

И.И. Коршиков<sup>1</sup>, Г.А. Пастернак<sup>1</sup>, О.В. Красноштан<sup>2</sup>

## ПРИСПОСОБИТЕЛЬНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ ДВУХ ВИДОВ РОДА *PINUS* L. К ЭДАФОТОПАМ ПОРОДНЫХ ПРОМЫШЛЕННЫХ ОТВАЛОВ СТЕПНОЙ ЗОНЫ УКРАИНЫ

*Pinus sylvestris* L., *Pinus pallasiana* D. Don, корневая система, промышленные отвалы, степная зона Украины

### Введение

На железорудных отвалах Криворожья и на меловых отвалах содового производства в Донбассе поселяется и успешно произрастает сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.), также высокой жизнестойкостью на железорудных отвалах отличается и сосна крымская (*Pinus pallasiana* D. Don). Оба вида активно колонизируют эти отвалы за счет заноса семян из прилегающих к ним насаждений, а также возобновляются семенами растений, достигших на отвалах репродуктивной стадии развития. Мы имеем дело с уникальным явлением, когда древесный интродуцент в степной зоне самостоятельно колонизирует неоэдафотопы техногенных экотопов, не имеющих аналогов в природе. В результате этого идет процесс формирования локальных экстразональных популяций *P. sylvestris* и *P. pallasiana* [17].

В степной зоне Украины для произрастания многих видов древесных растений – интродуцентов – складываются крайне неблагоприятные природно-климатические условия. Основными лимитирующими факторами роста и развития древесных растений здесь является недостаток влаги, высокие летние температуры, низкая относительная влажность воздуха, суховеи, особенно в последнее десятилетие в связи с глобальным изменением климата [26]. В отдельные годы в степной зоне бывают суровые зимы с длительным периодом низких температур. На промышленных отвалах на неблагоприятные природно-климатические факторы накладываются специфические условия эдафотопов, неприемлемые для произрастания, а для многих видов растений и выживания. На отвалах стабильно существует физический недостаток влаги, особенно летом, в период активной вегетации растений. [6]. Кроме того, в породе отвалов явно недостаточно макро- и микроэлементов, необходимых для минерального питания растений и изначально отсутствуют органические вещества. Нередко порода содержит токсичные элементы, а в процессе ее физико-химического выветривания повышается засоленность субстрата. [8]. Возникает вопрос: за счет каких приспособительных механизмов *P. sylvestris* и *P. pallasiana* успешно растут и развиваются на эдафотопов этих отвалов.

Так как прямая связь растений с неблагоприятной эдафической средой отвалов осуществляется через корневую систему, то с особенностями ее строения, развития и распространения в таких условиях во многом связана устойчивость древесных растений. Однако, на данный момент мало известно об архитектонике и размещении корневых систем древесных растений, естественно возобновляющихся на породных отвалах и активно их колонизирующих. Среда обитания корневой системы на промышленных отвалах значительно агрессивнее внешней среды расположения надземной части растений. Знание биологии каждого вида, а также специфики адаптивных реакций на условия произрастания на различных промышленных отвалах обеспечат повышение эффективности использования растений в рекультивации.

**Цель работы** – выявление особенностей морфоструктуры корневой системы *P. sylvestris* и *P. pallasiana* в эдафотопов на промышленных отвалах в степной зоне Украины с анализом функционирования корневых систем древесных растений в засушливых условиях.

### Объекты и методы исследований

На меловых отвалах содового производства на севере Донецкой области и на железорудных отвалах Криворожья объектами исследований были разновозрастные растения *P. sylvestris* (3–10 лет), которые поселились в этих условиях за счет естественного семенного возобновления. В Криворожье изучали архитектуру и особенности размещения корневой системы *P. pallasiana* в породе отвалов. Раскопки и изучение корневой системы этих видов проводили как минимум на трех растениях одного возраста. В описании корневых систем и корней придерживались взглядов Л.Н. Згуровской [11], В.А. Колесникова [15] и М.И. Калинина [13].

### Результаты исследований и их обсуждение

Со середины XIX века учеными предпринимаются усилия по разработке единой классификации типов корневых систем древесных растений, однако в литературе пока нет однозначно принятой классификации [1, 13, 14]. Для древесных растений, как правило, характерна огромная сеть разветвленной корневой системы, состоящей из трех категорий корней: проводящих, сосущих и ростовых [11]. Для выживания растений на отвалах очень важны сосущие корни – это корни первичного строения, которые расположены в основном на первичных проводящих и частично на вторичных корнях. В нормальных условиях природных экотопов ростовые корни имеют первичное строение, они крупнее сосущих и приурочены к окончаниям больших и малых проводящих корней. Кроме того, они способны к всасыванию воды и растворов, быстро растут, распространяясь в почве для использования ее новых объемов сосущими корнями. Ростовые корни у *P. sylvestris* имеют длину до 10–14 см и диаметр 0,5–2,2 мм. Сосущие корни у сосны двух типов: немикоризные с корневыми волосками длиной до 11 мм и микоризные с грибным чехликом и длиной до 5 мм. Как правило, сосущие корни с корневыми волосками встречаются у молодых сеянцев (до года), а у более взрослых и старых деревьев основная масса этих корней микоризная. Для проводящих корней *P. sylvestris* весьма характерно наличие продольных смоляных ходов, проявляющихся и в ростовых корнях, но никогда не встречающихся в сосущих корешках [11]. Сумма всасывающих корней первичного строения представляет наиболее активную и в функциональном отношении наиболее важную часть корневой системы древесных растений. Корни вторичного строения – элементы проводяще-запасающей части корневой системы, несмотря на большое их значение для жизни растений, исполняют в функциональном отношении подчиненную роль [15, 19]. Наиболее характерную для видов корневую систему древесные растения формируют в благоприятных условиях своего ареала. При перемещении растений за пределы ареала у устойчивых видов архитектура и размещение корневой системы в почве может заметно изменяться [1, 15], как и в условиях техногенных экотопов [9, 10, 17].

Высокая гетерогенность эдафических условий на меловых отвалах отражается на особенностях морфоструктуры корневой системы возобновляющихся на них растений *P. sylvestris* (рис. 1). Так, например, на одном участке у трехлетних растений корни проникают на глубину до 10 см со слабо выраженным развитием центрального осевого корня (до 5 см) (рис. 1, а). На другом участке корневая система трехлетнего сеянца *P. sylvestris* (рис. 1, б) проникает на глубину 20 см и до 10 см развивается осевой корень. У третьего 4-летнего сеянца осевой корень вообще отсутствует, но развит боковой корень, а глубина проникновения не превышает 5 см. Согласно классификации И.Н. Рахтеенко [21], у молодых растений *P. sylvestris* корни проникают на глубину 10–20 см. Немного сосущих корней (до 1 мм) выявлено у молодого растения, имеющего поверхностную корневую систему (рис. 1, в). У этого растения сосущие и ростовые корни образуют на проводящем боковом корне с интервалом 2–3 см густые мочки. У 6-летнего сеянца (рис. 1, г) заметно менее развиты мочки и они практически отсутствуют у двух других растений (рис. 1, д, е). Характерная особенность всех молодых растений *P. sylvestris* на меловых отвалах – первые боковые проводящие корни формируются на глубине 1–2 см. Другой особенностью является то, что суммарный объем корневой системы, как правило, уступает объему надземной массы, однако локализация сосущих и ростовых корней на 1 см проводящих корней часто бывает значительно

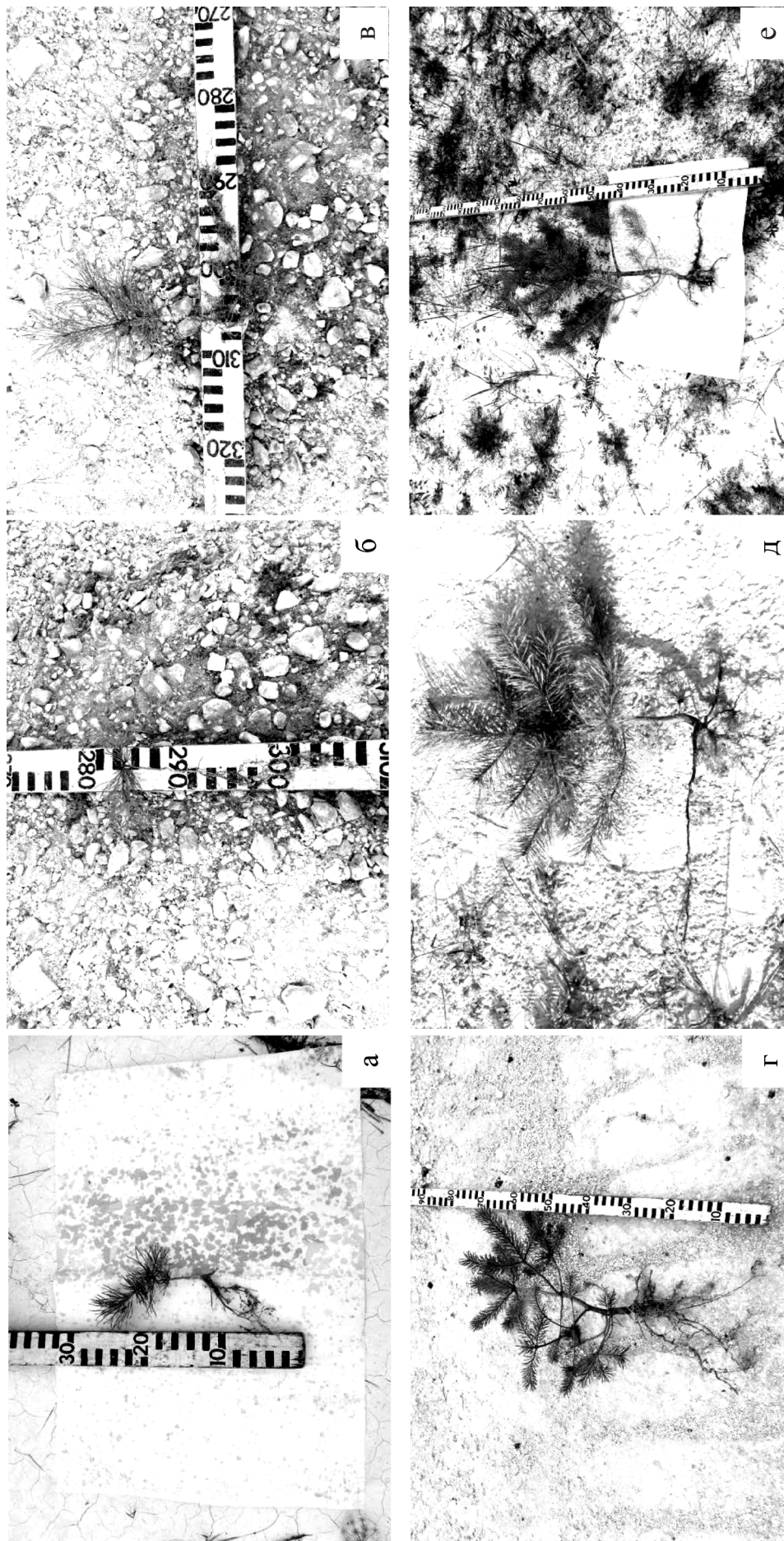


Рис. 1. Особенности морфоструктуры корневой системы самосева *Pinus sylvestris* L. на меловых отвалах Донбасса: а, б – трехлетние сеянцы; в – четырехлетний сеянец; г, д, е – 6–8-летние сеянцы.

большой, чем хвоинок на 1 см осевого побега. Максимальная корненасыщенность породы на меловых отвалах у молодых 3–4-летних растений *P. sylvestris* приходится на горизонт от 0 до 10 см. В этом горизонте, как правило, сосредоточена основная масса сосущих и ростовых корней. У 6–8-летних растений преобладает смешанная корневая система с наличием слабо развитого стержневого корня и развитыми горизонтальными проводящими корнями. Эти корни, как правило, локализованы в горизонте породы 0–10 см. На боковых корнях в горизонтальных направлениях развиваются корни второго порядка, однако их количество небольшое.

На ненарушенных почвах морфоструктура корневой системы *P. sylvestris* зависит от почвенно-гидрологических условий: растения могут иметь хорошо развитый стержневой корень и большое количество уходящих вглубь вертикальных ответвлений от горизонтальных корней, а могут в засушливых условиях формировать типично поверхностные корни. Корни горизонтальной ориентации составляют 52,5–71,4%, участие стержневого корня может достигать 15,6%, на долю вертикальных ответвлений от горизонтальных корней может приходиться 31,9% общей протяженности корней. В 14-летнем возрасте в благоприятных почвенных условиях стержневой корень *P. sylvestris* может достигать глубины > 1 м [13]. Следует отметить, что боковые корни у 7–8-летних растений часто выходят за пределы кроны на расстояние 1,5–2,0 м. Превышение площади проекции корневых систем над площадью проекций крон у *P. sylvestris* в среднем составляет 11,8, а компактность корневой – 19,8 м/м<sup>3</sup> [13].

У 1–3-летних сеянцев *P. pallasiana* на железорудном отвале корни проникают на глубину до 15 см с хорошо выраженным развитием центрального корня (рис. 2, а). Мочки не образуются. Развитие корневой системы идет без отклонений в сравнении с нормальными почвенными условиями произрастания. Сосущих корней немного и они достаточно равномерно расположены по боковым проводящим корням. Корненасыщенность наблюдается по всему горизонту распространения центрального корня. У обоих видов сосен, произрастающих на железорудных отвалах объем корневой системы, как правило, уступает объему надземной массы растений. С 4–7-летнего возраста у сеянцев *P. pallasiana* активно развиваются боковые горизонтальные корни, превосходящие по длине центральный осевой корень (рис. 2, б). У растений этого возраста формируется смешанная поверхностная корневая система с глубиной залегания до 30 см. Боковые корни выходят за пределы кроны на расстояние 30–50 см. Сосущие и ростовые корни расположены практически по всей длине боковых проводящих корней с интервалом 2–3 см. Формирование первых боковых корней начинается в поверхностном слое породы (1–2 см). Центральный корень достигает глубины до 23 см у 7-летнего растения, однако у 4–5-летних – он в 2–3 раза меньше длины боковых корней, но при этом в 3–4 раза превосходит их по диаметру. Семилетнее растение на концах боковых корней образует маленькие мочки из всасывающих корней длиной до 1 см и расстоянием между ними 0,2–0,5 см (рис. 2, в).

На железорудном отвале у сеянцев *P. sylvestris* в 2-летнем возрасте хорошо выражена стержневая корневая система с глубиной проникновения корней до 10 см (рис. 2, г). От центрального корня отходит большое количество боковых корней, расположенных по всей длине главного корня, причем первые боковые корни формируются на глубине 1 см. На боковых проводящих корнях образуется большое количество сосущих корней с промежутком между ними 2–3 мм. Ярко выраженных мочек не формируется, хотя есть участки корня, где сосущих корней на единицу длины немного больше. Корневая система у молодых растений *P. sylvestris* на железорудных отвалах уступает по объему надземной части и не выступает за пределы кроны. У 4-летних сеянцев глубина залегания корневой системы до 15 см, и на боковых проводящих корнях образуется меньшее количество сосущих и ростовых корней, расположенных с интервалом 0,5–1,0 см (рис. 2, д). У растения 8-летнего возраста уже формируется смешанная поверхностная корневая система с глубиной залегания не более 12 см. Центральный корень по диаметру превосходит в 2–3 раза боковые корни, но по длине в 2 раза короче боковых проводящих корней. Боковые корни практически не выходят за пределы кроны, их формирование начинается на поверхности (1 см) и продолжается по всей длине осевого корня. Основная масса сосущих и ростовых корней

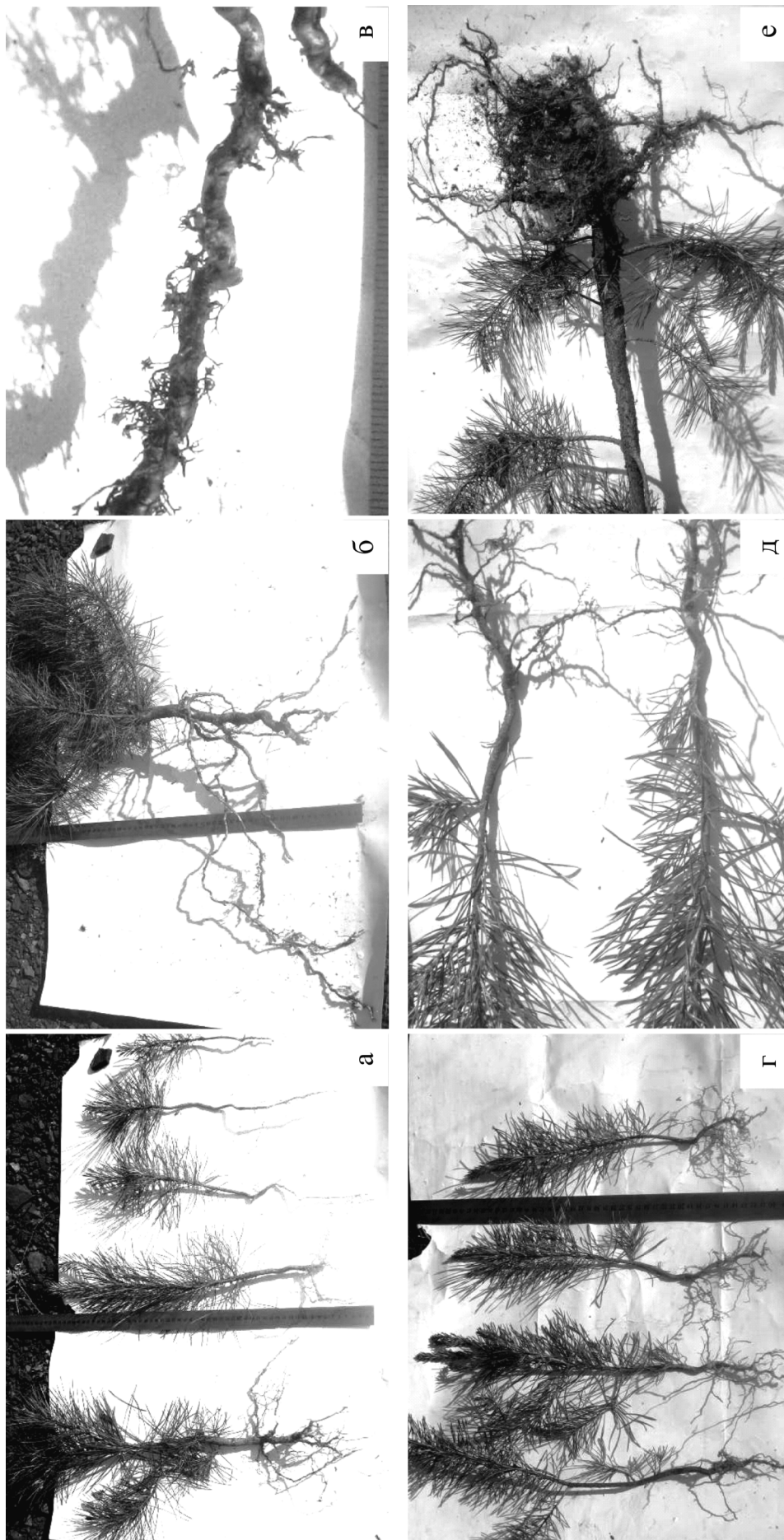


Рис. 2. Особенности морфоструктуры корневой системы самосева *Pinus pallasiana* D. Don (а, б, в) и *Pinus sylvestris* L. (г, д, е) на железорудных отвалах Криворожья.

сосредоточена у основания боковых корней, при этом у сеянца образовалась фактически единая мочка диаметром 10–12 см (рис. 2, е).

У обоих видов сосен главный корень на железорудных отвалах развит слабо и не проникает у растений 10-летнего и большего возраста глубже 30–40 см. Практически он сочетается с хорошо сформированными поверхностными корнями. Корни изучаемых видов сосен на промышленных отвалах продолжительное время или постоянно растут в горизонтальном диатропном положении, не проявляя гравитропизма. Поддержание горизонтального роста корней у многих растений обеспечивает один из важнейших сенсорных пигментов – фитохром, функционирующий, преимущественно, в красной и дальней красной области спектра света [18].

В условиях меловых и железорудных отвалов боковые горизонтальные корни растений обоих видов сосен характеризуются, как правило, невысокой сбежистостью, т.е. интенсивностью уменьшения их диаметра по длине, проявляя определенную шнуровидность. Эта особенность в целом характерна для растений *P. sylvestris* [13]. Ранее описанные у молодых растений *P. sylvestris* мочки из сосущих ростовых корней формируются спорадически на боковых ростовых корнях. Часто эти мочки могут отсутствовать на 20–100 см проводящих корней.

Формирование преимущественно поверхностной горизонтально расположенной корневой системы у вступающих в репродуктивную фазу развития сосен на отвалах можно рассматривать как адаптивно компенсаторную реакцию на действие экстремальных факторов среды, прежде всего, высоких положительных температур и недостатка влаги в период вегетации растений. Явную неравномерность локализации горизонтальных боковых корней у древесных растений на отвалах можно объяснить значительной неоднородностью субстрата. Боковые корни на ростовых корнях, например, у тех же сосен активно развиваются в локальных относительно благоприятных местах, например, в углублениях, где скапливается влага от осадков и намывается мелкозем. Очевидно, в этой эндогенной регуляции бокового ветвления корней проявляется адаптивная рационализация онтогенеза растений в крайне гетерогенных эдафических условиях отвалов. Одной из характерных реакций растений на дефицит влаги является относительная активация роста корней, увеличивающая их способность поглощать воду. Например, масса корневой системы плодовых растений возрастает в сухой почве [15]. Развитие поверхностной корневой системы у обоих видов сосен в условиях промышленных отвалов можно объяснить эффектом пустыни. Порода отвалов в ночные часы охлаждается быстрее, чем почва, и в результате в поверхностном слое породы конденсируется влага, которая и поглощается корнями растений.

Температура почвы – важнейший фактор роста и жизнедеятельности корней, которые оперативно реагируют на ее изменение в ходе вегетационного периода. По этой причине рост корневой системы неравномерен [19]. У древесных растений рост горизонтальных корней, расположенных не глубже 10 см, начинается при температуре почвы выше 6°C [23], а в теплую погоду корни могут расти даже зимой [15]. Так как порода отвалов весной прогревается быстрее, чем почва, то рост корней у древесных растений в поверхностном слое мелкозема начинается раньше, когда еще достаточно влаги. Однако, при температуре почвы выше 35°C новые корни, например, у хорошо изученных плодовых растений, не образуются, а имеющиеся начинают отмирать. Корневые волоски чаще всего появляются при температуре ниже 24°C [15]. Рост корней у плодовых начинается до того как дерево покрывается листвой, и развитие корней зависит непосредственно от температуры почвы. В природно-климатических условиях Украины рост корней плодовых растений весной и осенью идет в поверхностных горизонтах почвы, перемещаясь затем в более глубокие слои, где рост может продолжаться весь год. На рост корней влияют перепады температуры между днем и ночью. Осенние дожди и охлаждение почвы после жаркого лета вызывают вторую волну роста корней у плодовых [15]. Особенности хода роста корней у древесных растений, в частности у хвойных, на промышленных отвалах, к сожалению, не исследованы. Возникает вопрос, как сосны с поверхностно расположенной корневой системой выживают на отвалах в период летних засух и перегрева верхнего слоя породы до 70°C.

Влажность почвы влияет не только на рост корней, но и на пространственное размещение и глубину залегания корневой системы. Чем меньше влажность почвы, тем глубже у плодовых располагается корневая система, активно развиваясь в сторону увлажнения, образуя богатую мочку корней [15]. Больше количество их отмирает в сухой, чем во влажной почве. По мнению В.А. Колесникова [15], гибель всасывающих корней плодовых в поверхностном слое почвы – довольно частое явление, которое почти не приносит вреда растениям. Недостаток влаги в более глубоких горизонтах почвы ограничивает глубину проникновения корней [24], что собственно и наблюдается у обоих видов сосен на отвалах. У плодовых растений при недостатке влаги в почве увеличивается отношение веса корней к весу надземной части [15]. Глубина проникновения корней зависит от типа почв, например, у вишни на бедных почвах развивается поверхностная корневая система. Между площадью, занимаемой корнями, и обеспеченностью почвы влагой и питательными веществами отмечена обратная зависимость. В сухой почве, бедной питательными веществами, корни часто проходят большие расстояния и ветвятся лишь тогда, когда находят для себя подходящие условия. Это характерно и для сосен в условиях промышленных отвалов. Наличие у репродуктивных деревьев большого количества мелких корней непосредственно у основания ствола объясняется избыточным увлажнением почвы за счет стекающей во время дождей воды по стволу [13]. Это также видно на примере 6–10-летних растений сосен на исследуемых промышленных отвалах. Дефицит влаги в почве, прежде всего, сказывается на всасывающих корнях. Недостаток воды отражается на многих процессах, однако однозначным индикатором его является торможение роста клеток растяжением [2].

Нарушение нормального водного режима растений отражается, прежде всего, на росте всасывающих корней. В условиях длительной засухи рост корней полностью прекращается. Очевидно, что у древесных растений на породных отвалах одновременно растет не вся корневая система, а лишь ее отдельные части, находящиеся во влажном субстрате. Точки роста корней длительное время могут сохраняться живыми в сухой почве, если другие части корневой системы при этом обеспечены водой. По всей видимости, разветвленная система боковых корней у обоих видов сосен на отвалах какое-то время обеспечивает надземную часть растений собственной водой, когда явно снижается ее поглощение сосущими корнями из субстрата. Восстановление роста корней после засухи зависит от экологической приспособленности растений, в частности от суберинизации первичных корней [19]. Сосущие и ростовые корни *P. sylvestris* способны переходить в состояние покоя летом, который может неоднократно прерываться с возобновлением ростовых процессов [11].

В холодной и сухой почве рост корней прекращается, однако многие летне-зимнезеленые породы, как, например, хвойные, теряют в этот период значительное количество воды из-за непрекращающейся транспирации. Как допускает В.А. Колесников [15], почвенная влага может всасываться через суберинизированные поверхности вполне дифференцированных корней. Этот путь поглощения воды очень важен для хвойных летом, особенно в засуху, когда рост корней останавливается. Активная зона поглощения корней находится между их кончиком, зоной роста и областью опробковения. По мере удаления от кончика корня его физиологическая активность заметно снижается [5, 16]. У взрослых деревьев хвойных большая часть корневой системы претерпевает вторичное утолщение и утрачивает эндодерму, эпидерму и мезопаренхиму первичной коры. В опробковевших корнях вода и растворы питательных веществ должны проходить через этот внешний слой, флоэму и камбий, чтобы достичь ксилемы. По этой причине многие исследователи считают опробковевшие корни слабопроницаемыми для воды. Есть и обратные свидетельства, что некоторое количество воды проходит через опробковевшие корни и поэтому большая часть общей поверхности корневой системы играет важную роль в ее поглощении [25]. Однако в лабораторных опытах Л.Н. Згуровская [11] показала, что снабжение водой древесных растений посредством поступления ее через проводящие корни исключено даже в том случае, если корни погрузить в банки с водой, а тем более это невозможно в сухой почве. В эпидермальных клетках корней, а также в опробковевшей их оболочке имеются субмикроскопические поровые каналы, которые являются центрами диффузии воды [5]. В опробковевшей экзодерме корней древесных

растений формируются многочисленные пропускные для воды неопробковевшие клетки, обладающие специальными приспособлениями для поглощения воды из почвы [11, 12]. Поступление воды из почвы через пропускные клетки в эндодерме происходит не за счет активного всасывания, а под влиянием присасывающего действия транспирации [22]. Испаряющая поверхность хвои у 5-летней *P. sylvestris* в условиях нормального увлажнения почвы превысила всасывающую поверхность корней в 3 раза. Это не отражается на растениях пагубно, так как большая листовая поверхность и транспирация способны усиливать пассивное поступление воды через всасывающую поверхность корней. Сосущая сила корней *P. sylvestris* при глубине их залегания 5–8 см и влажности почвы 17,6% достигает 4,3 атм. [4].

Засухоустойчивость древесных растений, включая *P. sylvestris*, обеспечивается максимальной водоудерживающей способностью, которая проявляется в снижении транспирации благодаря устьичной регуляции, увеличению доли связанной воды в клетках листьев [4]. Возможно эдафические условия, создающиеся на породных промышленных отвалах, благоприятствуют образованию в клетках растений большого количества связанной, малоподвижной воды, не участвующей в активном транспирационном токе. Это может быть обусловлено повышенным накоплением солей и катионов в клетках растений на отвалах, что способствует изменению физико-химических свойств их клеточных коллоидов, увеличению вязкости цитоплазмы и водоудерживающей способности тканей. Повышение вязкости цитоплазмы и накопление в клетках веществ, обладающих криопротекторными свойствами, приводит к связыванию дополнительного количества воды в виде гидратных оболочек, в результате она не транспортируется и не замерзает в зимнее время. Устойчивость клеточных коллоидов может быть главным звеном в толерантности растений к действию высоких положительных и низких отрицательных температур на промышленных отвалах. При почвенной засухе в листьях древесных растений отмечено увеличение коллоидно-связанной воды [4]. Восстановление баланса между поступлением воды из корней и ее потерей за счет транспирации возможно у исследуемых видов сосен в условиях отвалов реализуется за счет механизма быстрого реагирования – уменьшения устьичной проводимости. Срабатывает этот механизм под влиянием сигналов, одним из которых является быстрое накопление в клетках асцизовой кислоты [2]. У растений открыты специализированные каналы – аквапорины, которые за счет гидравлического сопротивления создают оперативные возможности изменения потока воды. Проницаемость мембран для воды может регулироваться рядом механизмов: изменением уровня экспрессии генов аквапоринов, а также количества их продуктов и активности имеющихся водных каналов. Активность аквапоринов снижается в темное время суток и повышается в дневное, что способствует притоку воды из корней [2].

### **Выводы**

Таким образом, самопоселяющиеся на железорудных и меловых отвалах степной зоны Украины *P. sylvestris*, как и *P. pallasiana* на железорудных отвалах формируют смешанную корневую систему с явным преобладанием поверхностных горизонтальных корней, которые у репродуктивных деревьев неравномерно распространяются далеко за пределы проекции их кроны. Часто корневая система формируется в одной–двух плоскостях, а не вокруг всего растения. У молодых 3–4-летних растений отмечено формирование густых мочек из ростовых и сосущих корней на отдельных участках горизонтальных корней. Такой тип архитектоники корневой системы обоих видов сосен на промышленных отвалах свидетельствует, что для их выживания, роста и развития более благоприятны поверхностные (0–20 см), нежели глубинные горизонты породы. Это вероятно связано с активными процессами физико-химического выветривания породы на поверхности отвалов, в результате чего существенно снижается бесструктурность этого слоя породы, к тому же он обогащается заносной пылью и растительными остатками. По этой причине технический этап рекультивации, часто сопровождающийся снятием верхнего слоя породы, не всегда необходим, так как способствует обнажению малопригодного для развития корней древесных растений нижнего слоя породы. Изучение особенностей водного режима растений, самопоселяющихся на промышленных отвалах, позволит существенно повысить эффективность их использования в практике рекультивации отвалов.



1. **Байтулин И.О.** Корневая система древесных интродуцентов в аридных условиях Казахстана / И.О. Байтулин, А.А. Аметов. – Алма-Ата: Наука, 1983. – 88 с.  
**Baitulin, I.O.,** and Ametov, A.A., *Kornevaya sistema drevesnykh introdutsentov v aridnykh usloviyakh Kazakhstana* (The Root System of Woody Introduced Species in the Arid Conditions of Kazakhstan), Alma-Ata, Nauka, 1983.
2. **Веселов Д.С.** Реакция растений на засоление и формирование солеустойчивости / Д.С. Веселов, И.В. Макаров, Г.Р. Кудоярова // Успехи современной биологии. – 2007. – Т. 127, № 5. – С. 482–493.  
**Veselov, D.S.,** Makarov, I.V., and Kudoyarova, G.R., Plant Response to Salinity and the Formation of Salt Tolerance, *Uspekhi sovremennoi biologii* (Advances in Modern Biology), 2007, vol. 127, no. 5, pp. 482–493.
3. **Генкель П.А.** Состояние покоя и морозоустойчивость плодовых растений / П.А. Генкель, Е.З. Окнина. – М.: Наука, 1964. – 192 с.  
**Genkel, P.A.,** and Oknina, Ye.Z., *Sostoyanie pokoya i morozoustoichivost plodovykh rastenii* (Dormancy and Frost Resistance of Fruit Plants), Moscow: Nauka, 1964.
4. **Гирс Г.И.** Водный режим древесных пород в позахщитных полосах Хакассии / Г.И. Гирс // Труды ин-та леса и древесины АН СССР. – 1963. – Т. 60. – С. 70–79.  
**Girs, G.I.,** Water Regime of Trees in Khakassia Shelterbelts, *Trudy instituta lesa i drevesiny AN SSSR* (Proceedings of the Institute of Forest and Wood, Academy of Sciences of the USSR), 1963, vol. 60, pp. 70–79.
5. **Данилова М.Ф.** Структурные основы поглощения веществ корнем / М.Ф. Данилова. – Л.: Наука, 1974. – 206 с.  
**Danilova, M.F.,** *Strukturnye osnovy pogloshcheniya veshchestv kornem* (Structural Background of the Root Absorption of Substances), Leningrad: Nauka, 1974.
6. **Дороненко Е.П.** Рекультивация земель, нарушенных открытыми разработками / Е.П. Дороненко. – М.: Недра, 1979. – 263 с.  
**Doronenko, Ye.P.,** *Rekultivatsiya zemel, narushennykh otkrytymi razrabotkami* (Reclamation of Quarry Disturbed Lands), Moscow: Nedra, 1979.
7. **Драгавцев А.П.** Яблоня горных обитаний / А.П. Драгавцев. – М.: Издательство АН СССР, 1956. – 226 с.  
**Dragavtsev, A.P.,** *Yablonya gornykh obitanii* (Apples in the Mountain Habitats), Moscow: Izd. Akademii nauk SSSR, 1956.
8. **Зайцев Г.А.** Лесная рекультивация / Г.А. Зайцев, Л.В. Моторина, В.М. Данько. – М.: Лесн. пром-сть, 1977. – 128 с.  
**Zaitsev, G.A.,** Motorina, L.V., and Danko, V.M., *Lesnaya rekultivatsiya* (Forest Reclamation), Moscow: Forest. prom-st, 1977.
9. **Зайцев Г.А.** Формирование корневой системы сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в условиях техногенеза / Г.А. Зайцев, А.Ю. Кулагин / (Уфимский промышленный центр) // Экология. – 2005. – № 2. – С. 146–149.  
**Zaitsev, G.A.,** and Kulagin, A.Yu., *Formirovanie kornevoi sistemy sosny obyknovЕННОI (Pinus sylvestris L.) v usloviyakh tekhnogeneza* (Uphimskii promyshlennyy tseNtr) (Formation of the Root System of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in Technogenous Conditions (Ufa Industrial Center), *Ekologiya* (Ecology), 2005, no. 2, pp. 146–149.
10. **Зайцев Г.А.** Особенности строения корневых систем *Pinus sylvestris* L. и *Larix sukaczewii* Dyl. в условиях Уфимского промышленного центра / Г.А. Зайцев, А.Ю. Кулагин, Ф.Я. Багаутдинов // Экология. – 2001. – № 4. – С. 307–309.  
**Zaitsev, G.A.,** Kulagin, A.Yu., and Bagautdinov, F.Ya., Features of the Root Systems Structure of *Pinus sylvestris* L. and *Larix sukaczewii* Dyl. in Conditions of the Ufa Industrial Center, *Ekologiya* (Ecology), 2001, no. 4, pp. 307–309.
11. **Згуровская Л.Н.** Анатомо-физиологическое исследование всасывающих ростовых и проводящих корней древесных пород / Л.Н. Згуровская // Труды ин-та леса АН СССР. – 1958. – Т. 41. – С. 5–32.  
**Zgurovskaya, L.N.,** Anatomical and Physiological Study of Absorbing Growth and Conducting Tree Roots, *Trudy instituta lesa AN SSSR* (Proceedings of the Forest Institute of the USSR Academy of Sciences), 1958, vol. 41, pp. 5–32.
12. **Згуровская Л.Н.** О влиянии полива после длительной засухи на транспирацию и состояние сосуших корней у древесных пород в Дергульской степи / Л.Н. Згуровская, Ю.Д. Цельникер // Физиология растений. – 1955. – Вып. 4. – С. 18–22.  
**Zgurovskaya, L.N.,** and Tselniker, Yu.D., Influence of Irrigation after a Prolonged Drought on Conducting and Absorbing Roots State of Woody Species in the Steppes of Dergul, *Fiziologiya rastenii* (Plant Physiology), 1955, vol. 4, pp. 18–22.

13. **Калинин М.И.** Корневедение / М.И. Калинин. – М.: Экология, 1991. – 173 с.  
**Kalinin, M.I.**, *Kornevedenie* (Root Studies), Moscow: Ekologiya, 1991.
14. **Колесников В.А.** Методы изучения корневой системы древесных растений / В.А. Колесников. – М.: «Лесн. пром-сть», 1972. – 152 с.  
**Kolesnikov, V.A.**, *Metody izucheniya kornevoi sistemy drevesnykh rastenii* (Methods of Studying Root Systems in Woody Plants), Moscow: “Lesnaya Promyshlennost” (Forest Industry), 1972.
15. **Колесников В.А.** Корневая система плодовых и ягодных растений / В.А. Колесников. – М.: Колос, 1974. – 510 с.  
**Kolesnikov, V.A.**, *Kornevaya sistema plodovykh i yagodnykh rastenii* (The Root System of Fruit and Berry Plants), Moscow: Kolos, 1974.
16. **Колосов И.И.** Установление поглощающей зоны корней и роль корневых волосков в поглощении веществ / И.И. Колосов // Сов. агрономия. – 1939. – № 5. – С. 13–28.  
**Koloso, I.I.**, Determining the Absorbing Root Zone and the Role of Root Hairs in the Absorption of Substances), *Sov. agronomiya* (Soviet Agronomy), 1939, vol. 5, pp. 13–28.
17. **Коршиков И.И.** Жизнеспособность древесных растений на железорудных отвалах Криворожья / И.И. Коршиков, О.В. Красноштан. – Донецк, 2012. – 280 с.  
**Korshikov, I.I.**, and Krasnoshtan, O.V., *Zhiznesposobnost drevesnykh rastenii na zhelezorudnykh otvalakh Krivorozhziya* (Viability of Woody Plants in Kryvorizhie Iron Ore Dumps), Donetsk, 2012.
18. **Маслова С.Г.** Структурно-функциональная организация подземного метамерного комплекса многолетних травянистых растений / С.Г. Маслова, А.М. Макаров, Т.К. Головки // Успехи современной биологии. – 2006. – Т. 126, № 6. – С. 558–568.  
**Maslova, S.G.**, Makarov, A.M., and Golovko, T.K., Structural and Functional Organization of the Underground Metameric Complex in Perennial Herbaceous Plants, *Uspekhi sovremennoi biologii* (Advances in Modern Biology), 2006, vol. 126, no. 6, pp. 558–568.
19. **Муромцев И.А.** Активная часть корневой системы плодовых растений / И.А. Муромцев. – М.: Сельхозгиз, 1963. – 187 с.  
**Muromtsev, I.A.**, *Aktivnaya chast kornevoi sistemy plodovykh rastenii* (The Active Part of the Root System of Fruit Plants), Moscow: Selkhozgiz, 1963.
20. **Проценко Д.Ф.** Морозостойкость плодовых культур в СССР / Д.Ф. Проценко. – Киев: Гос. изд-во УССР, 1958. – 212 с.  
**Protsenko, D.F.**, *Morozostoikost plodovykh kultur v SSSR* (Frost Hardiness of Fruit Crops in the USSR), Kiev: Gos. izdat-vo USSR, 1958.
21. **Рахтеенко И.Н.** Корневые системы древесных и кустарниковых пород / И.Н. Рахтеенко. – М.: Гослесбумиздат, 1953. – 108 с.  
**Rakhteenko, I.N.**, *Kornevye sistemy drevesnykh i kustarnikovykh porod* (The Root Systems of Trees and Shrubs), Moscow: Goslesbumizdat, 1953.
22. **Сабинин Д.А.** Физиологические основы питания растений / Д.А. Сабинин. – М.: Изд-во АН СССР, 1955. – 512 с.  
**Sabinin, D.A.**, *Fiziologicheskie osnovy pitaniya rastenii* (Physiological Background of Plant Nutrition), Moscow: Izd. AN SSSR, 1955.
23. **Тольский А.П.** Материалы по изучению состояния и развития отдельных сосен в насаждениях Бузулукского бора / А.П. Тольский. – СПб, 1911. – 39 с.  
**Tolskii, A.P.**, *Materialy po izucheniyu sostoyaniya i razvitiya otdelnykh sosen v nasazhdeniyakh Buzulukskogo bora* (Data on the State and Development of Individual Pines in Buzuluk Bor Plantations), St. Petersburg, 1911.
24. **Шитт П.Г.** Биологические основы агротехники плодоводства / П.Г. Шитт. – М.: Сельхозгиз, 1952. – 125 с.  
**Shitt, P.G.**, *Biologicheskie osnovy agrotekhniki plodovodstva* (Biological Background of Horticultural Techniques), Moscow: Selkhozgiz, 1952.
25. **Kramer, P.J.**, Absorption of Water Through Suberized Roots of Trees, *Plant Physiol.*, 1946, vol. 21, no. 1, pp. 37–41.
26. **Ledig, F.T.**, Climate Change and Conservation, *Acta Silv. Lign. Hung.*, 2012, vol. 8, pp. 57–74.

<sup>1</sup>Донецкий ботанический сад НАН Украины

<sup>2</sup>Криворожский ботанический сад НАН Украины

Получено 04.06.2013

УДК 581.43:634.948:631.619(477.60)

ПРИСТОСУВАЛЬНІ ЗМІНИ КОРЕНЕВОЇ СИСТЕМИ ДВОХ ВИДІВ РОДУ *PINUS* L.  
ДО ЕДАФОТОПІВ ПОРОДНИХ ПРОМИСЛОВИХ ВІДВАЛІВ СТЕПОВОЇ ЗОНИ УКРАЇНИ  
І.І. Коршиков<sup>1</sup>, Г.О. Пастернак<sup>1</sup>, О.В. Красноштан<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Донецький ботанічний сад НАН України

<sup>2</sup>Криворізький ботанічний сад НАН України

Вивчено особливості морфоструктури і розташування кореневої системи у молодих (до 10 років) рослин *P. sylvestris* на крейдянних відвалах содового виробництва в Донбасі і на залізрудних відвалах Криворіжжя, а також *P. pallasiana* на цих відвалах. Показано, що у обох видів сосен на відвалах формується змішана коренева система зі слабо вираженим стрижневим коренем, з переважанням розгалужених поверхневих коренів. Основна маса коренів локалізована в 0–10 см шарі породи, що пройшла активну стадію фізико-хімічного вивітрювання. Деяка частина коренів проникає в більш глибокі горизонти породи, але більша частина їх не поширюється глибше 20 см.

UDC 581.43:634.948:631.619(477.60)

ADAPTIVE CHANGES IN ROOT SYSTEM OF TWO *PINUS* L. SPECIES  
TO INDUSTRIAL DUMP EDAPHOTOPE IN THE UKRAINIAN STEPPE  
I.I. Korshikov<sup>1</sup>, G.O. Pasternak<sup>1</sup>, O.V. Krasnoshtan<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Donetsk Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Ukraine

<sup>2</sup>Kryvyi Rih Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Ukraine

In this study, we established the features of morphological structure and location of the root system in young (below 10 years) *P. sylvestris* plants growing in the chalk dumps of soda production in Donbass and Kryvyi Rih iron ore dumps, and also those parameters in *P. pallasiana* in these dumps. It is shown that both pine species in the dumps form mixed root system with a weak taproot, with a predominance of branched surface roots. The bulk of the roots is localized in the 0–10 cm rock layer that has passed the active stage of physical and chemical weathering. A certain part of the roots penetrate into the deeper rock layers, but most of them do not extend deeper than 20 cm.