

УДК 581.43; 581.502

*И.О. БАЙТУЛИН*

## РОЛЬ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ ВО ВЗАИМООТНОШЕНИЯХ МЕЖДУ РАСТЕНИЯМИ В ЦЕНОЗЕ

*(Институт ботаники и фитоинтродукции)*

Излагаются литературные данные по вопросам о роли корневой системы растений во взаимоотношениях в сообществах.

Изучение взаимоотношений компонентов в полидоминантных растительных сообществах является фундаментальным направлением фитоценологии, раскрывающим закономерностей сложения структуры и функционирования сообществ. На основе знания этих закономерностей строятся экспериментальные работы по созданию более продуктивных и устойчивых многовидовых растительных сообществ – культурфитоценозов различного назначения.

Нами были проработаны обширные литературные источники по этим вопросам и опубликование их будет полезным для будущих исследователей в области экспериментальной фитоценологии.

В перспективе развитие экспериментальной фитоценологии будет востребовано. Восстановление деградированных природных растительных сообществ, лесоразведение, рекультивация техногенно нарушенных земель, создание смешанных посевов в сельском хозяйстве становится необходимостью уже в нынешнее время. Это требует глубокого знания закономерностей взаимоотношений компонентов в каждом из этих случаях.

В процессе взаимоотношений растений важную роль играют морфофункциональные особенности корневых систем компонентов. Предлагаемый обзор литературных материалов посвящен именно этой проблеме.

Забегая несколько вперед, следует отметить, что Клементс, в опубликованной в 1929г. совместно с Уивером и Хенсоном работе, являющейся итогом 30 летних экспериментальных исследований взаимоотношений растений в сообществе, указывали на весьма важную роль корневых систем растений в их взаимоотношениях. Было отмечено, что корневая система растений часто играет большую роль во взаимоотноше-

ниях, чем надземная части, поскольку конкуренция из-за влаги и минеральных веществ ведется благодаря деятельности корневых систем. Кроме того, корневые выделения компонентов в полидоминантных сообществах могут оказывать непосредственное взаимное благоприятное или неблагоприятное влияние друг на друга или путем изменения состава ризосферы, химизма почвы.

Следует учесть, что наиболее крупные представители научной агрономии хорошо понимали, что именно от характера взаимоотношений растений в посевах не только между особями одного и того же вида, но и культивируемых растений с сорняками, зависит величина урожая. Вот почему целенаправленное экспериментальное изучение взаимоотношений между растениями в научной агрономии началось именно с изучения влияния сорняков на посевные растения.

А.Л.Модестов (1915) высказывал весьма любопытную мысль о значении сорняков, которые, как правило, развивают более глубоко проникающую в почву корневую систему, чем многие культурные растения и являются приготовителями путей для развития корневых систем культурных растений в глубоких толщах грунта. Их отмершие ходы являются путями проникновения для корней полевых культур. В этом смысле, писал А.П.Модестов (1915), «... сорные растения, столь вредные хозяину, являются в известном отношении и полезными ...». Эта мысль не лишена оснований. Еще в 1899г. Г.Н.Высоцкий отмечал, что с глубиной возрастает примесь  $\text{CaCO}_3$  и сопротивление грунта, а корни начинают развиваться лучше только в тех участках почвы, где встречаются более рыхлые полости, где меньше извести и связи между частицами менее прочны или где имеются готовые ходы червей, муравьев, трещины.

Конкурентный характер взаимоотношений сорных и культурных растений отмечался еще Ал.Болотовым (1773, 1779) и экспериментально изучался многими исследователями (Вольф, 1919; Струве, 1926; Кушниренко, 1928; Лещенко, 1928; Смирнова, 1928; Яковлева, Лещенко, 1930; Ритус, 1930; Чернышев, 1967; Воробьев, 1971 и др.). Результаты этих исследований показали, что характер взаимоотношений между сорными и культурными растениями меняется в зависимости от густоты стояния, влажности, питательных достоинств почвы, соотношений компонентов и биологии самих растений.

И.Н.Шевелев (1932), J.E.Weaver и F.E.Clements (1938) обратили внимание на то, что преимущество сорняков в угнетении культурных растений заключается в мощности их корневой системы. Изучая в полевых условиях взаимоотношения первичных культур с их типичными сорняками из вторичных культур (льна с рыжиком и с ячменем), И.В.Красавская (1930-1931), а в след за ней, работая с теми же растениями в условиях ящичных культур Ф.В.Быстриков (1931) обнаружили, что многие сорняки обладают более быстрым темпом развития корневой системы, мощным кустом, обильным плодоношением и другими преимуществами, обеспечивающими исход конкуренции. Быстрота развития растений на ранних стадиях является основным фактором, обеспечивающим успех в борьбе за существование.

В опытах Б.Г.Демиденко (1962) со смешанными посевами озимой вики и озимой ржи, корневая система озимой ржи при недостатке влаги углубляется почти в 2 раза быстрее, чем у вики и бобовый компонент сильно страдает от засухи. Поэтому он рекомендует «уравновесить» их рост и развитие в совместном посеве путем одновременного посева компонентов. Озимую вику в засушливой степи высевать на 15-20 дней раньше оптимального срока посева злаков.

А.В. Воеводина (1961, 1962) отмечала зависимость сильного размножения ряда сорняков (горчак розового, бодяка полевого, вьюнка полевого) и угнетение ими посевных растений от особенностей строения их корневой системы. Благодаря способности развивать корневые отпрыски от горизонтальных корней, большей устойчивости корней к воздействиям неблагоприятных условий (недостатку воды, засоленности почвы, гербицидам и низкой температуре почвы),

эти виды сорняков обладают преимуществами в конкурентной борьбе с культурными растениями.

По И.В. Красовской (1930-1931) при избытке легкоусвояемых питательных веществ в почве, главное значение во взаимоотношениях компонентов в смешанных посевах имеет мощность их куста, а корневая система играет лишь пассивную роль. Растения, обладающие более мощным кустом затеняют своего конкурента, а затенение является одним из сильно действующих факторов. При нехватке же питательных веществ в почве, определяющая роль принадлежит способности корневой системы усваивать питательные вещества из бедной почвы.

Распространено мнение, что в смешанных посевах лучше развивается тот компонент, который менее требователен к плодородию почвы, удобрению, обладает быстрым темпом роста и развития, способностью за короткий срок построить основную массу урожая и поглотить большую часть питательных веществ из субстрата. Лучшее развитие одного вида растений в смешанном посеве, по его мнению, достигается благодаря конкурентоспособности вида, за счет подавляемого им компонента; угнетающий вид, включенный в травосмесь, своим урожаем компенсирует дефицит урожая угнетенного вида (Филатов, 1945-1946).

По Л.Г. Добрунову (1935) доминантность компонентов в одних и тех же смешанных посевах зависит от степени плодородия почвы. Так в смешанных посевах на удобренном фоне конопля угнетает овес и в еще большей степени лен. На неудобренном же фоне конопля угнетается льном и в еще большей степени овсом.

Известна сильная отзывчивость луговых злаков на азотное удобрение (Лебедев, Боровская, 1961; Лебедев, Мельник, 1965). При повышении доз минеральных удобрений происходит изменение состава травостоя на культурном пастбище, значительно увеличивается доля злаков (Лопатин, 1964).

Посевы культурных растений обладают основными свойствами фитоценоза и считаются культурными фитоценозами (Сукачев, 1935; Бялович, 1936 и мн.др.), но как фитоценозы они изучены крайне слабо. Между тем, как отмечал А.П.Шенников (1951), важность фитоценотического изучения посевов культурных растений для биологического обоснования рациональной агротехники неоспорима и начинает осознаваться все

отчетливее. Однако, методы изучения ценозов культурных растений не должны сводиться к обычным геоботаническим исследованиям, как это, по существу, предлагает Ал.Петров (1955). При изучении агрофитоценозов главное внимание должно быть уделено экспериментальному методу (Шенников, 1921), чтобы в конечном итоге полученные данные помогли бы добиться определенного хозяйственного эффекта (Камышев, 1939).

Факты повышения продуктивности культур при смешанном посеве отмечались еще Ч.Дарвиным (1859). Это объясняется тем, что в смешанных посевах, растения разных видов не только меньше конкурируют, чем в чистых посевах, но и может иметь место сотрудничество между разными видами.

Сотрудниками лаборатории экологии растений института экспериментальной ботаники АН БССР под руководством профессора И.Н.Рахтеенко проводились обширные исследования закономерностей взаимоотношений между бобовыми и небобовыми растениями (Кауров, 1967, 1969, 1970а, 1979б; Рахтеенко, Якушев, Кауров, Мартинович, 1972) – овса с сераделлой, с люпином и с соей, ячменя с горохом, сераделлы и гречихи с люпином. Во многих случаях урожай зеленой и сухой массы на единицу площади смешанных посевов был на 15-30% выше, а урожай зерна каждого компонента на 15-25% (гречихи с люпином – на 15-35%) выше, чем в чистых посевах.

А.Л.Гиренко, А.А.Бабич (1967) отмечают повышение синтеза хлорофилла в листьях кукурузы при совместном посеве ее с бобовыми растениями. Е.И.Гуляев, Г.А.Ронсаль (1966) отмечает повышение содержания общего и белкового азота, хлорофилла, сахаров и аскорбиновой кислоты в листьях кукурузы, посеянных совместно с соей и вигной и заметное снижение этих показателей при совместном посеве с чинной и нутом.

Еще в своих ранних работах А.П.Шенников (1939) подвергал критике одностороннее понимание межвидовых взаимоотношений растений в смеси только как конкурентные и указывал, что существует и благоприятствование между разными видами.

Характер взаимоотношений компонентов в смешанных посевах и лесных насаждениях зависят не только от биологических их свойств, но и условий среды, применяемой агротехники от

Ph среды (Каменоградская, 1930), сроков посева (Турцева, 1951), густоты стояния (Корякина, 1951а), процентного соотношения компонентов (Суворова, 1973), способов посева (Исмагулов, Ткаченко, 1970; Петракиева, 1970 и др.). Так по мере увеличения участия злакового компонента в смешанном посеве гороха с овсом, наблюдается снижение урожая зерна гороха (Bengtsson, 1973), а в смешанном посеве нута с пшеницей – уменьшение массы клубеньков (Singh Ram, 1972). Разные приемы агротехники, оказывая неодинаковое влияние на развитие компонентов, могут создавать преимущество одному из компонентов и усугублять неблагоприятную обстановку другого компонента.

Исследования В.М.Понятовской (1942), В.Ф.Корякиной (1964) показали, что костер безостый испытывает благоприятное влияние люцерны синей в совместном посеве и является устойчивым компонентом в травосмеси. Однако, как показали опыты Г.М.Пикаловой (1966), при выращивании на каменноугольной золе, представляющей бесструктурную пылеватую массу с очень бедной питательными веществами, конкурентоспособность костра безостого против люцерны синей-гибридной в травосмеси снижается и злаковый компонент, особенно во втором и третьем годах вегетации бывает угнетенной, чем в чистом посеве. Только на четвертом году вегетации наблюдается постепенное выпадение люцерны из травостоя в связи со старением. В этот происходит усиление вегетативного возобновленного костра безостого.

В травосмесях складываются более благоприятные условия для роста и развития компонентов не только в надземной сфере, но и в подземной. Как отмечает Н.Г.Иовенко (1939) люцерна, благодаря своей мощной корневой системе, способствует созданию более крупных скважин, необходимых для нормальной водопроницаемости и улучшению воздушного режима, особенно в более глубоких слоях почвы. Многолетние рыхлокустовые злаки способствуют созданию резко выраженного средне- и мелкозернистой структуры, обуславливающий оптимальный водно-воздушный режим почвы для развития корневой системы. Поэтому в бобово-злаковых смешанных посевных создается нормальный водно-воздушный режим в корнеобитаемом слое почвы.

Характер взаимоотношений растений (как внутривидовых, так и межвидовых) в посевах

проявляется не только в изменении роста и развитии надземных органов, но и подземной сферы. По данным Ю.Бланкфельда, А.Пискарева (1951) при посеве под озимую рожь, которая с весны развивается довольно интенсивно, люцерна сильно затеняется, а при посеве под покров яровой пшеницы, корни которой растут вначале в 2,5 раза быстрее, чем у люцерны, быстро иссушаются поверхностные слои почвы. Это приводит к ослаблению развития корневой системы люцерны. Наилучшие условия для развития люцерны создаются при посеве под покров проса в связи с лучшей освещенностью травостоя, способствующего более интенсивному развитию корней люцерны.

В люцерно-злаковых травосмесях корневая система бобового компонента часто бывает развита сильнее, чем в чистых посевах (Гриценко, 1948; Сметанников, 1950).

Таким образом в бобово-злаковых травосмесях компоненты вступают между собою в весьма сложные взаимоотношения. Совместимость компонентов, в результате которой достигается долговечность агрофитоценоза и его производительность, во многом определяется биологическими свойствами компонентов, проявляющимися в конкретных условиях их возделывания. Характер межвидовых взаимоотношений компонентов в смешанных посевах во многом определяется и биологическими свойствами их корневых систем.

В смешанных культурах биологически совместимых видов (например, дуба с липой, клена с дубом, лиственницы с елью, сосны с березой, ели с осинкой) корневые системы компонентов развиваются мощнее, проникают в почву значительно глубже, распределяются более равномерно, а корненаселенность почвенных горизонтов возрастает в 1,5-2 раза, чем в чистых. В таких насаждениях создаются более благоприятные условия для корневого питания, поэтому корневые системы функционируют более продуктивно и меньшая по весу корневая масса может обеспечить потребность большей надземной массы, чем в чистых насаждениях. Межвидовые связи компонентов при определенных сочетаниях видов могут играть более существенную роль в корневом питании, чем внутривидовые и при правильном подборе компонентов интенсивность поглощения корнями элементов минерального питания может возрастать в 1,5-2 раза (Рахтеенко, Якушев, Кауров, Мартинович, 1972).

Если виды обладают неодинаковым сезонным ритмом роста физиологически активных корней, то биологическая их совместимость в смешанных культурах возрастает. Это связано с тем, что в периоды интенсивного роста корней происходит и максимальное поглощение элементов минерального питания и воды. Поэтому если у компонентов в смешанных культурах максимумы и минимумы роста физиологически активных корней, интенсивности поглощения и выделения веществ этими корнями будут протекать в разные сроки, то происходит ослабление конкурентных взаимоотношений между ними и более равномерное расходование запасов питательных веществ и воды из почвы (Рахтеенко, Якушев, Кауров, Мартинович, 1972).

Все изложенное показывает на значение роли корневой системы во взаимоотношениях высших растений при их совместном произрастании. Характер размещения корней компонентов в многовидовых фитоценозах играет безусловно важную роль в межвидовых взаимоотношениях, в распределении сферы потребления влаги и питательных веществ. При этом следует четко различать понятия о ярусности ветвления корней и корневую насыщенность почвы.

М.С.Шалыт (1952) под ярусом ветвления подразумевал протяженность главного корня, где наиболее высока интенсивность его ветвления. Так, у *Artemisia sublessingiana* автор различает два резко выраженных яруса ветвления корней - приповерхностный и нижний. Первый ярус ветвления он связывает с гумусовым горизонтом (0- 25см), хотя большинство отходящих здесь боковых корней проникают на глубину до 60см и образуют четко выраженную верхнюю зону максимального насыщения почвы корнями. На наш взгляд из этого следует что, мощность слоя почвы, в пределах которой происходит более интенсивная и высокая степень ветвления, надо отнести к категории яруса ветвления. Отходящие из определенного яруса ветвления крупные боковые корни выходят за пределы этого яруса, осваивают глубь лежащие толщи почвы и увеличивают ее корневую насыщенность. Толщу почвы, резко отличающуюся высоким содержанием корней, надо отнести к категории зоны максимального насыщения почвы корнями.

Разделение сферы потребления эдафических условий связано с дифференсацией корневой си-

стемы компонентов по степени углубления в почвогрунт. Однако вопрос о подземной ярусности растительных сообществ в литературе освещен очень слабо как в теоретическом плане, так и относительно разработки методики исследования.

Н.А. Димо, Б.А. Келлер одни из первых обратили внимание на сочетание в фитоценозах растений с различной глубиной проникновения корневой системы. Это положение со временем способствовало сложению представлений о ярусном расчленении корневой системы в растительных сообществах, что находило в той или иной степени отражение в ряде ранних публикациях.

Анализируя ярусный характер сложения надземной сферы растительности Стрелецкой степи, В.В. Алехин высказал предложение о возможном ярусном сложении и ее подземной части. Эта точка зрения со временем находила все больше сторонников. Многие исследователи на основе собственных наблюдений приводили убедительные доказательства о сочетании в фитоценозах растений с различной глубиной проникновения корневой системы, о ярусном расчленении корневой системы растительных сообществ самых разнообразных природных зон и типов местообитания.

Основные черты ярусного сложения подземной сферы фитоценозов определяются степенью углубления корневой системы слагающих их компонентов. Чем больше видовой состав фитоценоза, тем острее необходимость повышения степени дифференциации компонентов по глубине проникновения их корневой системы. Дифференциация компонентов по степени углубления их корневой системы, а также характер ветвления корней у длительно вегетирующих растений, когда зоны интенсивного ветвления служат преимущественно сезонно действующим аппаратом, способствуют использованию компонентами условий эдафической среды с неодинаковой интенсивностью во времени и в пространстве. Вертикальное расчленение подземной сферы фитоценозов определяется одновременным действием многих факторов. (Байтулин, 1984).

В полидоминантных растительных сообществах ярусность сложения подземной их сферы является закономерным явлением. При этом, степень дифференциации корневой системы компонентов растительных сообществ по глубине проникновения в почвогрунт находится в прямой зависимости от условий окружающей среды и

связанной с этим видовой насыщенностью ценоза. Чем благоприятнее условия среды и выше видовая насыщенность растительного сообщества на автотрофных почвах, тем выше и степень дифференциации составляющих ее компонентов по глубине проникновения корневой системы (Байтулин). Высокая степень дифференциации компонентов растительного сообщества по глубине проникновения корневой системы имеет важное ценобиотоническое значение - обуславливает относительно дифференцированное по времени и в пространстве эффективное использование условий эдафической среды компонентами. Поэтому дальнейшее глубокое изучение экоморфоза корневой системы растений природной флоры, закономерностей подземной ярусности растительных сообществ и сочетаемости компонентов в растительных сообществах будет иметь исключительное важное практическое значение в деле реконструкции природных растительных сообществ в целях повышения их продуктивности. Кроме того, корни компонентов пустынно-растительных сообществ имеют не одинаковую глубину проникновения (Байтулин, 1984).

Большое значение во взаимоотношениях между совместно произрастающими видами растениями выполняют роль их специфические корневые выделения. Понятие химическое взаимовлияние растений или аллелопатия впервые было внесено в науку австрийским ученым Хансом Молишем (Molisch. 1937), который в своей монографии убедительно показал, что растения могут оказывать влияние друг на друга на расстоянии «химическим» путем. Как отмечают Г.А. Санадзе, Е.Е. Овчаров (1966), этапное значение исследований Молиша заключается в идентификации химической природы активного фитоэкскрета» и установление его конкретной физиологической активности во взаимодействующей системе донор-медиаторреципиент.

Продукты метаболизма одних видов растительного организма- колины, как называл их G. Grummer (1955), оказывают специфическое действие на другие.

А.М. Гродзинский (1966) под аллелопатией понимает круговорот физиологически активных веществ в биоценозе. Начальным этапом этого является образование и выделение активных веществ, на втором этапе – накопление, превращение и расходование колинов в среде, а третий этап – включает поглощение колинов из среды ценоза

другими компонентами или теми же растениями. Так многообразные физиолого-биохимические взаимодействия видов растений в сообществах.

С.И.Чернобривенко, В.И.Шанда (1966) считают, что термин «алделопатию», происходящий от древнегреческих слов аллело – взаимный, пати – воздействие, «в сущности ничего не говорит о биохимическом взаимовлиянии растений и его можно понимать в самом широком смысле» и в русском языке имеется равнозначное ему слово взаимодействие. Поэтому авторы рекомендуют избегать употребление термина «аллелопатия» в русских текстах, заменив его термином взаимовлияния, добавляя к нему слово биохимическое в тех случаях, когда речь идет только о химических взаимовлияниях компонентов сообщества друг на друга.

Putnam Alan R., Defrank Joseph, Barnes Jane P. (1983) установили, что в штате Мичиган (США) наивысшим аллелопатическим потенциалом обладают рожь, мягкая пшеница, сорго и ячмень. В их опытах они убивали эти растения контактными гербицидами или подбором срока сева обеспечивали их естественную гибель от мороза, позволяя растительным остаткам затем сохраняться на поверхности почвы. После 30-60-дневного интервала такая технология на 95% снижала засорение полей сорняками как *Panicum*, *Echinochloa*, *Setaria*, *Amaranthus*, *Ambrosia*, *Chenopodium*.

Отмечается особенно высокая аллелопатическая активность *Ambrosia psilostachya*, под действием экстрактов его всхожесть семян многих видов растений уменьшалась в среднем на 19,5%, а рост всходов в среднем на 56,8% (Dalrymple, Rogers, 1983).

Высшие растения, как отмечал S.C.Varma (1938), извлекая из почвы различные элементы питания и выделяя через корни ядовитые вещества, производят некоторые изменения в субстрате, создают вокруг себя определенное биологическое окружение, благоприятное или вредно взаимодействующее на другие сообитатели. Обширные экспериментальные исследования, проведенные в этом направлении в разных странах мира неоспоримо подтвердили, что во взаимоотношениях между компонентами в смешанных посевах важная роль принадлежит деятельности их корневых систем. Между растениями в посевах происходит обмен веществ как в результате

частичного отмирания органов и целых растений, так и корневых выделений.

Корневые и другие выделения, по С.И.Чернобривенко (1956) не просто ненужные отбросы, а одно из важнейших средств при помощи которого растения обеспечивают процветание своего вида. Это достигается, с одной стороны, путем изменения окружающей среды, а с другой - путем непосредственного биохимического воздействия на мешающие им растения других видов. Причем он подчеркивает избирательный характер этих воздействий.

По Г.В.Ермилову (1946б) в смешанных посевах виды, обладающие быстрым темпом начального развития, благодаря деятельности корневой системы, производят те изменения в субстрате, которые неблагоприятно действуют на развитие отставших в росте всходов других видов. Однако исследованиями Б.С.Мартынович (1954), И.Н.Рахтеенко (1963) было установлено, что корневые системы березы и осины растут значительно быстрее, проникают в почво-грунт глубже, но в то же время отмирают быстрее, чем у сосны и ели, улучшая лесорастительные свойства уплотнения почвы.

З.Ф.Цедик-Томашевич (1951), причину вытеснения из смешанного посева озимой пшеницы озимой рожью, наблюдающегося в ее опытах (Горки Ленинские, Московской обл.) видит в том, что рожь в процессе обмена веществ выделяет вещества, вредно действующие на озимую пшеницу. В.И.Свинарев, Е.В.Баранникова (1956) отмечают, что находящиеся под слоем воды корни риса выделяют в окружающую среду вещества, сходные по своим действиям с антибиотиками, вырабатываемыми микроорганизмами. Эти выделения оказывают угнетающее действие на конкурентные виды, в частности просянку.

В опытах А.Н.Кремниной, Б.А.Прониной (1965) корневые выделения кукурузы уменьшают число, вес и азотфиксирующую активность клубеньковых бактерий сои, в смешанном посевах, но увеличивают на 10-200раз число бактерий в прикорневом слое сои, способствуют уменьшению в растениях сои, но при этом содержание общего азота и увеличению водно-растворимых углеводов.

Между компонентами в фитоценозах не всегда происходит ожесточенная конкуренция за условия жизни. Наблюдается и взаимоблагоприятное воздействие компонентов в поглощении

необходимых элементов минерального питания почвы. Убедительные примеры положительного влияния выделений одних растений на развитие других компонентов при совместном произрастании приведены в монографиях Р.И.Чернобрювенко (1956), Г.Грюммер (1957) и подтверждено многочисленными экспериментальными исследованиями. Общеизвестно, воздействие корневых выделений растений даже на трудно растворимые минеральные вещества почвы, благодаря чему растения могут существенно изменить химизм почвы и тем самым оказать влияние на корневое питание совместно произрастающих растений.

Корневые выделения одних растений могут быть использованы другими, совместно с ними произрастающими растениями (Virtanen, 1934; Ахромейко, 1936). Особенно много имеется утверждений о наличии выделений через корни в почву связанного азота представителями семейства бобовых, которые используются злаковыми компонентами в травосмесях (Virtanen, 1934; Virtanen, Hausen, 1935; Nicol, 1936; Прянишников, 1937; Tamm, Schendel, 1954, Wagner, 1954a и мн. др.). Работами А.] Virtanen, S. Hausen (1935) было установлено более энергичное выделение корнями бобовых связанного азота на ранних стадиях развития растений, что исключает предположение и возможности обогащения среды азотом только вследствие отмирающих корней бобовых.

В.Р.Вильямс (1937) считал, что азот, накапливаемый клубеньковыми бактериями на корнях бобовых, может быть использован только после подъема пласта культурами, выращиваемыми после распашки трав.

В опытах П.И.Ромашов (1936) с песчаными и почвенными культурами в вегетационных сосудах Митчерлиха злаковые (тимopheевка, овес, костер безостый, ежа сборная, райграс английский и др.) подсеянные к бобовым (клеверу красному, клеверу белому, люцерне синей и гороху) развивались не лучше, чем в чистых культурах.

Опыты П.И.Ромашова (1936, 1937, 1939) дали основание ему утверждать, что бобовые при нормальном их развитии не выделяют азота в окружающий субстрат в таком количестве, чтобы наблюдалось практически заметное его использование небобовыми компонентами в смешанных посевах. К таким же заключениям приходят ряд других авторов.

Так W.M. Willoughby (1954) в течении 6 лет (1946-1951), изучая причины выпадения райграса виммера (*rigidum*) на 3-4 году жизни в смеси с клевером подземным (*Trifolium subterraneum*) в южной Австралии пришел к выводу, что причина выпадения райграса из травосмеси заключается в его недостаточном азотно-фосфорном питании, благодаря преимуществу бобового компонента в добыче азотного питания.

Е.А.Соколовой (1966) отмечаются некоторые изменения морфологоанатомического строения компонентов в смешанном посеве кукурузы с бобами (увеличение мощности хлоренхимы), часто в сторону усиления ксероморфности (увеличение количества устьиц, толщины листовой пластинки, столбчатой паренхимы). Автор рассматривает это явление как приспособительную реакцию к недостатку влаги при напряженном водном режиме, происходящей в опытах, где имеется обычно большое количество крупных растений.

В опытах Ф.И.Филатова (1946), проведенных в условиях Юго-Востока СССР, житняк и пырей американский давали меньший урожай в смеси с люцерной и большой с эспарцетом, чем в чистых посевах. Он отмечал, что это отнюдь не происходило от того, что люцерна не накапливает, а эспарцет накапливает азот в почве. Житняк, пырей и костер давали большой урожай даже при совместных посевах с волоснецом, чем в чистых посевах, хотя на корнях волоснеца не поселяются клубеньковые бактерии, фиксирующие азот из воздуха.

В опытах Е.И.Гуляева и Г.А.Ронсаль (1966) корневые выделения вигны и сои стимулировали рост кукурузы, а колины чины и нута угнетали рост кукурузы.

По данным Е.Мишустина и А.Наумовой (1954) при многолетнем возделывании люцерны в почве накапливается сапонин, содержащийся в значительных количествах в корнях люцерны. Накопление сапонина в почве подавляет микробиологическую активность и весьма неблагоприятно действует на развитие хлопчатника. Однако ежа сборная, райграс высокий и яровая пшеница, высеянные в почву из под четырехлетнего люцерника, не испытывают заметного угнетения.

В литературе имеется немало утверждений о благоприятном влиянии бобовых трав на условие и фосфорного питания злаковых компонентов

в смешанных посевах. (Домонтович, Шестаков, 1929; Ахромейко, 1936; Рахтеенко, Минько, 1969).

Причину улучшения усвоения фосфорных удобрений овса и проса при совместном посеве с гречихой, горчицей и люпином К. Домонтович, А.Г. Шестаков (1929) объясняют тем, что корневые выделения последних трех видов растений обладают кислыми свойствами, поэтому увеличивают растворимость и усвояемость фосфорных удобрений.

По предположениям Е.А. Соколовой (1966) причина, наблюдаемого в ее опытах, лучшего снабжения кукурузы фосфором, калием и магнием при совместном посеве с конским бобом объясняется тем, что благодаря хорошей усвояющей способности мощной стержневой корневой системы бобов трудно-растворимых соединений, растения обильно извлекают фосфор и другие соединения из глубинных слоев, избытки которых выделяются в верхние слои почвы и поглощаются мочковатой корневой системой кукурузы. Однако, автор не изучала непосредственно корневые системы компонентов и к сожалению не обратилась к литературным источникам. На самом же деле корневая система кормовых бобов развита слабее, чем у ряда других однолетних бобовых культур и значительно слабее, чем у кукурузы. Улучшение условий фосфорного питания кукурузы при совместном посеве с люпином, фасолью, конскими бобами и горохом на минеральную смесь, где источником фосфора является фосфорит, А.И. Тютюнников, Т.А. Трофимова (1966) объясняет это тем, что кукуруза использует часть фосфора, выделенного корнями бобовых компонентов.

В опытах Н.Н. Дзюбенко (1967) в песчаной культуре корневые выделения кукурузы в смешанных с бобовыми растениями посевах тормозили рост клубеньков на корнях кормовых бобов, нута, гороха и сои. Было выделено вещество фенольной природы из корней кукурузы, которое, по мнению автора, угнетающе действует на развитие *Bacterium radicosolla* и тормозит развитие клубеньков на корнях бобовых культур.

Одним из проявлений активности корневых выделений – колинов является почвоутомление, происходящее в результате длительной монокультуры. Так при более 2-4 летней монокультуре гороха и вызванного этим почвоутомление, происходит загнивание проросших семян, гибель

проростков до появления на поверхности, растрескивание и побурение нижней части растений, загнивание корневой системы и уменьшение количества клубеньков. Опыты с термической стерилизацией в автоклаве почвы оказались эффективными. Это указывает на то, что причиной почвоутомления является накопление в почве патогенных микроорганизмов (Нинути Киеюки, Окуну Синдзи, 1965).

Кроме того, колины сами по себе могут оказывать фитоинтоксикацию растений. Как показали исследования А.М. Гродзинского (1970) в заповеднике Стрелецкая степь под монодоминантными микрогруппировками костра безостого, пырея ползучего, житняка гребневидного, караганы кустарниковой и др. происходит прогрессирующее к аутоинтоксикации растений. Установлена ярко выраженная аутоинтолерантность липы мелколистной (Баранецкий, 1973).

Под отдельными деревьями сосны веймутовой, сосны обыкновенной и др. происходит накопление колинов, обуславливающих произрастание растений-спутников, создающих концентрические зоны специфической травянистой растительности вокруг этих деревьев (Гродзинский, Гайдамака, 1971). Корневые выделения обладают ощутимым стимулирующим рост действием, вызывает интенсивный рост корней – акцепторов (Рахтеенко, Якушев, Кауров, Мартинович, 1972-73).

Изучая с помощью радиоактивных изотопов фосфора и кальция взаимоотношения некоторых кормовых растений в чистых посевах и травосмесях, С.С. Шаин, В.М. Кашманова, М.А. Мельникова и А.В. Мотова (1957) установили, что часть поглощенных растениями питательных веществ выделяется их корнями и вновь используется не только микроорганизмами, но и соседними растениями того же вида и других видов.

Передача радиоактивного фосфора от одного растения к другому через их корневые системы протекает с большей скоростью (Шаин, Кашманова, 1959; Николаев, 1963; Власюк, Гродзинский, Саддулаев, Савченко, 1966; Минько, 1971; Рахтеенко, Якушев, Кауров, Мартинович, 1972), причем миграция минеральных веществ из одного вида растений в другой часто протекает значительно быстрее, чем между растениями одного и того же вида. Как отмечают И.Н. Рахтеенко, Б.И. Якушев, И.А. Кауров, Б.С. Мартино-



вич (1972) в смешанных насаждениях радиоактивный фосфор поступает из липы в дуб в 2-3 раза быстрее, чем из дуба в дуб или из липы в липу.

С.С.Шаин, В.М.Кашманова (1959) путем внесения  $\text{Na}_2\text{HPO}_4$  меченого радиоактивными изотопом фосфора ( $\text{P}^{32}$ ) или  $\text{CaC}^{12}$  меченого радиоактивным изотопом кальция ( $\text{Ca}^{45}$ ) в глубокие слои почвы в ящичных культурах (100см) клевера красного и тимофеевки луговой установили, то глубоко проникающие в почву корни многолетних бобовых и злаковых трав хотя и составляют небольшую часть всей корневой системы, выполняют громадную роль по снабжению всех органов растений, интенсивно поглощая питательные вещества и перекачивая их из глубинных слоев подпочвы в поверхностный в течении всей вегетации растений. Причем как в чистых, так и в смешанных посевах растения питаются не автономно. Растения, не развивающие глубоко проникающую корневую систему используют корневые выделения других со обитателей с глубоко проникающей корневой системой.

В опытах W.F.Woods, K.Brock (1964) радиоизотопы  $\text{P}^{32}$  и  $\text{Ca}^{45}$ , введенные в пни семи растений красного клена были обнаружены в листьях 19 видов растений, произрастающих в радиусе до 7,5м от донора. Перенос веществ от одних видов растений к другим, по мнению автора может происходить как в результате поглощения одними видами – акцепторами корневых выделений других видов донора, а также и через микоризных грибов.

Механизмы взаимоотношений между компонентами в смешанных посевах весьма сложные. Исследованиями В.И.Мереновой и А.М.Кузина (1954) установлено, что высшие растения способны усваивать углерод клетчатки высокомолекулярных белков даже в стерильных условиях. По В.Ф.Купревич (1954) это происходит благодаря способности высших растений переводить сложные органические соединения в легко растворимые и пригодные для усвоения формы при помощи ферментов, выделяемых корнями. Факты выделения корнями высших растений ряда ферментов, как следствие их нормальной физиологической функции, переводящих органические вещества почвы в легкодоступные для растения формы; убедительно доказаны исследованиями В.Ф.Купревич (1949), Н.А.Красильникова (1952), А.Л.Курсанова (1954), Е.И.Ратнер (1954) и др.

Иногда органические вещества корневых выделений обладают физиологической активностью (Купревич, 1949, 1951, 1954; Красильников 1952, Курсанов, 1954; Ратнер, 1954; Martin, 1956; Гринева, 1961), способны проникать в растения (Красильников, 1951; Холодный, 1951; Шавловский, 1954; Winter, 1960; Филиппович, 1966) и вызывать изменения в обмене веществ (Zastuca, 1955 Филиппович, 1966), поглощении питательных веществ (Филиппович, 1963).

В вегетационных опытах В.П.Иванова (1962) с кукурузой и кормовыми бобами при их совместном выращивании в одном сосуде производилась подкормка растений радиоактивной углекислотой ( $\text{C}^{14}\text{O}_2$ ) в отдельные фазы развития и в разное время суток. При этом в одних опытах подкармливались растения кукурузы, в других, наоборот, подкармливались бобы, но не подкармливалась кукуруза. В результате обнаружена взаимная обменяемость корневыми выделениями между кукурузой и кормовыми бобами, что указывает на их взаимовлияние друг на друга через корневые системы. В смешанных посевах кукурузы с кормовыми бобами оказалось, что корневые выделения кукурузы поглощаются во много раз большем количестве клубеньками кормовых бобов, чем с их корневой системой. Корневые системы кукурузы стимулируют рост и размножение клубеньковых бактерий бобов.

П.Д.Рачков (1962), помещая в камеру из органического стекла, через которую циркулировала  $\text{C}^{14}\text{O}_2$ , в естественное растительное сообщество установил, что эдификаторы сильнее всего ассимилируют  $\text{C}^{14}\text{O}_2$ , через некоторое время выделяемые корнями растений субстрат. Через неделю надземные органы соседних растений, не получившие радиоактивный углерод обнаруживают радиоактивность.

В.П.Иванов, Г.А.Якобсон и Б.С.Фоменко (1963) установили возможность обмена углекислотой через корневую систему между компонентами при совместном посеве кукурузы и конских бобов. В их опытах при подкормке части растений радиоактивной углекислотой ( $\text{C}^{14}\text{O}_2$ ) и при соприкосновении корневых систем этих растений с не подкармливаемыми растениями. Последние обнаруживали значительную радиоактивность в корнях и несколько меньшую в стеблях и листьях.

Обмен радиоактивным углеродом в совместных посевах кормовых бобов и кукурузы более

интенсивно протекают при влажности почвы 70% (Якобсон, Иванов, 1966; Иванов, 1966).

Как показывают непосредственные экспериментальные данные многих исследователей (Иванов, 1962; Рачков, 1962; Иванов, Якобсон, Фоменко, 1963, Якобсон, Иванов, 1966; Рахтеенко, Кауров, Минько, 1973б) между компонентами в смешанных посевах обмен минеральными и особенно органическими соединениями происходит в значительных размерах. В опытах И.Н.Рахтеенко, И.А.Каурова и И.Ф.Минько (1973) с применением радиоактивной углекислоты, обмен органическими корневыми выделениями в смешанных посевах гороха и овса протекал в 1,5-2 раза интенсивнее, чем в чистых посевах этих культур. Поэтому А.М.Гродзинский (1966) рассматривает ценоз «как некоторую систему биохимически связанных организмов». М.В.Колесниченко (1966) высказывал гипотезу о биохимическом соответствии друг другу компонентов, слагающих фитоценоз, достигших состояния равновесия. Это соответствие обусловлено благоприятным влиянием и других продуктов жизнедеятельности одних растений на другие. И.Н.Рахтеенко, Б.И.Якушев, И.А.Кауров, Б.С.Мартинovich (1972) отмечают, что многие виды древесных растений в результате длительного совместного произрастания в естественных условиях выработали взаимную приспособленность друг к другу.

В опытах А.Н.Кремниной и В.А.Пронина (1965) внутри сосуда системы Митчеллиха, набитого почвой, помещался пол-литровый стакан с той же почвой и высаживались растения кукурузы с размещением части корней в стакане. Одновременно в стакан высаживались растения сои. В контрольном варианте опыта корни кукурузы целиком размещались вне стакана. Через два месяца после высадки растений была прекращена подача воды в стаканы в опытном и контрольном вариантах. Этот опыт показывает, что корни кукурузы, находящиеся в стакане продолжали интенсивно расти и после прекращения полива и за два месяца увеличили свой вес более чем в 3 раза. Корни кукурузы в стакане не иссушили, а наоборот, даже увлажняли почву своими корневыми выделениями и тем самым в течение двух месяцев поддерживали растения сои в жизнедеятельном состоянии. Корни кукурузы интенсивно выделяют воду в фазе цветения, выб-

расывания метелки, увлажняя сухую почву до 7,4%, на 1,1 % больше чем в контроле. Корневые выделения кукурузы настолько интенсивны, что за счет влаги их могут развиваться другие компоненты, произрастающие с ними, например, соя, если часть корней кукурузы находится изолированно в условиях достаточной влажности.

Большую роль во взаимоотношениях растений в фитоценозах играют миазмины (по Гродзинскому, 1965), представляющие собою летучие физиологически активные вещества, выделяющиеся перегнившей растительной массой. Как показали исследования Н.Г.Холодного (1957), затем Н.И.Моховой (1966) миазимы, выделяясь из разлагающейся массы, растворяются в воде и проникая в семена, корни и листья растений могут оказать стимулирующее или ингибирующее воздействие на развитие.

Большая часть почвенных микроорганизмов не способна синтезировать витамины и свою потребность в них обеспечивает за счет витаминов в почве, накапливающих теми микроорганизмами, которые способны их синтезировать и корневыми выделениями растений (Гвамичева, 1966).

Как известно, микрофлора каждого вида высших растений специфична, поскольку специфичны корневые выделения, являющиеся селективной средой для селекции микроорганизмов (Исакова, 1937; West, Wilson, 1939; Мешков, Ходакова, 1954; Березова, Ремпе, 1955 и мн. др.). Так в бобово-злаковых травосмесях ежа сборная, костер безостый и в особенности овсянка красная сильно подавляют развитие клубеньковых бактерий на корнях клевера, овсяница луговая - на корнях люцерны (Ремпе, 1952).

Смешанные культуры микроорганизмов, как показывают многие экспериментальные данные, более активны, чем чистые (Красильчиков, Коренько, 1944). По всей вероятности с этим связано то, что в бобово-злаковых травосмесях происходит более высокая активизация микробиологических процессов в ризосфере обоих компонентов, чем в чистых посевах, обеспечивается более полная минерализация органического азота и закрепление подвижных форм азота бактериальными клетками (Исакова, Анискина, 1950; Березова, Шаин, Ремпе, 1953).

Все изложенное показывает, что средообразующее действие высших растений и их взаимо-

отношения между собою представляют по выражению В.П. Иванова (1966) исключительно сложное биологическое явление, затрагивающее все стороны жизнедеятельности растительного организма и решение этой проблемы, требует творческих усилий специалистов почти всех отраслей биологии. Отсюда вовсе не вытекает невозможность изучения отдельных звеньев этого сложного явления. Наоборот, через более детальное изучение отдельных звеньев сложной цепи взаимоотношений компонентов в фитоценозах можно проложить путь к построению теории межвидовых взаимоотношений растений в полидоминантных фитоценозах.

По М.В. Колесниченко (1966), взаимоотношение растений в ценозах представляет сумму различных форм влияния. Он различает следующие основные формы взаимных влияний:

1. Генеалогическая - опыление цветков, образование зачатков;
2. Механическая - давление и трение стволов и корней, охлестывание ветвями;
3. Биофизическая - изменение в сообществе режима света, тепла, влаги и других физических факторов;
4. Физиологическая - обмен метаболитами и водой при срастании корней разных растений, а также при срастании организмов;
5. Биотрофная - изменение в сообществе режима питания путем потребления и возврата элементов пищи;
6. Биохимическая - обмен между растениями физиологически активными органическими веществами через атмосферу и почву в результате выделения ими метаболитов в окружающую среду и усвоение их другими растениями.

В последнее время стало развиваться понятие о фитогенном поле - зона действия особей на абиотическую и биотическую среду.

Установлено, что вокруг деревьев в границах их фитогенных полей существует несколько

зон, различающихся по степени влияния дерева на растения других ярусов (Ротшиль, 1960; Соболев, 1963; Arnold, 1964; Falinski, 1973; Lange, Reynolds, 1981, и др.). Наиболее четко удается дифференцировать две зоны поля - внутреннюю и внешнюю; граница между ними примерно совпадает с проекцией кроны (Серебряников, 1945; Gosxales-Bernaldez et al., 1969, 1983; Попова, Мекеда, 1984).

Наружная граница внешней зоны поля определяется зоной распространения основной массы корней дерева (Ярмишко, Демьянов, 1983). Концентрический рисунок поля сохраняется в процессе всего индивидуального развития особи, но с возрастом он может претерпевать существенные изменения. У древесных пород наблюдается смещение внешних границ зон от центра поля к его периферии (Разумовский, 1981). Вероятно, такое смещение может быть вызвано как особенностями индивидуального развития особи того или иного вида, так и обусловлено различиями эдафических условий местопрорастания.

Проведенный обзор показывает, насколько сложны, многофакторны и многохарактерны взаимоотношения компонентов в растительных сообществах. Тем не менее, изучение закономерностей этого явления чрезвычайно важно, особенно для целей создания устойчивых и высокопродуктивных агро- и силвафитоценозов. Для окультуривания, облагораживания деградированных, опустыненных земель.

#### Резюме

Өсімдіктер арасындағы қарым-қатынастардағы тамыр жүйелерінің атқаратын орны жөніндегі жазылған еңбектерге шолу берілген.

#### Resume

In the article there was given review on the role of the root systems of plants in the communities.