощ луговой	85
66. <i>E. sylvaticum</i> L. — Хвощ лесной	134
67. <i>Festuca gigantea</i> (L.) Vill. — Овсяница гигантская	134
68. <i>F. ovina</i> L. — Овсяница овечья	177
69. <i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim. — Лабазник вязолистный	180
70. <i>Fragaria moschata</i> Duch. — Земляника мускусная	85
71. <i>F. vesca</i> L. — Земляника обыкновенная	153
72. <i>Caleobdolon luteum</i> Huds. — Зеленчук желтый	154
73. <i>Galium boreale</i> L. — Подмаренник северный	142
74. <i>G. mollugo</i> L. — Подмаренник мягкий	64
75. <i>G. schultesii</i> Vest. — Подмаренник Шультеца	65
76. <i>G. verum</i> L. — Подмаренник настоящий	66
77. <i>Gentiane pneumonanthe</i> L. — Горечавка легочная	66
78. <i>Geranium palustre</i> L. — Герань болотная	85
79. <i>G. sanguineum</i> L. — Герань кроваво-красная	86
80. <i>G. sylvaticum</i> L. — Герань лесная	87
81. <i>Geum rivale</i> L. — Гравилат речной	88
82. <i>G. urbanum</i> L. — Гравилат городской	88
83. <i>Gladiolus imbricatus</i> L. — Шпажник черепитчатый	90
84. <i>Glechoma hederacea</i> L. — Будра плющевидная	159
85. <i>Gnaphalium sylvaticum</i> L. — Сушеница лесная	142
86. <i>G. uliginosum</i> L. — Сушеница болотная	91
87. <i>Goodyera repens</i> (L.) R.Br. — Гудьера ползучая	91
88. <i>Helichrysum arenarium</i> (L.) Moenchu — Цмин песчаный	142
89. <i>Hepatica nobilis</i> Mill. — Печеночница благородная	56
90. <i>Hieracium murogum</i> L. — Ястребинка постенная	91
91. <i>H. pilosella</i> L. — Ястребинка волосистая	92
92. <i>H. pratense</i> Tausch. — Ястребинка луговая	154
93. <i>H. umbellatum</i> L. — Ястребинка зонтичная	92
94. <i>Hypericum maculatum</i> Crantz. — Зверобой пятнистый	93
95. <i>H. perforatum</i> L. — Зверобой продырявленный	121
96. <i>Jasione montana</i> L. — Букашник горный	57
97. <i>Jovibarba soboliferum</i> (Sims) Oriz — Молодило обыкновенный	57
98. <i>Jurinea cyanoides</i> (L.) Rchb. — Наголоватка васильковая	60
99. <i>Knautia arvensis</i> (L.) Coult. — Короставник полевой	42
100. <i>Koeleria glauca</i> L. — Тонконог сизый	44
101. <i>Laserpitium pruthenicum</i> L. — Гладыш прусский	44
102. <i>Lathyrus silvester</i> L. — Чина лесная	44
103. <i>Ledum palustre</i> L. — Багульник болотный	44
104. <i>Leontodon autumnalis</i> L. — Кульбаба осенняя	93

105. <i>L. hispidus</i> L. — Кульбаба шершавая	94
106. <i>Leucanthemum vulgare</i> Lam. — Нивяник обыкновенный	95
107. <i>Libanotis intermedia</i> Rupr. — Порезник промежуточный	47
108. <i>Linaria vulgaris</i> Mill. — Лянника обыкновенная	57
109. <i>Linnaea borealis</i> L. — Линнея северная	143
110. <i>Lunaria rediviva</i> L. — Лунник оживающий	122
111. <i>Luzula pallescens</i> (Wahlb.) Swartz. — Ожика бледноватая	95
112. <i>L. pilosa</i> (L.) Willd. — Ожика волосистая	96
113. <i>Lychnis flos-cuculi</i> L. — Горичвет кукушкин	95
114. <i>Lycopodium annotinum</i> L. — Плаун годичный	144
115. <i>L. clavatum</i> L. — Плаун булавовидный	145
116. <i>L. complanatum</i> L. — Плаун сплюснутый	145
117. <i>Lysimachia vulgaris</i> L. — Вербейник обыкновенный	122
118. <i>L. nummularia</i> L. — Чай луговой	145
119. <i>Majanthemum bifolium</i> (L.) F. W. Schmidt — Майник двулистный	123
120. <i>Melampyrum nemorosum</i> L. — Иван-да-марья	60
121. <i>M. pratense</i> L. — Марьянник луговой	60
122. <i>Melica nutans</i> L. — Перловник поникший	177
123. <i>Mercurialis perennis</i> L. — Пролесник многолетний	135
124. <i>Milium effusum</i> L. — Бор развесистый	178
125. <i>Moehringia trinervia</i> (L.) Clairv. — Мерингия трехнервная	145
126. <i>Molinia coerulea</i> (L.) Moench. — Молиния голубая	181
127. <i>Nardus stricta</i> L. — Белоус торчащий	182
128. <i>Neottianthe cucullata</i> (L.) Schlecht. — Неоттианта клобучковая	160
129. <i>Orobus vernus</i> L. — Сочевичник весенний	97
130. <i>Orthilisa secunda</i> (L.) House — Ортилия однобокая	189
131. <i>Oxalis acetosella</i> L. — Кислица обыкновенная	145
132. <i>Paris quadrifolia</i> L. — Вороний глаз четырехлиственный	124
133. <i>Pimpinella saxifraga</i> L. — Бедренец камнеломка	48
134. <i>Plantago lanceolata</i> L. — Подорожник ланцетный	98
135. <i>P. major</i> L. — Подорожник большой	98
136. <i>P. media</i> L. — Подорожник средний	98
137. <i>Platanthera bifolia</i> (L.) Rich. — Любка двулистная	160
138. <i>Poa nemoralis</i> L. — Мятлик дубравный	179
139. <i>Polygonatum multiflorum</i> (L.) All. — Купена многоцветковая	126
140. <i>P. odoratum</i> (Mill.) Druce — Купена душистая, или лекарственная	125
141. <i>Potentilla erecta</i> (L.) Raeusch. — Лапчатка прямостоячая	99
142. <i>Primula veris</i> L. — Первоцвет весенний	101
143. <i>Prunella vulgaris</i> L. — Черноголовка обыкновенная	155
144. <i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn. — Орляк обыкновенный	136
145. <i>Pulmonaria angustifolia</i> L. — Медунца узколистная	101
146. <i>P. obscura</i> Dumort. — Медунца темная	103
147. <i>Pulsatilla patens</i> (L.) Mill. — Прострел раскрытый (сон-трава)	105
148. <i>Pyrola media</i> Sw. — Грушанка средняя	191
149. <i>P. minor</i> L. — Грушанка малая	191
150. <i>P. rotundifolia</i> L. — Грушанка круглолистная	191
151. <i>Ranunculus cassubicus</i> L. — Лютик кашубский	107
152. <i>R. polyanthemus</i> L. — Лютик многоцветковый	107
153. <i>R. repens</i> L. — Лютик ползучий	156
154. <i>Rubus saxatilis</i> L. — Костяника	157
155. <i>Rumex acetosella</i> L. — Щавель малый, щавелек	58
156. <i>Sanicula europaea</i> L. — Подлесник европейский	107
157. <i>Saponaria officinalis</i> L. — Мыльнянка лекарственная	49
158. <i>Scabiosa ochroleuca</i> L. — Скабиоза желтая	49
159. <i>Scorzonera humilis</i> L. — Козелец приземистый	51
160. <i>Scutellaria galericulata</i> L. — Шлемник обыкновенный	126
161. <i>Sedum acre</i> L. — Очиток едкий	146
162. <i>S. telephium</i> L. — Очиток большой	161
163. <i>Senecio jacobaea</i> L. — Крестовник Якова, желтуха	107

164. <i>Silene alba</i> (Mill.) E.H.L. Krause – Смолевка белая	52
165. <i>S. dioica</i> (L.) Clairv. – Смолевка двудомная	126
166. <i>S. nutans</i> L. – Смолевка поникшая	52
167. <i>Solidago virgaurea</i> L. – Золотая розга	108
168. <i>Stachys sylvatica</i> L. – Чистец лесной	127
169. <i>Stellaria graminea</i> L. – Звездчатка злаковая	147
170. <i>S. holostea</i> L. – Звездчатка жестколистная	147
171. <i>S. nemorum</i> L. – Звездчатка дубравная	148
172. <i>Succisa praemorsa</i> (Gilib.) Aschers. – Сивец луговой	109
173. <i>Thalictrum aquilegifolium</i> L. – Василистник водосборolistный	109
174. <i>Th. minus</i> L. – Василистник малый	111
175. <i>Th. simplex</i> L. – Василистник простой	112
176. <i>Trientalis europaea</i> L. – Седмичник европейский	151
177. <i>Trifolium medium</i> L. – Клевер средний	137
178. <i>T. montanum</i> L. – Клевер горный	54
179. <i>Trollius europaeus</i> L. – Купальница европейская	112
180. <i>Urtica dioica</i> L. – Крапива двудомная	137
181. <i>Vaccinium myrtillus</i> L. – Черника	192
182. <i>V. uliginosum</i> L. – Голубика	193
183. <i>V. vitis-idaea</i> L. – Брусника	194
184. <i>Veratrum nigrum</i> L. – Чемерица черная	112
185. <i>Verbascum nigrum</i> L. – Коровяк черный	55
186. <i>V. thapsus</i> L. – Коровяк "медвежье ухо"	56
187. <i>Veronica chamaedrys</i> L. – Вероника дубравная	127
188. <i>V. incana</i> L. – Вероника седая	113
189. <i>V. longifolia</i> L. – Вероника длиннолистная	128
190. <i>V. officinalis</i> L. – Вероника аптечная	148
191. <i>Vicia cracca</i> L. – Горошек мышиный	138
192. <i>V. sylvatica</i> L. – Горошек лесной	139
193. <i>Viola arenaria</i> DC. – Фиалка песчаная	68
194. <i>Viola canina</i> L. – Фиалка собачья	68
195. <i>V. epipsila</i> Ldb. – Фиалка лесная	149
196. <i>V. hirta</i> L. – Фиалка опушенная	68
197. <i>V. mirabilis</i> L. – Фиалка удивительная	70
198. <i>Viscaria viscosa</i> (Scop.) Aschers. – Смолка обыкновенная	67

Примечание: названия видов растений даны по "Определителю растений Московской области" (Ворошилов, Скворцов, Тихомиров, 1966).

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
<i>Глава 1</i>	
ТИПОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЛЕСНЫХ БИОГЕО- ЦЕНОЗОВ – ОБЪЕКТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ	5
<i>Глава 2</i>	
ОСНОВНЫЕ ТИПЫ МОРФОСТРУКТУРЫ ПОДЗЕМНЫХ ОРГА- НОВ ЛЕСНЫХ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ	25
<i>Глава 3</i>	
МОРФОСТРУКТУРА ПОДЗЕМНЫХ ОРГАНОВ ВИДОВ ТРАВЯ- НОГО ПОКРОВА В ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВАХ	33
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	195
ЛИТЕРАТУРА	196
УКАЗАТЕЛЬ ВИДОВ РАСТЕНИЙ	204