

УДК 630*52:630*174.754

СРАСТАНИЕ КОРНЕВЫХ СИСТЕМ ДЕРЕВЬЕВ 2. ЭКОЛОГИЯ, БИОЛОГИЯ, МОДЕЛИРОВАНИЕ

В. А. Усольцев¹ *Уральский государственный лесотехнический университет
620100, Екатеринбург, Сибирский тракт, 37*² *Уральский государственный экономический университет
620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта/Народной Воли, 62/45*

E-mail: Usoltsev50@mail.ru

*Поступила в редакцию 12.09.2024 г.**Принята к публикации 11.03.2025 г.*

Конкуренция деревьев за свет, влагу и элементы питания обычно рассматривается как основной фактор взаимодействия между ними, но эта идея подвергается сомнению примерами сотрудничества или кооперации посредством естественных корневых срастаний. В связи с обсуждением феномена срастания корней растений получил развитие важнейший в биологии вопрос о взаимоотношениях между отдельными видами и особями внутри вида. Корневое срастание может влиять на физиологию и экологию сросшихся деревьев, однако процессы, способствующие его образованию, вовлеченные факторы и их действие неизвестны. Остается не определенным влияние живых пней на растущее дерево. Известно, что срастание корней обеспечивает повышенную механическую устойчивость деревьев в их противостоянии ветру и сопряжено с такими факторами, как изменчивость морфологии корней, структуры и влажности почвы, а также степени взаимного перекрытия корней. Частота срастания корней увеличивается как с возрастом древостоя, так и с его густотой. Через срастания корней происходят перетоки патогенов, минеральных веществ, углеводов, гормонов, гербицидов, микроорганизмов и воды, однако названные процессы фактически не имеют количественной основы. Моделирование перетоков воды между сросшимися деревьями в мангровых лесах на количественном уровне показало, что между деревьями одинакового размера водообмен отсутствует или имеется в незначительном объеме; перемещение воды происходит от господствующего дерева к угнетенному и от дерева, растущего во влажных условиях, к дереву, растущему во влагодефицитных условиях, количество воды, получаемой деревом, по сравнению с его собственным потреблением выше, если дерево-партнер крупнее. Количественный подход к оценке биологической и экологической роли корневых срастаний закладывает основу для понимания их влияния на формирование и продуктивность древостоя.

Ключевые слова: *срастание корней деревьев, биология и экология срастаний, перемещение веществ через срастания, живые пни, модели функционирования срастаний.*

DOI: 10.15372/SJFS20250202

ВВЕДЕНИЕ

Конкуренция деревьев за свет, влагу и элементы питания обычно рассматривается как основной фактор взаимодействия между ними, но эта идея подвергается сомнению примерами сотрудничества или кооперации посредством естественных корневых срастаний (Виноградов-Никитин, 1924; Бескаравайный, 1955; Макаренко, 1962; Bertness, Callaway, 1994; McIntire, Fajardo, 2014). С учетом того, что конкуренция в строгом смысле этого слова может не возникать между сросшимися деревьями, высказано предположение о возможном пересмотре концепции кон-

курентных отношений в пользу кооперативных отношений, возникающих между сросшимися деревьями (Kuntz, Riker, 1956; Bormann, 1962; Eis, 1972; Tarroux et al., 2014). При этом не ясно, означает ли внутривидовое корневое срастание потерю индивидуальности каждой особи и возникновение внутривидового взаимодействия (кооперирования) или же это паразитическое явление (Bormann, Graham, 1959, 1960).

Корневые срастания (трансплантаты) – это морфологические и физиологические соединения, образующиеся между корнями деревьев (Tarroux, Des Rochers, 2010). В связи с обсуждением феномена срастания корней растений по-

лучил развитие важнейший в биологии вопрос о взаимоотношениях между отдельными видами и особями внутри вида. Важность корневого срастания заключается в его способности влиять на физиологию и экологию сросшихся деревьев (Lev-Yadun, Sprugel, 2011). Исследования по срастанию корней позволили получить важную информацию о том, насколько широко оно распространено как у хвойных, так и у лиственных видов, но вследствие специфики подземных структур деревьев как объекта изучения исследование корневых срастаний существенно более проблематично по сравнению с оценкой их надземных характеристик (Lev-Yadun, Sprugel, 2011). В результате ученые до сих пор строят догадки о процессах, приводящих к образованию корневого срастания, вовлеченных факторах и их действии (Gaspard, DesRochers, 2020). Вопрос о том, является ли срастание корней случайным или закономерным явлением, до сих пор остается спорным (Targroux et al., 2014).

ПРЕДЫСТОРИЯ ФЕНОМЕНА СРАСТАНИЯ КОРНЕВЫХ СИСТЕМ ДЕРЕВЬЕВ

Феномен срастания (англ. *grafting*) надземных или подземных органов растений имеет древнюю историю (Pease, 1933). При этом английскому термину *grafting* соответствуют по крайней мере, три русскоязычных термина: «прививка», «сращивание» и «срастание».

Прививки как «пересадки черенков данного вида на подвой других форм или штаммов того же вида или на подвой другого вида того же рода» (Pease, 1933, с. 66) применялись с глубокой древности. Косвенные доказательства прививки были получены на основе фрагмента шумерской клинописи, датированной приблизительно 1800 г. до н. э. (Harris et al., 2002; Juniper, Maberly, 2006). Позднее о прививках растений упоминал А. S. Pease (1933), цитируя Теофраста (372–287 гг. до н. э.): «Разумно предположить, что прививка принесет более красивые плоды, особенно если культивируемый сорт привить к дикорастущему, поскольку в результате получается более богатый запас питательных веществ из-за силы поддерживающего растения» (с. 66), а также он приводил свидетельства Плиния (23–79 гг.) и Плутарха (40–120 гг.) о деревьях с привитыми на них разнообразными, в том числе плодовыми, растениями (Pease, 1933). По поводу влияния таксономической близости на успех срастания подвоя и привоя К. Mudge и соавт. (2009) писали, что межклональные/вну-

тривидовые трансплантаты почти всегда совместимы, межвидовые/внутривидовые трансплантаты обычно совместимы, внутривидовые/внутрисемейные трансплантаты редко совместимы, а межсемейные трансплантаты практически всегда не совместимы. Анализ литературы последних лет по проблеме совместимости показал перспективность тестирования с помощью биологических маркеров (Darikova et al., 2011; Loupit, Cookson, 2020). Предложенный И. А. Бондориной (2011) экспресс-метод выявления регенерационных потенциалов и совместимости прививочных компонентов отличается простотой выполнения, надежностью и позволяет проводить диагностическое тестирование на первичную совместимость между компонентами прививки, минуя длительные, технически сложные исследования. В современной лесной селекции прививки, например кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour), ускоряют начало плодоношения (Титов, 2007) (рис. 1).



Рис. 1. Плодоношение привитого кедра сибирского в лесосеменной плантации. Горный Алтай.

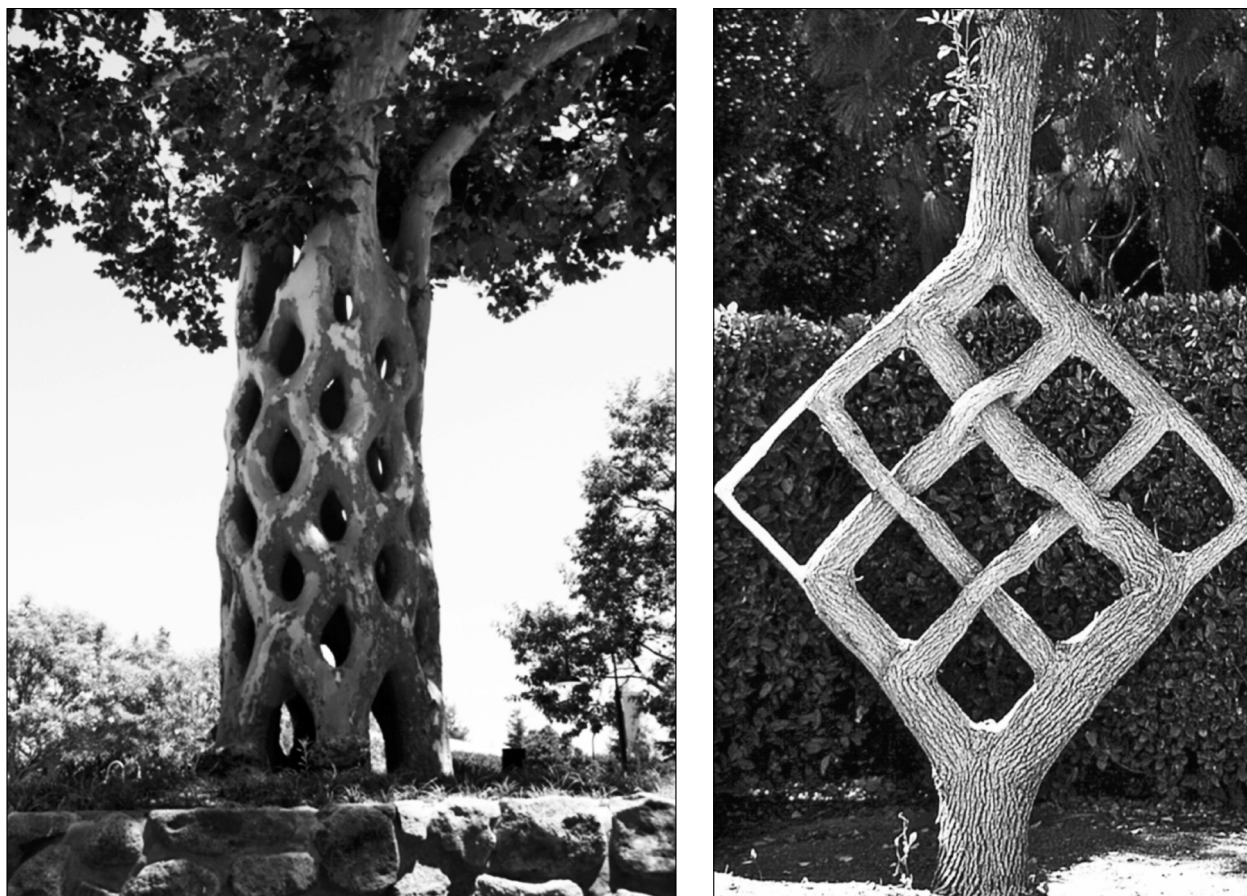


Рис. 2. Декоративные «древесные скульптуры» (Mudge et al., 2009).

Проводятся исследования по роботизации прививок (Kobayashi et al., 1999), продолжается изучение физиологических, биохимических и молекулярных основ прививок (Notaguchi et al., 2020; Rasool et al., 2020; Mauro et al., 2022; Loupit et al., 2023; Feng et al., 2024; Wang et al., 2024).

«Графтинг» как искусственное (преднамеренное) переплетение и сращивание стволов или ветвей нескольких растений имеет целью создание необычных (причудливых, декоративных) форм, так называемых «древесных скульптур» (Mudge et al., 2009) (рис. 2).

Наконец, «графтинг» – это естественное срастание надземных (Küster, 1899; La Rue, 1934; Вашкулат, 1962) или подземных (Fraser et al., 2005) частей растений в естественных условиях произрастания. В настоящем обзоре рассматриваются биологические и экологические аспекты срастания только корней деревьев (рис. 3).

Первым свидетельством срастания корней деревьев, скрытых в толще почвы, стало обнаружение в лесу «живых» пней (Pemberton, 1920; Fuller, 1921; Юновидов, 1935; Гордеев, 1953; Kobendsa, 1955; Lanner, 1961; Holmsgaard, Scharff, 1963; Liphshitz et al., 1987). В России

первое упоминание о живых пнях можно найти в статье Г. Классона «Еще несколько замечаний об образовании наплывов на пнях пихтовых и некоторых других деревьев» (Лесной журнал, 1844, цит. по: Савельева, 1969). Затем в книге «Русский лес» Ф. К. Арнольд (1898) описал явление постепенного полного «заплывания» поверхности среза живых пней лиственницы (*Larix* Mill.) в результате их остаточного роста



Рис. 3. Полное срастание корней сосны скрученной (*Pinus contorta* Douglas ex Loudon) (Fraser et al., 2005).



Рис. 4. Живые пни как «биологический курьез» (Bormann, Graham, 1960; Живые пни, 2024).

в течение многих лет после спиливания дерева. Этот феномен, объяснения которому долгое время не могли найти естествоиспытатели и даже лесничие, воспринимался первоначально как «биологический курьез» (Bormann, Graham, 1960) (рис. 4).

ОПИСАНИЕ ФЕНОМЕНА, ЧАСТОТЫ И ПРИЧИН СРАСТАНИЯ КОРНЕЙ РАСТУЩИХ ДЕРЕВЬЕВ

Феномен, частота и причины срастаний корневых систем описаны исследователями как в естественных условиях, например путем водоструйного вскрытия (Калинин, 1991; Колтунова, 2013; Tarroux et al., 2014), так и когда часть деревьев удалена, а анализ проводится по числу живых пней (Pemberton, 1920; Юновидов, 1935; Гордеев, 1953; Fuller, 2021).

Обстоятельный анализ феномена срастания корневых систем деревьев на описательном уровне был дан Л. С. Савельевой (1969) за 1844–1968 гг. по русскоязычной (65 источников) и за 1933–1966 гг. – по зарубежной литературе (34 источника). Отметив, что срастанием можно считать соединение корней лишь при наличии их физиологического взаимодействия,

Л. С. Савельева (1969) сформулировала последовательность процесса срастания: 1) тесное соприкосновение двух корней вследствие возникшего давления между ними; 2) нарушение целостности покрова коры; 3) активизация камбия; 4) нарастание каллуса с краев срастания; 5) соединение наплывов каллуса; 6) образование общей проводящей ткани; 7) образование общих годичных колец. Эта последовательность срастания позднее повторно описана другим исследователем (Eis, 1972). Л. С. Савельева (1969) пришла к выводу, что при всей ясности процесса срастания его экологическая сущность до конца не выяснена. При установленном обмене пластическими веществами через места срастания его влияние на рост сросшихся особей неизвестно, и в целом физиологические взаимоотношения между пнем и сросшимся с ним деревом не ясны. Обзор Л. С. Савельевой (1969) завершается оценкой практической значимости срастания корней: ожидать его существенного влияния на жизнедеятельность насаждения не следует, поскольку доля сросшихся корней в общей их массе невелика.

Поскольку степень влияния сросшихся корнями деревьев на продуктивность насаждения во многом определяется частотой срастаний,

исследованию названной частоты и ее причин посвящена существенная доля имеющихся публикаций. Срастание корней наблюдается примерно у 200 видов (Graham, Bormann, 1966), но фактически это может происходить гораздо чаще с учетом того, что названному явлению уделялось мало внимания из-за трудностей с изучением подземных органов деревьев (Lev-Yadun, Sprugel, 2011).

Частота срастания корней определяется несколькими факторами. Сюда относятся густота корней, глубина укоренения, морфология, влажность и текстура почвы (Tarroux, DesRochers, 2010), генетическая близость сросшихся деревьев (Graham, Bormann, 1966; Loehle, Jones, 1990; Tarroux et al., 2014), воздействие ветра (Jelínková et al., 2009), густота древостоя и его возраст (Bormann, Graham, 1959). Формирование срастаний связано также с факторами, которые увеличивают густоту корней и, следовательно, вероятность контакта между ними (Schultz, Woods, 1967; Eis, 1972), а также с наличием неглубоких каменистых почв (Eis, 1972). В то же время, исследования хвойных видов показали, что образование корневых срастаний не зависит ни от структуры почвы (Bormann, Graham, 1959; Bormann, 1962; Eis, 1972; Stone, 1974), ни от рельефа местности (Eis, 1972).

Вероятность срастания корней и наличия деревьев со сросшимися корнями во многом зависит от частоты и силы порывов ветра. При раскачивании деревьев под действием ветра два корня, находящиеся в тесном контакте, интенсивно трутся друг о друга, происходит быстрое разрушение коры и последующее физиологическое срастание. Редкость сильных порывов ветра (достаточно сильных, чтобы разрушить кору между двумя корнями) объясняет, с одной стороны, небольшое количество сросшихся корней, а с другой – большое количество сросшихся деревьев (даже редкий, но сильный порыв ветра одновременно затрагивает большинство деревьев в насаждении) (Tarroux et al., 2014).

Наличие сросшихся деревьев также связано с их положением в древесном пологе (Bechtold, 2003). Хотя естественные срастания корней наблюдались у деревьев всех классов Крафта (Schultz, 1963; Eis, 1972; Baret, DesRochers, 2011), сросшиеся деревья, как правило, являются господствующими или согосподствующими (Schultz, 1963; Külla, Lõhmus, 1999). В Казахском мелкосопочнике преимущественное срастание корней в культурах сосны наблюдалось у де-

ревьев высших классов роста, а в естественных сосняках – примерно в одинаковых соотношениях у деревьев высших и низших классов (Макаренко, 1964). В мангровых лесах Мексики обнаружено, что сросшиеся деревья доминируют в верхнем пологе леса, и по мере усиления экологического стресса частота срастаний увеличивалась (Vovides et al., 2021). При изучении функционирования живых пней они чаще оказывались сросшимися с господствующими или согосподствующими, а не с угнетенными деревьями (Schultz, 1963). Это объяснялось тем фактом, что поддержание живого пня энергетически затратно (Tarroux et al., 2010) и, следовательно, маловероятно, что оно будет поддерживаться угнетенными деревьями.

Взаимоотношения между сросшимися деревьями гораздо более разнообразны и сложны, чем только обмен элементами питания, на чем в основном фокусировались исследователи до 1960-х годов. При рассмотрении значения срастания корней с точки зрения механической адаптации деревьев (Loehle, Jones, 1990; Basnet et al., 1993) показано, что повышенная механическая устойчивость дерева важна не только на заболоченных почвах, но и как фактор противостояния ветровалу на плакорах (Loehle, 1988; Basnet et al., 1993). Установлено, что аргументация механической адаптивности лишь частично подтверждается существующими данными, и формирование трансплантатов сопряжено с многочисленными иными факторами, такими, как уже упомянутые изменчивость морфологии корней, структуры и влажности почвы, а также степени взаимного перекрытия корней (Loehle, Jones, 1990). В частности, в сосняке бруснично-чернично-зеленомошном подзоны предлестепи Западной Сибири перекрытие корней увеличивается с возрастом древостоя, достигая максимального 60-кратного перекрытия в возрасте около 40 лет, с последующим снижением вплоть до отсутствия перекрытия после 250 лет (Санников, Санникова, 2014).

При анализе частоты и причин корневых срастаний имеет смысл оценивать отдельно результаты, полученные путем водоструйного вскрытия корневых систем на некоторой площади насаждения (рис. 5) и подсчетом живых пней в насаждениях разного возраста и морфоструктуры

В первом случае результаты имеют объективный характер, а во втором – зависят от числа вырубленных деревьев и их размеров. Посколь-

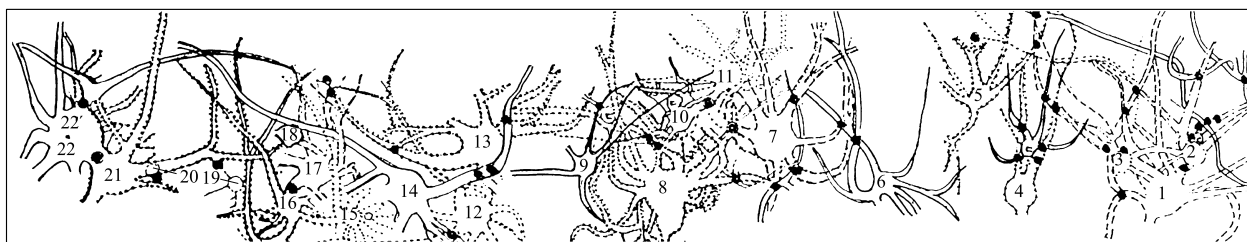


Рис. 5. Структура корневых систем 120-летних деревьев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) на дресвяной почве Казахского мелкосопочника (Колтунова, 2013).

Цифрами обозначены номера деревьев; черными кружками – места срастания корней. Корни вскрыты на глубину 60 см водоструйным методом.

ку первый вариант довольно трудоемок, результаты по нему сравнительно немногочисленны (Callaway et al., 2002), а основной объем публикаций связан с подсчетом живых пней.

Установлено, что в культурах сосны обыкновенной в возрасте 50 лет сросшиеся корни имеют 37 % деревьев (Подзоров, 1963), а в 120-летнем возрасте в сухих условиях – 95 % (Колтунова, 2013). В насаждениях сосны скрученной в возрасте от 2 до 46 лет было выполнено водоструйное вскрытие корневых систем на 40 пробных площадях, с 10 деревьями на каждой (Fraser et al., 2005). Выполнен двухфакторный анализ количества срастаний на единице площади в зависимости от густоты деревьев и среднего диаметра ствола, и установлена положительная связь с обеими независимыми переменными ($R^2 = 0.536$) (Fraser et al., 2005). Положительная связь числа срастаний с густотой была выявлена в диапазоне густот от 8 до 336 тыс./га, т. е. при густотах, при которых в еловых древостоях (Holmsgaard, Scharff, 1963) срастаний уже

не наблюдалось. Большинство срастаний у сосны скрученной сформировалось к 20-летнему возрасту корней при их диаметре около 5 см и густоте около 8500 стволов/га (Fraser et al., 2005).

Относительное число срастаний (отнесенное к числу деревьев на единице площади) увеличивалось с возрастом в диапазоне от 2 до 46 лет и снижалось с увеличением расстояния между деревьями в диапазоне от 10 до 60 см и более (рис. 6).

Необходимо отметить, что возраст деревьев и расстояние между ними тесно коррелируют, и парный анализ с каждым из факторов (Fraser et al., 2005), по сути, описывает одну и ту же общую закономерность. Для объективной оценки вклада каждого из названных двух факторов в объяснение изменчивости количества сросшихся деревьев необходим двухфакторный регрессионный анализ.

В мангровых лесах число срастаний корней увеличивалось прямо пропорционально диаметру ствола (Vovides et al., 2021). Для определе-

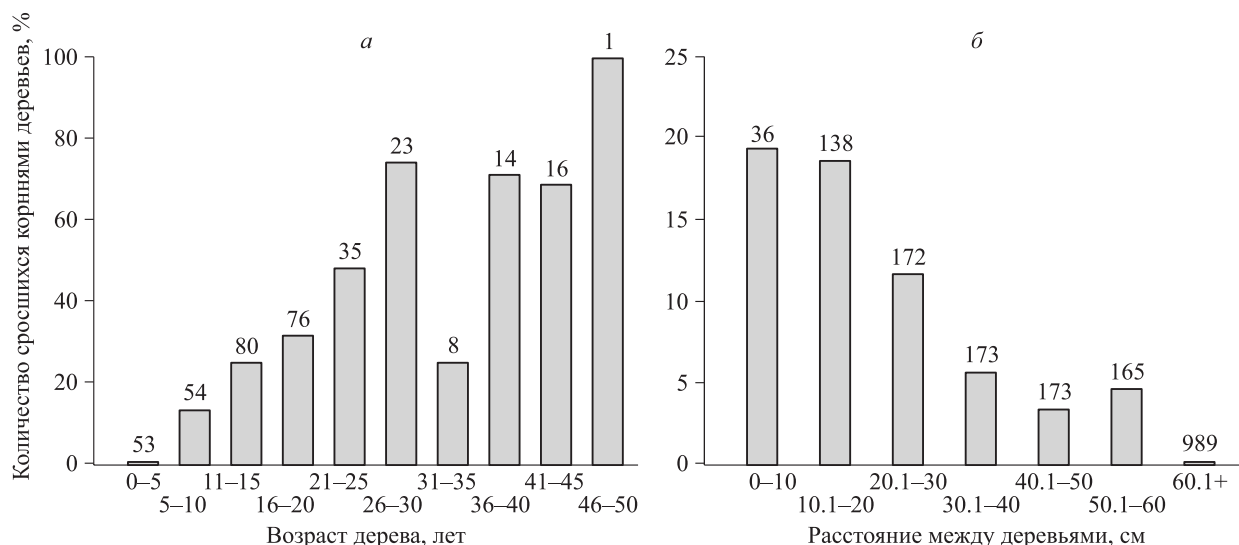


Рис. 6. Количество сросшихся корнями деревьев в насаждениях сосны скрученной в зависимости от возраста дерева (а) и от расстояния между деревьями (б) (Fraser et al., 2005). Цифры обозначают число наблюдений.

ния числа деревьев, имеющих сросшиеся корни с другими деревьями (или потенциальных живых пней), T. Satoo (1964) предложил формулу

$$q = (a \times N^2) / n \times (N - n), \quad (1)$$

где q – число деревьев, имеющих срастания корней; a – число живых пней; N – общее число деревьев и пней; n – число живых и мертвых пней.

Увеличение числа корневых срастаний с возрастом насаждения отмечено у сосны смолистой (*Pinus resinosa* Sol. ex Aiton) (Armson, Van den Driessche, 1959). Рост числа живых пней с возрастом показан в еловых древостоях Дании (Holmsgaard, Scharff, 1963) и в сосняках Северного Казахстана (Колтунова, 2013). В 88-летнем возрасте число живых пней в древостое достигает 54 % (Page, 1924; цит. по: Савельева, 1969). Увеличение числа живых пней с густотой древостоя было отмечено у сосны замечательной (*Pinus radiata* D. Don) (Pawsey, 1962; цит. по: Савельева, 1969), с. обыкновенной (Макаренко, 1964), а также у с. Эллиота (*P. elliottii* Engelm.) (Schultz, 1972), с. Банкса (*P. banksiana* Lamb.) (Tarroux, Desrochers, 2010) и у тополевых гибридов (Gaspard, DesRochers, 2020). Однако это увеличение не всегда было линейным, в частности, у ели европейской (*Picea abies* (L.) H. Karst.) в возрасте от 19 до 67 лет число живых пней увеличивалось пропорционально густоте древостоя, но лишь до густоты 1,5 тыс. деревьев/га. При дальнейшем увеличении густоты их число постепенно снижалось, и при густоте от 6 до 7 тыс./га живые пни встречались лишь единично (Holmsgaard, Scharff, 1963).

При анализе частоты корневых срастаний у исследователей преобладает утверждение, что расстояние между деревьями – наиболее важный фактор, поскольку оно обеспечивает тесный контакт между корнями соседствующих деревьев (Reynolds, Bloomberg, 1982; Külla, Lõhmus, 1999; Fraser et al., 2005; Tarroux, DesRochers, 2010; Gaspard, DesRochers, 2020).

На основании собственных опытов Л. С. Савельева (1969) пришла к выводу, что у деревьев разных видов срастания корней не происходит, несмотря на их тесное соприкосновение, что свидетельствует о биологической несовместимости их тканей в естественных условиях роста (Янушко, 1958).

В отношении тополя осинообразного (*Populus tremuloides* Michx.) как клонального вида, размножающегося в основном за счет корневых отпрысков, но сохраняющего высокий уровень клонального разнообразия, была выска-

зана гипотеза о возможности его поддержания с помощью естественных корневых срастаний (Jelínková et al., 2009). При использовании молекулярных маркеров показано, что срастание корней между клонами было столь же частым, как и внутри клона. Значительная взаимосвязанность внутри клонов, а также между клонами посредством межклональных корневых срастаний может привести к образованию крупных генетически разнообразных физиологических общностей в насаждениях тополя осинообразного и существенно повлиять на интерпретацию различных экофизиологических процессов в них (Jelínková et al., 2009). Тем не менее исследования по вегетативному размножению плодовых деревьев показали, что наибольший успех прививки достигнут между клонами одного и того же вида вследствие генетической близости и что прививка между растениями разных семейств и родов была редкой (Mudge et al., 2009; Hartmann et al., 2014).

Генетическое расстояние между сросшимися и несросшимися деревьями измерялось довольно редко, поскольку это требует трудоемких и дорогостоящих раскопок, а также соответствующих молекулярных маркеров для определения генетической идентичности особей (Tarroux et al., 2014). Наблюдаемые различия в частоте срастания корней деревьев у разных видов объяснялись степенью их генетической близости. Считалось, что более близкие генетические расстояния между особями приводят к большей вероятности срастания корней (Stone, 1974; Loehle, Jones, 1990) и что срастание корней особенно часто встречается у видов с низким генетическим разнообразием (Stone, 1974), таких как сосна смолистая (Boys et al., 2005). Однако срастание корней встречается и у видов, демонстрирующих более высокий уровень генетического разнообразия. В частности, в насаждениях сосны Банкса срастание корней наблюдалось у 21–71 % деревьев (Tarroux, DesRochers, 2010).

На примере сосны Банкса поставлена задача исследовать генетическое разнообразие сросшихся и несросшихся деревьев с целью определения, существует ли связь между генетическим расстоянием и вероятностью образования естественных корневых срастаний. В бореальных лесах Канады на семи участках проведено водоструйное вскрытие корневых систем в четырех естественных насаждениях и трех участках культур. Было изучено влияние на частоту срастания корней территориальных и генетических расстояний, а также густоты древо-

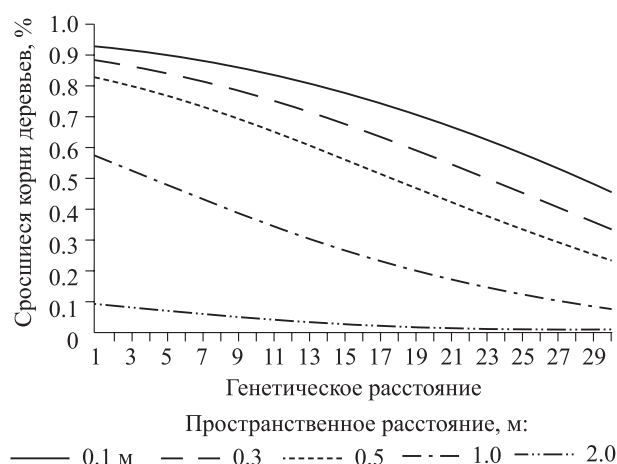


Рис. 7. Вероятность наличия сросшихся корней в зависимости от пространственных и генетических расстояний между деревьями (Tarroux et al., 2014).

стоя, типа почвы и происхождения древостоя (Tarroux et al., 2014). Генетическое расстояние было определено с использованием программы GenAlEx6 (Peakall, Smouse, 2006). В естественных древостоях частота корневых срастаний была выше, чем в культурах. Анализ показал (Tarroux et al., 2014), что наличие корневых срастаний зависит как от пространственного расстояния между деревьями, так и в меньшей степени — от генетического расстояния между ними (рис. 7).

Чтобы выяснить, образуются ли срастания корней исключительно в результате случайного контакта и имеет ли частота этой случайности видоспецифичный характер, построена «нейтральная» имитационная модель (Kummel, 2023). Сравнение предсказаний разработанной модели с опубликованными эмпирическими данными показало ее способность объяснять некоторые особенности срастаний, и предсказания этих особенностей имели видоспецифичный характер. Чтобы выяснить, при каких условиях совместное использование ресурсов посредством срастания корней может принести существенную пользу на уровне древостоя, были построены дополнительные имитационные модели и подтверждены ранее опубликованные эмпирические результаты. Показано, что частота срастаний связана с повышением выживаемости древостоев в условиях, когда доступность ресурсов изменялась во времени и пространстве. Однако срастания не оказывали положительного воздействия, когда ресурсы были равномерно или статично распределены между деревьями, но оказывали отрицательное воздействие, когда средний уровень ресурсов

был очень низким независимо от характера их изменения. По результатам моделирования был сделан вывод, что срастание корней может быть адаптивным, обеспечивая эффект усреднения ресурсов в неопределенных условиях окружающей среды (Kummel, 2023).

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ КОРНЕВЫХ СРАСТАНИЙ ДЕРЕВЬЕВ

До последних десятилетий было мало информации об экологическом влиянии корневых срастаний на морфоструктуру деревьев и динамику древостоев, и значение корневых срастаний для экологии лесов оставалось мало изученным (Vovides et al., 2021). До 1950 г. в основном описывали феномены корневых срастаний и почти не исследовали их роль в лесной экологии (Bormann, 1962). С 1950-х по 1990-е годы корневые срастания в основном рассматривались как случайное явление или угроза для лесных насаждений из-за их роли в качестве переносчиков патогенов (Epstein, 1978), и единственный долгосрочный положительный результат срастаний видели в повышенной механической устойчивости деревьев (Graham, Bormann, 1966; Keeley, 1988; Stokes et al., 2005).

В настоящее время общепринятое представление о том, что динамика лесов определяется только конкуренцией и выживанием наиболее приспособленных, подвергается сомнению в связи с открытием сетей микоризы и переоценкой корневых срастаний как источника положительных взаимодействий между деревьями (Fraser et al., 2006; Deslippe et al., 2016; Klein et al., 2016; Gaspard, DesRochers, 2020; Quer et al., 2020). Срастание корней определяет функционирование пней, соединенных корнями с деревьями, оставленными после прореживания (Bader, Leuzinger, 2019; Tarroux et al., 2010), способствует смягчению последствий от вспышек насекомых-вредителей (Salomón et al., 2016), обеспечивает механическую поддержку и устойчивость к ветровалу (Basnet et al., 1993). Экологический аспект корневых срастаний состоит также в ответе на вопрос, являются ли они паразитическими или симбиотическими по своей природе и соответственно оказывают ли отрицательное либо положительное воздействие на сросшиеся деревья и древостой в целом (Wimmler et al., 2022). В дискуссиях о последствиях срастания корней деревьев выявляется также неопределенность с ответом на вопрос, является ли увеличение роста кратковременным

эффектом от изменения режима конкуренции (т. е. увеличения доступности света из-за выруб-ки соседних деревьев) и увеличения подземных ресурсов (Bormann, 1966; Eis, 1972) или же это связано с эффектом, имеющим долгосрочную перспективу.

Имеются утверждения, что срастание деревьев корнями – совместная адаптивная стратегия, при которой обмен ресурсами компенсирует их дефициты во времени и пространстве и способствует снижению стресса в противостоянии деревьев нарушениям среды обитания (Bormann, 1966; Eis, 1972; Lev-Yadun, Sprugel, 2011; Tarroux, DesRochers, 2011; Vovides et al., 2021). Отношения между деревьями, сросшимися своими корнями, не всегда симметричны. С точки зрения водного, минерального и органического питания господствующие деревья мало что получают от оставшихся пней угнетенных деревьев, но угнетенные деревья имеют значительный потенциальный выигрыш, если они подключены к корневой системе господствующего дерева, даже если от него остается лишь пень (Bormann, 1966).

В имеющихся публикациях не продемонстрировано очевидного влияния живых пней на растущее дерево: если одни исследователи (Schultz, 1963; Fraser et al., 2007) не наблюдали какого-либо влияния живых пней на рост соседствующего с ним дерева, то другие (Tarroux et al., 2010) описали их негативное влияние на темпы роста деревьев, а третьи (Bormann, 1966; Dosen, Iyer, 1979) сообщили об увеличении скорости роста дерева после рубки сросшегося с ним соседа.

Наличие срастаний корней деревьев с живым пнем потенциально повышает их прирост. Удаление одного из сросшихся корнями деревьев позволяет оставшемуся использовать развитую корневую систему другой особи или, по крайней мере, ее часть, не вкладывая средств в ее создание (Lanner, 1961). Установлено, что в мангровых лесах высота деревьев с наличием срастаний больше, чем деревьев без срастаний, но только при диаметре ствола от 20 до 60 см, а у более тонких деревьев различия нет (Vovides et al., 2021). Напротив, в ельниках Дании обнаружено наличие прироста диаметра стволов, связанных с живыми пнями, меньшего на 0.06–0.35 % по отношению к деревьям, не связанным с живыми пнями, правда, статистически не значимое на 5%-м уровне (Holmsgaard, Scharff, 1963). Одновременно имел место и отток элементов питания в живой пень для формирования его прироста

(Hartig, 1844), и считалось, что этот пень «паразитирует» на корневой системе растущего дерева (Göppert, 1842; Wichmann, 1925).

На примере пихты бальзамической (*Abies balsamea* (L.) Mill.) в бореальных лесах Канады установлено, что деревья до срастания корнями имели более высокие темпы роста, чем после срастания, и, тем самым, срастание корней не улучшило рост деревьев (Quer et al., 2022). Был сделан вывод, что внутривидовая конкуренция оказала большее негативное влияние на рост сросшихся деревьев, чем на рост деревьев несросшихся, и, таким образом, сросшиеся деревья не могут считаться предпочтительными конкурентами несросшимся деревьям. В условиях высокой внутривидовой конкуренции рост более крупных сросшихся деревьев был затронут в меньшей степени, чем рост деревьев меньшего размера, что дало основание предположить, что деревья могли использовать ресурсы в своих интересах в рамках сотрудничества. Проведенное исследование показало, что сросшиеся деревья влияют на рост друг друга, и реагируют на конкуренцию за ресурсы скорее, как сообщество, а не как отдельные деревья (Quer et al., 2022).

Как отмечалось выше, сросшиеся деревья, как правило, крупнее, чем несросшиеся (Любич, 1954; Ивченко, 1961; Ярославцев, 1964; Basnet et al., 1993; Gaspard, DesRochers, 2020), включая их высоту (Basnet и др., 1993), диаметр ствола (Yli-Vakkuri, 1953) и корневую систему в целом (Gaspard, DesRochers, 2020). Однако для относительных показателей, таких как отношение высоты дерева к диаметру ствола и диаметра кроны к диаметру ствола, для сросшихся деревьев наблюдались более низкие значения, чем для несросшихся (Basnet et al., 1993; Gaspard, DesRochers, 2020). Исследование, касающееся сбежистости ствола (т. е. отношения высоты дерева к диаметру ствола) показало, что сросшиеся деревья одного и того же размерного класса более стройные. Это позволяет предположить, что благодаря общей корневой системе сросшиеся деревья повышают свою механическую устойчивость (Vovides et al., 2021). В то же время, в естественных насаждениях сосны обыкновенной не выявлено существенных различий в темпах роста сросшихся и несросшихся деревьев (Tarroux, DesRochers, 2011).

Таким образом, остается неясным, являются ли изменения размеров сросшихся деревьев и их аллометрии результатом преимуществ, получаемых от срастания, или они связаны с тем фактом, что более крупные деревья имеют более высо-

кую вероятность срастания из-за их более развитой корневой системы (Gaspard, DesRochers, 2020). Различия в аллометрии деревьев также могут быть связаны не только с фактом срастания, но с другими факторами, такими как локальные экологические условия, возраст дерева или возраст срастания. В целом влияние срастания корней на рост деревьев до конца не изучено (Wimmler et al., 2022).

В дополнение к изложенным особенностям корневых срастаний высказаны предположения по эволюции как корневых срастаний, так и живых пней, с точки зрения действия индивидуального (родственного) отбора (Lev-Yadun, Sprugel, 2011). Рассмотрена положительная роль корневых срастаний в двух ситуациях: когда корнями срослись два растущих дерева и когда погибло одно из сросшихся корнями деревьев, и образовался живой пенек.

Срастание корнями двух растущих деревьев:

1. При некотором уровне конкурентных отношений отдается предпочтение здоровому дереву, поскольку у него меньше шансов стать источником болезней.

2. Сросшиеся корнями деревья одного и того же вида часто растут группами (Kuntz, Riker, 1956; Bormann, 1962; Макаренко, 1964; Eis, 1972; Hubbell, 1979), и наличие срастаний корней у одного и того же вида может существенно повысить потенциал репродуктивного успеха.

3. С точки зрения конкурентных отношений данный индивидуум может оказаться более предпочтительным соперником для другого индивидуума, чем заменивший его более жизнеспособный индивидуум, особенно, если этот другой индивидуум ослабевает – так называемый «феномен близкого врага» (Temeles, 1994).

4. У размножающихся вегетативно растений существует вероятность того, что соседнее растение является представителем того же гена, и, таким образом, срастание корней поддерживает тот же генотип.

5. Поскольку большинство семян рассеивается вблизи родительского дерева, существует вероятность того, что соседние деревья генетически ближе к сросшемуся корнями дереву, чем другие деревья того же вида внутри популяции, и срастание корней является в определенном смысле выражением родственного отбора (Hamilton, 1964).

6. Наличие срастания может способствовать приобретению деревом полезных грибов или микроорганизмов у сросшегося с ним соседнего дерева. Несмотря на потенциальную пользу,

риск передачи патогенных микроорганизмов через корневые срастания может препятствовать их образованию.

7. Поскольку корни вырабатывают различные токсины, защищающие древесный поллог (Erb et al., 2009), срастание корней с другими генотипами может увеличить арсенал защитных химических веществ и, следовательно, повысить устойчивость деревьев к различным патогенам (Lev-Yadun, Sprugel, 2011).

Срастание корнями растущего дерева и живого пня:

1. Корневая система живого пня занимает территорию, прилегающую к растущему дереву, и таким образом, защищает его от конкуренции за воду, свет и элементы питания (Schenk, 2006). С эволюционной точки зрения, долгосрочное соотношение выгод и рисков от срастаний может соответствовать определенному уровню склонности к образованию корневых срастаний.

2. Наличие корневой системы у живого пня означает, что генотип продолжает жить, и у некоторых таксонов есть шанс, что при определенных обстоятельствах он сможет возобновить рост и размножение в случае, если все сросшиеся с ним деревья погибнут, например от ветровала (Lev-Yadun, Sprugel, 2011).

В заключение высказанной гипотезы об эволюции корневых срастаний и живых пней, основанной на предполагаемом индивидуальном отборе, автор гипотезы (Lev-Yadun, Sprugel, 2011) констатирует нынешнее отсутствие базовых данных, таких как более широкие знания о таксонах деревьев, сросшихся корнями, о частоте межвидовых естественных срастаний корней тех или иных таксонов, о возрасте и размере деревьев и сросшихся корней. Поэтому при нынешнем низком уровне знаний о биологии корневых срастаний трудно предсказать, какое понимание биологии деревьев и насаждений может возникнуть в результате изучения этой темы. Хотя исследования корневых трансплантатов являются дорогостоящими и трудоемкими, считается, что это очень распространенное и важное явление заслуживает большего внимания (Lev-Yadun, Sprugel, 2011).

Упомянутые данные об экологической роли корневых срастаний, как правило, ограничены конкретными насаждениями, а требуются более общие знания, касающиеся условий, способствующих срастаниям. Необходимы дальнейшие исследования по определению экологической значимости корневых срастаний для отдельного дерева и древостоя.

ОСОБЕННОСТИ ТРАНСЛОКАЦИИ ВЕЩЕСТВ ЧЕРЕЗ СРАСТАНИЯ КОРНЕЙ

Срастание корней деревьев одного вида важно не только с экологической, но и с физиологической точки зрения. Корневые срастания (трансплантаты) становятся функциональными, когда срастаются камбиальная и сосудистая ткани (Graham, Bormann, 1966). Физиологические особенности срастания корней деревьев, по-видимому, различаются в двух разных ситуациях: (1) когда сросшиеся деревья продолжают совместное сотрудничество и (2) когда одно из сросшихся деревьев удалено, и имеет место сотрудничество растущего дерева с живым пнем (Lev-Yadun, Sprugel, 2011).

Из числа рассмотренных результатов исследований, посвященных срастаниям корней (Wimmler et al., 2022), в 44 % случаев измерялась или прослеживалась транслокация веществ через корневые срастания с одного дерева на другое. При этом методики, используемые для оценки транслокаций, значительно различались. Первоначально исследования были направлены на доказательство прямого обмена веществами путем введения и отслеживания красителя или изотопов (Bormann, Graham, 1959; Schultz, 1963; Bormann, 1966). Хотя в значительной части рассмотренных исследований был косвенно подтвержден обмен веществами, основное внимание исследователей сосредотачивалось на наличии или отсутствии перемещения веществ, а количественная оценка переноса ресурсов была и остается малоизученной (Jones, Bretz, 1958; Fraser et al., 2006; Juzwik et al., 2010; Baret, DesRochers, 2011).

Предыдущие исследования показали, что через срастания корней происходят перетоки патогенов (Appel, 1994; Baric et al., 2008), минеральных веществ (Kuntz, Riker, 1956; Bormann, 1966; Shultz, Woods, 1967), углеводов (Bormann, 1961, 1966), гормонов (Bormann, 1966), гербицидов (Bormann, Graham, 1959, 1960; Eis, 1972), микроорганизмов (Eis, 1972; Epstein, 1978) и воды (Schultz, Woods, 1967; Stone J. E., Stone E. L., 1975; Wimmler et al., 2022), что, в свою очередь, влияет на их прирост (Adonsou et al., 2016b; Tarroux, DesRochers, 2011), смягчая неблагоприятные последствия дефолиации и нашествия вредителей (Salomón et al., 2016) и увеличивая концентрацию углеводов в угнетенных деревьях (Fraser et al., 2006). Т. Satoo (1964) отмечает важную роль срастаний корней не только в биологическом аспекте с точки зрения перетока ассимилятов, элементов питания, солей и влаги, но

и в практическом плане – при отводе деревьев при рубках ухода и при отборе элитных деревьев в селекционных программах.

Корневые срастания могут служить переносчиками патогенов (Appel, 1994; Baric et al., 2008), что приводит к распространению заболеваний дуба (Blaedow, Juzwik, 2010; Juzwik et al., 2010). Установлено, что возбудитель сосудистого микоза дуба (*Ceratocystis fagacearum* (Bretz) Hunt), вызывающий его увядание, может перемещаться с больных деревьев на близлежащие здоровые деревья через естественные корневые срастания и приводить к локальному распространению патогена (Kuntz, Riker, 1950). Гриб распространяется на большие расстояния, но способ его распространения точно не установлен. Предотвращение подземного распространения гриба через корневые срастания и предотвращение его распространения с надземных частей дерева легли в основу рекомендованных мер борьбы с увяданием дуба (*Quercus* L.) (Jones, Bretz, 1958). Высокий уровень успеха (84 % обследованных очагов заболевания) был достигнут в борьбе с подземным распространением сосудистого патогена в течение 4–6 лет путем механического разрушения связей между корнями деревьев с помощью вибрационного плуга (Juzwik et al., 2010). В Пенсильвании также установлено, что через корневые срастания с больных на близлежащие здоровые деревья может перемещаться почвенный гриб *Verticillium nonalfalfae*, вызывающий увядание инвазивного айланта высочайшего (*Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle) (O’Neal, Davis, 2015). Наиболее опасными возбудителями болезней, перемещающимися через корневые срастания деревьев, являются *Fomes pini* и *Poria weirii* у дугласии (*Pseudotsuga* Carr.), *Armillaria mellea* у ели, *Endothia gyrosa* и *Ceratocystis fagacearum* у дубов, *Ceratostomella ulmi* у вяза (*Ulmus* L.) (Крамер, Козловский, 1983).

Элементы питания неравномерно распределяются в почве вокруг корней, заставляя растения использовать различные сигнальные пути для координации адаптационных реакций на самые разнообразные виды стрессов, в том числе на ограничение питательных веществ (Torres et al., 2021). Установлено, что гормональные сигналы, в частности ауксин, играют важную роль в заживлении ранений и регенерации сосудов в зоне срастания трансплантата. Сигналы, передаваемые через срастание белками, мРНК и малыми РНК в настоящее время становятся новыми механизмами, которые регулируют соотношение питания и развития корней и кроны и могут

играть ключевую роль в физиологии корневых срастаний (Goldschmidt, 2014). В отношении фитогормонов и их влияния на рост сросшихся корнями деревьев исследования чрезвычайно редки (Bormann, 1966), и основное внимание исследователей уделяется их роли в формировании трансплантата при прививках (Melnyk, 2017; Nanda, Melnyk, 2018; Melnyk et al., 2018; Sharma, Zheng, 2019). Роль многих фитогормонов остается неизвестной или недостоверной, а имеющиеся наблюдения носят описательный характер, т. е. не имеют количественной основы. Многие из фитогормонов могут оказывать более тонкое воздействие на усиление или подавление формирования трансплантата, и их действие может стать очевидным лишь по мере его «взросления» (Nanda, Melnyk, 2018).

Проведенными исследованиями (Bormann, 1961, 1966) обнаружено перемещение углеводов через корневые срастания, и было высказано предположение, что наличие корневых срастаний может изменить конкурентные отношения между деревьями и повлиять на динамику древостоя (Kuntz, Riker, 1956; Bormann, 1962; Eis, 1972). Количество углеводов, которые могут перемещаться через корневые срастания, было неизвестно, но показано, что в стрессовом состоянии растущие деревья в течение многих лет могут переносить достаточное количество ассимилятов для поддержания функционирования корневой системы деревьев.

Был поставлен вопрос, могут ли ассимиляты передаваться деревьям в условиях недостаточной освещенности при асимметричной конкуренции за свет (Кнох et al., 1989; Verntson, Wayne, 2000). Было высказано предположение, что передача ресурсов через корневые срастания может поддерживать рост деревьев, занимающих подчиненное положение в густых насаждениях (Fraser et al., 2006). Эта гипотеза была проверена в Канаде на примере сосны скрученной. Ранней весной было заложено 11 пробных площадей, и на каждой отобраны две пары сросшихся деревьев и 2 несросшихся дерева. Одно дерево из сросшейся пары и одно сросшееся дерево были затенены на каждом участке, в то время как остальные деревья в течение экспериментального периода не были затенены. В конце вегетационного периода оказалось, что у несросшихся затененных деревьев были значительно меньше запасы углеводов по отношению к деревьям на свету. У сросшихся затененных деревьев общая концентрация углеводов в корнях была значительно выше, чем у несросшихся. Это указывает на то, что срастание корней

частично компенсирует эффект затенения. Кроме того, срастания крупных корней передавали затененным деревьям пропорционально больше углеводов, чем срастания мелких корней. Углеводы, передаваемые через корневые срастания, дают возможность сросшимся деревьям выжить в условиях, когда несросшиеся деревья могут быть подавлены конкурентами (Fraser et al., 2006).

Корневые срастания оказываются полезными в сценариях ограниченного поступления углеводов не только при недостатке освещения, но также после вспышек энтомофитов. Поскольку уязвимость деревьев в связи с дефолиацией остается фактически необъяснимой их свойствами, было высказано предположение, что срастание корней может ослабить негативное воздействие дефолиации на рост деревьев, в частности при вспышке еловой листовертки-почкоеда (*Choristoneura fumiferana* Clem.). Это была гипотеза о срастании корней как механизме выживания деревьев после дефолиации названным вредителем. В условиях отсутствия информации о наличии какой-либо взаимосвязи между вспышками вредителя и корневыми срастаниями, на примере ели черной (*Picea mariana* (Mill.) Britton, Sterns & Poggenb.) было показано, что негативное влияние вспышки листовертки-почкоеда на рост деревьев у сросшихся деревьев было снижено по сравнению с несросшимися деревьями и что угнетенные деревья выигрывают от срастания в большей степени в результате поддержки со стороны господствующих деревьев. Перенос углеводов через корневые срастания и повышение эффективности использования ресурсов могут объяснить лучший рост сросшихся деревьев. Положительная роль срастания корней в снижении негативного влияния вспышки листовертки-почкоеда на рост деревьев может быть более выраженной в условиях ограниченного предложения углеводов (Salomon et al., 2016).

На основе маркировки перемещений стабильными изотопами углерода в масштабе древесного полога установлено (Klein et al., 2016), что углерод, усваиваемый 40-метровой елью, передается соседним буку (*Fagus* L.), лиственнице и сосне через перекрывающиеся корневые сферы. Сигналы о смешении изотопов указывают на то, что на межвидовой двунаправленный перенос, которому способствует общая сеть эктомикоризы, приходится 40 % мелкодисперсного углерода в корнях (переносится с дерева на дерево около 280 кг/(га · год). Таким образом, деревья могут обмениваться углеводами более

сложными способами, а не только через корневые срастания (Klein et al., 2016).

Через сросшиеся корни происходит перемещение гербицидов. В частности, в 30-летнем насаждении сосны веймутовой (*Pinus strobus* L.) вследствие перемещения сульфата аммония от обработанных этим гербицидом деревьев через срастания корней погибло 43 % деревьев, не подвергавшихся обработке. В аналогичной ситуации в насаждениях сосны смолистой в результате перемещения химикатов через корневые срастания погибло 50 % деревьев. Сделан вывод, что передвижение гербицидов через срастания корней способствует устранению нежелательных видов (Eis, 1972).

В отношении перемещения минеральных веществ (элементов питания) через срастания корней деревьев имеются лишь констатации явления (Kuntz, Riker, 1956; Bormann, 1966; Shultz, Woods, 1967). Опубликованы данные об изменении содержания элементов питания в результате прививки лимонных деревьев (Olmos-Ruiz, Carvajal, 2022). Сорт Верна лимона (*Citrus limon* (L.) Osbeck) был привит на подвое сладкого апельсина (*Citrus sinensis* (L.) Pers.) и горького апельсина (*C. aurantium* L.). Образцы корней лимонного дерева с подвоем горького апельсина содержали большее количество железа, марганца и цинка по сравнению с образцами лимонного дерева с подвоем сладкого апельсина. По остальным элементам питания существенных различий не оказалось. Листья сорта Верна на подвое из сладкого апельсина содержали больше железа, марганца и цинка по сравнению с листьями того же сорта на подвое из горького апельсина. По остальным элементам питания существенных различий не выявлено (Olmos-Ruiz, Carvajal, 2022). Также было проведено исследование транспорта азота между привоем и подвоем при прививках различных сортов винограда (*Vitis* L.) (Rossdeutsch et al., 2021). Насколько нам известно, в отношении транспорта элементов питания между сросшимися корневыми системами деревьев исследований на количественном уровне не проводилось, по-видимому, вследствие известных трудностей при исследовании подземной сферы деревьев.

Как основной компонент растительных клеток вода выполняет несколько физических и биохимических функций; она переносит элементы питания и участвует в биохимических процессах (Schubert, 2011). Увеличение или уменьшение количества воды, перемещаемой через срастания корней, может играть решающую роль в конкуренции за ресурсы и росте

насаждений и, таким образом, должно отражать соотношение чистых затрат и выгод от срастания с точки зрения взаимодействия между деревьями. Водный статус деревьев и физиологические аспекты водного транспорта в ксилеме стволов описаны довольно детально (Лир и др., 1974; Hinckley et al., 1978; Крамер, Козловский, 1983; Kozlowski, 1987). Количественная оценка и направление перемещения воды через корневые срастания известны в меньшей степени (Schultz, Woods, 1967; Stone J. E., Stone E. L., 1975), хотя были выявлены осмотические процессы как движущие механизмы подобных перемещений (Bader, Leuzinger, 2019). В частности, у сосны смолистой при фиксированном давлении 0.15 или 0.18 бар/м², приложенном к извлеченным корневым трансплантатам различных размеров и форм, наблюдалась скорость перетока воды от 0.8 до 202 мл/ч (Stone J. E., Stone E. L., 1975). При наблюдении за направлением водообмена между деревом и живым пнем установлена обратная связь между суточным сокодвижением и водным потенциалом ствола. Ночью, когда транспирация на деревьях приближалась к нулю, сокодвижение на живом пне увеличивалось, тогда как в дневное время – снижалось. Предполагалось, что движение воды обусловлено осмотическими процессами, поскольку потоки, связанные с испарением, маловероятны. Аналогичная, но менее выраженная закономерность, наблюдалась в дни с большим количеством осадков или низким дефицитом давления водяного пара (Bader, Leuzinger, 2019). У клоновых растений направление потока происходило от дерева, достаточно обеспеченного влагой, к дереву с недостаточной влагообеспеченностью. Это позволяет предположить, что движение сока через корневые срастания контролируется транспирационной тягой в соответствии с градиентом водного потенциала (Adonsou et al., 2016a). Наблюдался переток от доминантных деревьев к угнетенным (Eis, 1972; Shepperd, 1993) и от живых пней к растущим деревьям (Bormann, 1966; Wood, 1970; Bader, Leuzinger, 2019), и не было зафиксировано никакого или хотя бы слабого перетока между деревьями одного и того же класса Крафта (Eis, 1972). В этом контексте перемещение веществ между двумя или более сросшимися деревьями представляется двунаправленным, указывая на то, что классы Крафта сросшихся деревьев, их физиологическое состояние и влажность почвы могут влиять на направление и скорость водообмена (Eis, 1972; Adonsou et al., 2016a).

Представляет интерес функционирование собственно живого пня, а не только его транс-

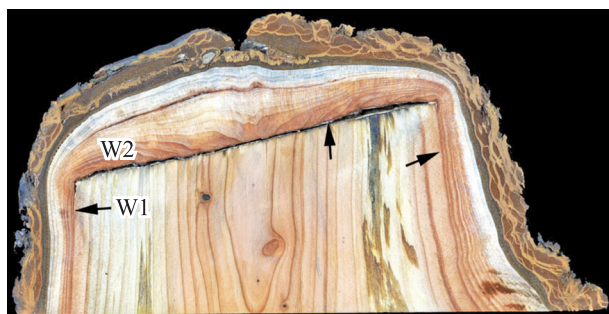


Рис. 8. Продольный разрез пня пихты дугласовой, образовавшегося за 30-летний период после спиливания дерева. Показаны годичные кольца древесины до (W1) и после (W2) спиливания; стрелками обозначена граница между древесиной, образовавшейся до и после спиливания ствола (Zajaczowska, 2014).

плантата. Согласно F. H. Bormann (1961), возраст живых пней достигает 10 лет, но есть свидетельства, что у пихты одноцветной (*Abies concolor* (Gordon) Lindl. ex Hildebr.) живые пни функционируют в течение 45 лет, у п. великолепной (*A. magnifica* A. Murray) – до 61 года и у дугласии (Lanner, 1961) – до 87 лет. У дугласии зарегистрирована рекордная продолжительность функционирования живых пней – около 200 лет (Newins, 1916). Продолжительность жизни живых пней предположительно зависит от наличия притока ассимилятов и других веществ от растущих деревьев (Greenidge, 1955; Eis, 1972; Desrochers, Lieffers, 2001; Fraser et al., 2006; Jelínková et al., 2009).

Функционирование живого пня представляет интерес с точки зрения морфогенеза растений, который включает в себя все процессы, участвующие в развитии организма, вплоть до завершения окончательной формы и структуры (Wardlaw, 1952; Zajaczowska, 2014). На примере пихты дугласовой (син. псевдотсуга Мензиса) (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) изучена роль позиционного контроля в индукции дифференцировки клеток и реорганизации их расположения в разрастающихся тканях живого пня (рис. 8).

Изменения в уровне ориентации и расположении клеточных структур, происходившие во время развития разрастающейся ткани, были количественно оценены с помощью цифрового анализа изображений (Rezakhaniha et al., 2012).

Показано, что зарастание пня может служить уникальной моделью для изучения клеточной реорганизации и механизмов, ответственных за изменение полярности клеток в процессе дифференциации сосудистой ткани из изначально неорганизованных паренхиматозных клеток

(Zajaczowska, 2014). В начале роста пней образующиеся паренхиматозные клетки формируют неорганизованную ткань, затем отдельные клетки паренхимы начинают выстраиваться в более упорядоченные лучеобразные структуры. Развитие процесса дифференцировки тканей связано с образованием локальных областей с трахеидами, ориентированными по кругу вокруг лучей. На наиболее продвинутой стадии развития ткани, когда трахеиды располагаются параллельно в виде продольных тяжей, степень упорядоченности клеток становится наивысшей. Предполагается, что лучеобразные структуры могут выступать в качестве организующих центров в морфогенетическом поле, ответственном за дифференцировку разросшейся ткани (Zajaczowska, 2014).

На основе изложенного анализа экологической и биологической роли срастаний корней в функционировании деревьев и древостоев приходится констатировать, что эта роль до конца не выяснена, как более полувека назад (Савельева, 1969), так и сегодня (Vovides et al., 2021).

МОДЕЛИРОВАНИЕ ВОДООБМЕНА МЕЖДУ СРОСШИМИСЯ ДЕРЕВЬЯМИ В ГРАДИЕНТЕ ЭДАФИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ

Проанализировав состояние вопроса о транслокации веществ через корневые срастания, М.-С. Wimmmler с соавт. (2022) пришли к выводу, что доказательства обмена ресурсами между сросшимися деревьями на количественном уровне в основном косвенные. Они полагали, что, хотя реакция дерева-приемника на окольцовывание (Bormann, 1966) или дефолиацию (Baret, DesRochers, 2011; Salomón et al., 2016) в виде ускорения роста используется в качестве количественного показателя перемещения ресурсов от дерева к дереву, без прямых измерений количественно оценить такой обмен сложно. Более того, нестандартизированные эмпирические исследования приводили к несопоставимым, а иногда и противоречивым результатам (Wimmmler et al., 2022).

М.-С. Wimmmler и соавт. (2022) привели доводы в пользу применения процесс-ориентированных (функциональных) моделей роста деревьев, способствующих преодолению трудностей, связанных с исследованием корневых срастаний и позволяющих систематически проверять гипотезы, разработанные на основе эмпирических исследований. Кроме того, по их мнению, процесс-ориентированный подход позволяет

получить фундаментальное механистическое представление и может обеспечить прогноз потенциальной реакции деревьев на более широкий спектр изменений окружающей среды по сравнению с эмпирическими моделями (Grimm, Berger, 2016). В этой связи рассмотрена модель BETTINA (Peters et al., 2014, 2018), которая ранее применялась для количественной оценки потоков воды из корневой зоны в крону деревьев (Bathmann et al., 2020; Peters et al., 2021). Названная модель описывала рост и аллометрию деревьев в зависимости от доступности ресурсов и предполагалось, что ее использование для оценки корневых связей между деревьями может дать количественную оценку водообмена и сравнить потребление воды свободно растущими и сросшимися деревьями в различных условиях окружающей среды.

Описанные в предыдущих разделах эмпирические наблюдения выявили закономерности водообмена между сросшимися деревьями на качественном уровне, и согласно этим закономерностям водообмен обусловлен градиентами водного потенциала аналогично переносу воды внутри деревьев. Для оценки водообмена М.-С. Wimmeler и соавт. (2022) решили внедрить этот процесс в модель BETTINA и проверить лежащую в ее основе гипотезу. С этой целью были использованы данные биометрических измерений мангровых сообществ со сросшимися корнями на центральном побережье Мексиканского залива, где недостаток воды обусловлен градиентом солености. Были поставлены следующие вопросы:

– Каким количеством воды могут приблизительно обмениваться сросшиеся деревья?

– Что определяет направление и количество перетекающей воды?

– Как переток влияет на водный баланс сросшихся деревьев? (Wimmeler et al., 2022).

Выполненный анализ литературы показал, что колебания в снабжении углеводами, минералами и водой, вызванные стрессовым состоянием деревьев, могут быть компенсированы за счет подключения к здоровому дереву, не испытывающему какой-либо стресс. Проведенные исследования показали, что сросшиеся деревья меньше страдают от стрессов по сравнению с несросшимися деревьями (Fraser et al., 2006; Adonsou et al., 2016b; Salomón et al., 2016). Это позволило предположить, что сросшиеся деревья обмениваются ресурсами, компенсируя пространственно-временные различия в их доступности. Кроме того, польза, получаемая сросшимся деревом, была больше, когда соседнее

дерево было доминирующим, и, таким образом, было установлено, что преимущество срастания зависит от положения в пологе сросшихся деревьев (Baret, DesRochers, 2011). Однако лежащие в основе этих процессов механизмы остаются не до конца понятными. Более того, перемещение веществ не всегда можно было обнаружить (Jelínková et al., 2012; O'Neal, Davis, 2015), даже если трансплантат был функциональным.

Рассмотренные исследования сосредоточены главным образом на отдельных деревьях или парах сросшихся деревьев. Однако корневые трансплантаты могут соединять несколько деревьев (Bormann, Graham, 1959; Gordon, 1974; O'Neal, Davis, 2015; Vovides et al., 2021), вплоть до 11 в группе (De La Rue, 1934). Размер группы и взаимосвязь деревьев в ней могут влиять на перемещение ресурсов. Таким образом, изучение сросшихся деревьев как групп и их взаимосвязей с условиями окружающей среды позволяет по-новому взглянуть на природу срастания корней.

Согласно изложенному М.-С. Wimmeler и соавт. (2022), предприняли попытку проверить четыре модельных алгоритма, описывающие движение воды между сросшимися деревьями на основе вышеизложенных эмпирических исследований:

– между деревьями одинакового размера водообмен отсутствует или имеется в незначительном объеме (M1);

– перемещение воды происходит от господствующего дерева к угнетенному (M2);

– перемещение воды происходит от дерева, растущего во влажных условиях, к дереву, растущему во влагодефицитных условиях (M3);

– количество воды, получаемой деревом, по сравнению с его собственным потреблением (т. е. компенсирующий эффект) выше, если дерево-партнер крупнее (M4).

Поскольку водообмен между сросшимися деревьями в основном обусловлен транспирационной тягой и, следовательно, градиентом водного потенциала, предполагалось воспроизвести эти закономерности с помощью модели BETTINA, в которой поглощение и перемещение воды зависит от градиентов водного потенциала. Модель применена с использованием аллометрических параметров мангровых деревьев и степени солености поровых вод, т. е. жидкой фазы донных отложений (Розанов, Волков, 2009; Rozanov, Volkov, 2009; Казак и др., 2021; Гурова, 2023), которые влияют на разность потенциалов воды между деревьями и ее перемещения в соответствии с названными градиентами. Для аллометрических параметров были использо-

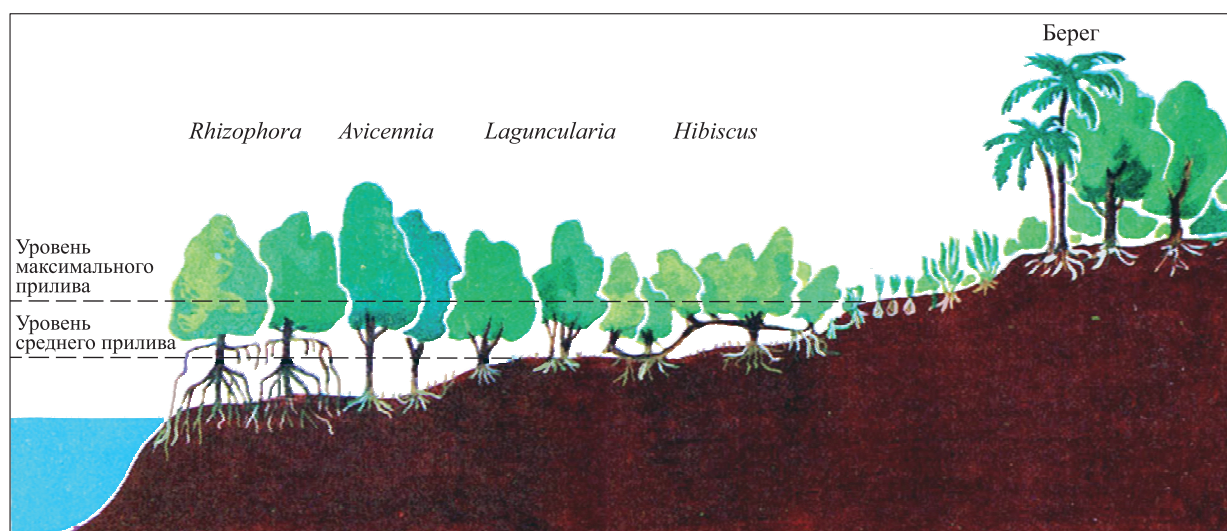


Рис. 9. Экологический профиль мангового леса и его родовой состав (Фукарек и др., 1982).

ваны биометрические данные сросшихся и несросшихся мангровых деревьев – авиценнии блестящей (*Avicennia germinans* (L.) L.), полученные с 5 постоянных пробных площадей размером 30×30 м, расположенных вокруг лагуны Ла-Манча в Мексике (Vovides et al., 2014, 2016, 2021). Этот набор данных включал в себя положение дерева (координаты x , y), диаметр ствола, высоту ствола и радиус кроны, а также наличие или отсутствие срастания, и при наличии срастания – соответствующие данные сросшегося дерева (Wimmeler et al., 2022).

Необходимо отметить уникальность мангровых лесов, кардинально отличающихся по структуре и функционированию от насаждений основной лесной зоны. Мангровый лес – это тип экосистем морских побережий экваториального и тропических поясов, заливаемых приливом, где нет четкой границы между сушей и морем (рис. 9).

Древесные виды мангровых лесов – солевые, приспособленные к жесткой среде соленых приливов. Они имеют ходульные корни, обнажающиеся при отливах (рис. 10).



Рис. 10. «Ходульный» мангровый лес (Шевелев, 2020).

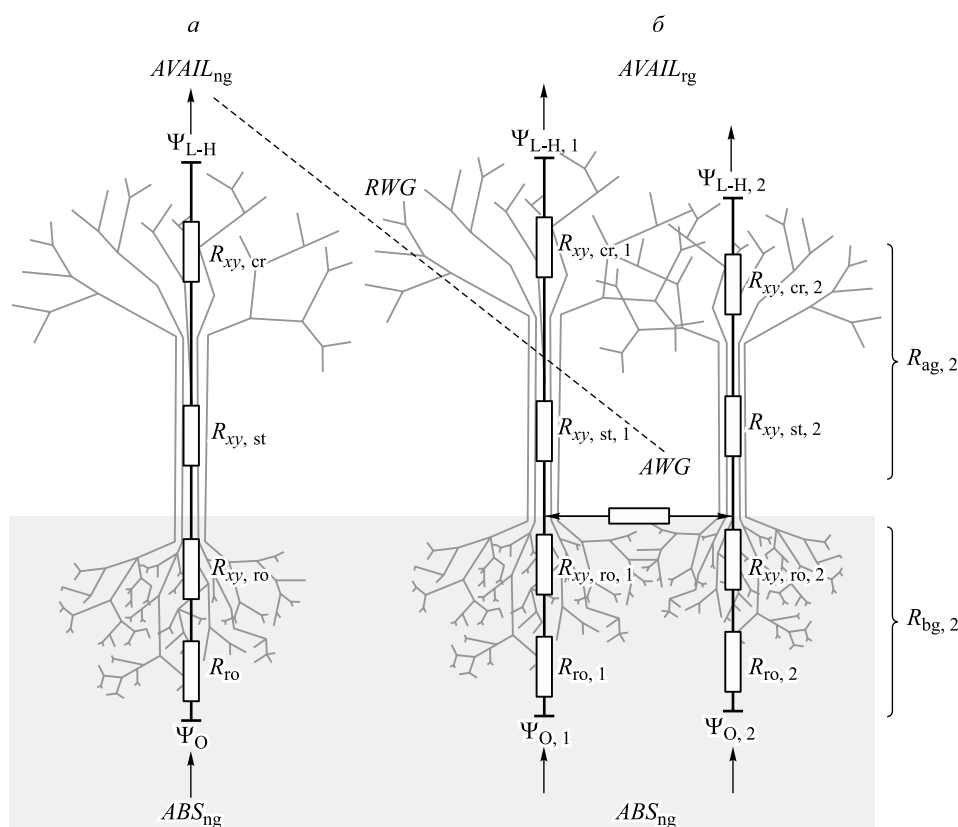


Рис. 11. Графическое представление несросшегося модельного дерева (а) и пары сросшихся модельных деревьев (б), включая сопротивление на поверхности корня (R_{ro}) и ксилемы корней, ствола и кроны ($R_{xy,ro}$, $R_{xy,st}$, $R_{xy,cr}$ соответственно), а также запас воды вокруг корневой системы (Ψ_O) и в листьях (Ψ_L).

Сопротивления сгруппированы в соответствии с областями их действия по отношению к потенциально сросшимся корням в виде сопротивления под и над срастанием (R_{bg} , R_{ag}). Стрелками показаны потоки воды, проходящие внутри деревьев и между ними. ABS – количество воды, поглощенной из почвы, $AVAIL$ – количество воды, доступное для роста и поддержания, AWG – абсолютное приращение воды, перемещаемой между сросшимися деревьями, а RWG – относительное приращение воды, т. е. доля доступной воды в AWG . Индексы указывают на статус срастания: сросшийся корень (rg) или несросшийся (ng). Для несросшихся деревьев ABS равно $AVAIL$ (Wimmler et al., 2022).

Основной принцип движения воды в модели BETTINA – разность водных потенциалов между транспирирующими устьицами и поровой водой. Ток воды вдоль градиента потенциала регулируется сопротивлением потоку в корневой системе и в ксилеме ствола дерева (рис. 11, а).

Согласно закону Дарси, резистентность (сопротивляемость) ксилемы зависит от аллометрических показателей (длина пути потока, поперечное сечение проводящих сосудов) и гидравлической проводимости, ранее рассчитанных для мангровых зарослей (Melcher et al., 2001; Hao et al., 2009). Согласно теории модели трубок (Shinozaki et al., 1964) предполагается, что гидравлическая проводимость ксилемы и поперечное сечение проводящих сосудов постоянны вдоль вертикального водного тока, и, следовательно, падение потенциала вдоль траекто-

рии водного тока является линейным (Wimmler et al., 2022).

Согласно модели, соленость поровых вод определяет доступность воды с помощью осмотического потенциала. Более высокая соленость соответствует более низкому (более отрицательному) потенциалу, что приводит к ограниченному доступу к воде (Ball, Farquhar, 1984; Munns, Tester, 2008). Базовая соленость поровой воды в данном примере была установлена равной 35 ppt и считалась средней соленостью поровой воды под соответствующим деревом (Wimmler et al., 2022).

В данном исследовании была применена расширенная версия модели BETTINA, предполагающая срастание деревьев в верхней части корневой системы, при этом перемещение воды между сросшимися деревьями обусловле-

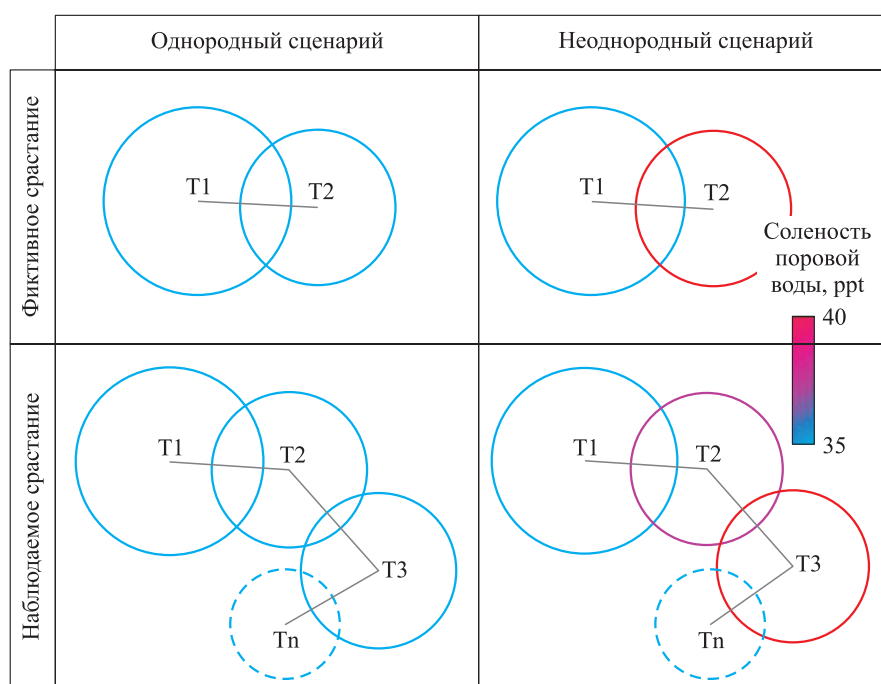


Рис. 12. Схематическое изображение форматов (строки) и сценариев (столбцы). Круги обозначают деревья, а линии – срастания деревьев. Цвета указывают на степень солености поровых вод. В однородном сценарии все деревья имеют фиксированную соленость поровой воды, равную 35 ppt, а в неоднородном она колеблется между 35 и 40 ppt (Wimmler et al., 2022).

но разницей водных потенциалов между ними (рис. 11, б).

С применением электронно-гидравлической аналогии была составлена и решена система линейных уравнений для получения значений поглощенной, доступной и обмениваемой воды.

Согласно модели, количество воды, поглощенной из почвы (ABS), равно количеству воды, доступной дереву для роста и поддержания (рис. 11, а). Для сросшихся деревьев эти значения различались, и разница между $AVAIL$ и ABS представляла собой абсолютное приращение воды (AWG). Если вода отводилась от дерева, это значение было отрицательным. При таком подходе к моделированию водный баланс дерева изменялся в зависимости от количества воды, проходящей через сросшиеся корни, и воды, поглощаемой из почвы. В зависимости от сопротивления под и над срастанием, а также от его возможных перепадов, водопоглощение сросшегося дерева отличалось от водопоглощения несросшегося дерева того же размера и архитектуры (Wimmler et al., 2022).

Группа сросшихся деревьев рассматривалась как единая общность, где сумма воды, перемещаемой между деревьями внутри группы, равна нулю, т. е. количество воды, которое получает

одно дерево, равно количеству, которое отдают его партнеры:

$$\sum_{i=1}^n AWG_i = 0. \quad (2)$$

Однако деревья, которые теряют воду, могут компенсировать ее, забирая больше воды из почвенного субстрата, в зависимости от градиента водного потенциала. При этом сумма воды, поглощенной всеми деревьями группы, равна сумме воды, доступной этим деревьям для роста и поддержания жизнедеятельности:

$$\sum_{i=1}^n AVAIL_i = \sum_{i=1}^n ABS_i, \quad (3)$$

где n – здесь и далее количество деревьев в группе (Wimmler et al., 2022).

Влияние размера дерева и солености поровых вод исследовано в двух форматах с двумя сценариями в каждом (рис. 12).

В то время как форматы определяли структуру групп сросшихся деревьев, сценарии характеризовали распределение солености поровой воды. Это дало возможность оценивать влияние размера деревьев на обмен ресурсами независимо от условий окружающей среды. В первый

формат включены фиктивные пары сросшихся деревьев T1 и T2 («фиктивное срастание»), во второй («наблюдаемое срастание») – все сросшиеся деревья, образующие группу из 2–9 особей, а также их фактические срастания и взаимные расстояния, наблюдаемые в полевых условиях. Формат «наблюдаемое срастание» отражал реальные структуры групп, и определял фактическое количество воды, которое могло быть перемещено через корневые срастания.

Распределение солёности поровой воды включало два сценария (рис. 12). В однородном сценарии все деревья имели одинаковую солёность (35 ppt), а в неоднородном она варьировала от 35 до 40 ppt. При «фиктивном срастании» солёность поровой воды устанавливалась равной 35 и 40 ppt для деревьев T1 и T2 соответственно, где дерево T2 испытывало стресс от недостатка воды. При «наблюдаемом срастании» солёность поровой воды определялась случайным образом (Wimmler et al., 2022).

Статистический анализ был проведен с использованием программы R Core Team (2020). Выходами модели (см. рис. 11) были данные о воде, доступной дереву без корневых срастаний ($AVAIL_{ng}$, без срастания) и с корневыми срастаниями ($AVAIL_{rg}$, сросшиеся), абсолютное

$$AWG = AVAIL_{rg} - ABS_{rg} \quad (4)$$

и относительное

$$RWG = \frac{AWG}{AVAIL_{ng}} \cdot 100 \quad (5)$$

приращения воды у сросшихся деревьев (отрицательные значения указывали на потерю воды), а также суммарное относительное приращение воды в группе (группа RWG) (Wimmler et al., 2022)

$$RWG_{group} = \sum_{i=1}^n RWG_i. \quad (6)$$

Значение $AVAIL_{ng}$ рассчитано для всех деревьев и служило базовой линией, позволяющей учитывать соответствующий водообмен. В случае сросшихся деревьев геометрические параметры рассматривались как логарифмически преобразованные соотношения r соответствующих параметров x :

$$r = \log_{10} \frac{1}{k} \sum_{i=1}^k \frac{x_i}{x_j}, \quad (7)$$

где x_i и x_j – значения параметров фокального дерева i и его смежного партнера j , а k – коли-

чество сросшихся деревьев. Отрицательное значение r указывает на более высокие геометрические параметры фокального дерева по сравнению с соседним партнером, и при положительном значении r – наоборот, а r , равное нулю, указывает на одинаковые размеры деревьев (Wimmler et al., 2022).

Результаты в формате «фиктивное срастание». У деревьев без корневых срастаний поглощение воды было несколько выше при низкой солёности (35 ppt), чем при высокой (40 ppt), соответственно 14.6 против 13.3 л/сут. При этом различия между деревьями разных размеров достигали 1.75–37.1 л/сут. В целом поглощение воды положительно коррелировало со всеми тремя размерными параметрами, т. е. с радиусом ствола, высотой дерева и радиусом кроны. Срастание корней привело к небольшому перераспределению воды при однородной солёности поровой воды. Различия в условиях солёности поровой воды у двух деревьев сместили этот поток в пользу дерева T2, более подверженного стрессу, что обусловило значение AWG дерева T2 в диапазоне между 0.12 и 1.8 л/сут (и наоборот для дерева T1).

В однородном сценарии вода перемещалась от большего дерева к меньшему, и количество обмениваемой воды увеличивалось с увеличением различий в геометрии деревьев, что подтвердило эмпирическую модель M2. Если деревья были близки по размеру, водообмен происходил или в незначительном объеме, или вообще не происходил, что подтвердило эмпирическую модель M1. В неоднородном сценарии водообмен в основном определялся различиями в солёности поровой воды, и вода, как правило, перетекала с дерева с более низкой солёностью к дереву с более высокой солёностью поровой воды, т. е. от T1 до T2, что соответствовало эмпирической модели M3. В тех случаях, когда более крупное дерево растет в более благоприятных условиях, большая разница в размерах между сросшимися деревьями способствует компенсаторному эффекту срастания корней по мере увеличения положительного RWG , что подтвердило эмпирическую модель M4 (Wimmler et al., 2022).

Результаты в формате «наблюдаемое срастание». Обеспеченность деревьев водой без корневых срастаний варьировала от 0.86 до 76.1 л/сут, при этом среднесуточное потребление было несколько ниже для деревьев с высокой солёностью субстрата (40 ppt) по сравнению с деревьями с низкой солёностью (35 ppt), соответственно 20.2 против 21.2 л. Аналогично

«фиктивному срастанию», варьирование AWG и RWG при неоднородном распределении солености было примерно вдвое выше, чем при однородном. Более того, AWG в формате «наблюдаемое срастание» было немного выше, чем в группах «фиктивного срастания» вследствие наличия более сложных комбинаций деревьев. Размер групп доходил до 9 особей, при этом в 55 % групп было 2 дерева. Как и в формате «фиктивное срастание», на AWG в основном влияло соотношение высоты деревьев, а также соленость поровой воды (Wimmler et al., 2022).

Сросшиеся деревья имели на 5.3 % (в однородном сценарии) и на 10.3 % (в неоднородном) больше доступной воды, чем несросшиеся деревья (т. е. $AVAIL_{rg} > AVAIL_{ng}$). В то же время их водопоглощение из почвенного субстрата было снижено (т. е. $ABS_{rg} < ABS_{ng}$) до 3.8 % в однородном сценарии и до 8.7 % в неоднородном. Эффект увеличения количества воды по сравнению с ее потерей был более очевиден на групповом уровне: RWG_{group} варьировал от -2.8 до 10.9 % и от -6.1 до 21.5 % и был положительным в 60.6 и 65.0 % групп соответственно в однородном и неоднородном сценариях (Wimmler et al., 2022).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Процесс-ориентированное моделирование позволило протестировать потенциальные модели водообмена, выявленные на основе имеющейся эмпирической литературы, и провести первую оценку темпов водообмена и их влияния на потребление воды. Построенная модель четко воспроизвела четыре эмпирические закономерности: между деревьями одинакового размера не было водообмена, поскольку не существовало градиента водного потенциала (M1). Однако, когда сросшиеся деревья отличались по размерам, ток воды шел от большего дерева к меньшему (M2), а при тестировании в условиях неоднородных сценариев водообеспеченности он происходил от дерева с большей к дереву с меньшей водообеспеченностью (M3), что может накладываться на модель M2 (Wimmler et al., 2022).

Иными словами, если вода была ограничивающим фактором в почвенном субстрате более крупного дерева, то это дерево имело более высокий отрицательный водный потенциал, что уменьшало количество воды, поступающей к более мелкому дереву, или даже изменяло направление потока. Количество воды, получаемой деревом по сравнению с его собственным

потреблением, было тем больше, чем больше была разница в размерах с деревом-донором (M4), и эффект усиливался при неоднородной доступности воды. Подобно разнице водных потенциалов в почвенном субстрате, разница в минимальном водном потенциале листьев также влияла на водообмен: вода текла от дерева с более высоким (т. е. менее отрицательным) водным потенциалом к дереву с более низким водным потенциалом листьев, согласно описанному ранее перераспределению воды внутри отдельных растений (Burgess et al., 1998; Oliveira et al., 2014). Результаты моделирования согласуются с единственным доступным эмпирическим наблюдением (Bader, Leuzinger, 2019), где водообмен в системе «дерево – пень» был обусловлен либо транспирацией дерева, либо разницей осмотических потенциалов между корневыми системами (Wimmler et al., 2022).

Диапазон водообмена между сросшимися мангровыми деревьями, наблюдаемый при моделировании, был в пределах 0.02–4.8 л/сут, что соответствовало данным эмпирических наблюдений (Stone J. E., Stone E. L., 1975) потенциального потока через срастания корней у деревьев сосны смолистой разной высоты. Соответствия прогнозируемых общих водопоглощений деревьев эмпирическим значениям обсуждались и ранее (Peters et al., 2021). Они указывали на то, что предложенная расширенная модель обеспечивала надежную количественную оценку водообмена между сросшимися мангровыми деревьями (Wimmler et al., 2022).

Установленный водообмен через корневые срастания свидетельствовал о наличии пока еще не распознанного механизма гидравлического перераспределения между сросшимися деревьями в лесных насаждениях. В засоленных экосистемах, таких как мангровые заросли, пассивный перенос воды корневой системой из более влажных слоев почвы в более сухие, способствовал растворению соли в толще почвы (Richards, Caldwell, 1987; Nao et al., 2009) и был опосредован поглощением воды листвой (Schreel et al., 2019). Моделируемый водообмен, отнесенный к площади поперечного сечения корневого срастания, составлял до 0.36 м/сут, что находится в пределах диапазона гидравлического перераспределения между крупными соснами и их подростом, опосредованного микоризой (Warren et al., 2008).

В предложенной модели корневые срастания способствовали увеличению или уменьшению как поглощения почвенной влаги, так и количе-

ства воды, доступной для роста и поддержания жизненного состояния деревьев. Из-за изменения градиента водного потенциала в почве деревья, которые получали воду от соседних деревьев, снижали водопоглощение и в то же время имели больше доступной воды по сравнению с несросшимися деревьями. У деревьев, которые теряли воду, эффект был обратным. Обратные связи между растениями и почвой, например между поглощением воды деревьями и засолением почвы (и следовательно, доступностью воды), были признанным фактором формирования мангровых экосистем (Wimmler et al., 2021). Учитывая сложные механизмы обратной связи между растениями и почвой, приводящие к изменчивости доступной воды, как было показано ранее для мангровых лесов (Bathmann et al., 2020, 2021), увеличение забора воды на участках с более доступной водой из-за срастания корней может привести к нивелированию подобного неравенства (Wimmler et al., 2022).

Выявленные закономерности и движущие механизмы водообмена могут быть применены к наземным древесным сообществам в градиентах водного потенциала (Richards, Caldwell, 1987). Представленный пример не охватывает динамические процессы, такие, как рост деревьев, и, следовательно, не объясняет того, как срастание корней может повлиять на рост деревьев и структуру сообщества. Поэтому будущие исследования должны быть направлены на выявление динамических процессов, включая обратные связи между растениями, почвой и гидравлическим перераспределением, чтобы раскрыть роль водообмена в различных условиях роста деревьев и древостоев. Предложенная модель характеризуется неинвазивным подходом, который может помочь в разработке и интерпретации эмпирических исследований, например путем воспроизведения закономерностей в характерных групповых структурах, наблюдаемых в различных экологических условиях (Vovides et al., 2021). Более того, модель способствует пониманию влияния срастания корней на рост древостоя и может служить для проверки гипотез о его эволюционном значении, что позволяет расширить или поставить под сомнение известные концепции кооперации и конкуренции в популяциях деревьев (Wimmler et al., 2022).

В результате проведенных исследований экологии, биологии и моделирования корневых систем сделаны следующие выводы:

1. Срастание корней обеспечивает повышенную механическую устойчивость деревьев в их

противостоянии ветру и сопряжено с многочисленными иными факторами, такими как изменчивость морфологии корней, структуры и влажности почвы, а также степени взаимного перекрытия корней. Предполагается, что срастание деревьев корнями является совместной адаптивной стратегией, при которой обмен ресурсами компенсирует их дефициты во времени и пространстве и способствует снижению стресса в противостоянии деревьев нарушениям среды обитания.

2. Количество срастаний корней увеличивается как с возрастом древостоя, так и с его густотой. Преобладает вывод о связи частоты срастаний с густотой деревьев, обеспечивающей наиболее тесный контакт между их корнями. Связь частоты корневых срастаний с генетической близостью видов менее тесная, чем с густотой, а во многих случаях остается неопределенной.

3. Результаты имитационного моделирования показали, что частота срастаний связана с повышением выживаемости древостоев в условиях, когда доступность ресурсов изменялась во времени и пространстве. Однако срастания не оказывали положительного воздействия, когда ресурсы были равномерно или статично распределены между деревьями и оказывали отрицательное воздействие, когда средний уровень ресурсов был очень низким независимо от характера их изменения. Следовательно, срастание корней может быть адаптивным, обеспечивая эффект усреднения ресурсов в неопределенных условиях окружающей среды.

4. Влияние живых пней на растущее дерево остается не определенным: если одни исследователи не наблюдали его, то другие описали их негативное влияние на темпы роста деревьев, а третьи сообщали об увеличении скорости роста дерева после рубки сросшегося с ним соседа. Остается неясным, являются ли изменения размеров сросшихся деревьев результатом преимуществ, получаемых от срастания, или они связаны с тем фактом, что крупные деревья имеют более высокую вероятность срастания из-за их развитой корневой системы.

5. Через срастания корней происходят перетоки патогенов, минеральных веществ, углеводов, гормонов, гербицидов, микроорганизмов и воды. Основное внимание исследователей сосредотачивалось на наличии или отсутствии перемещения веществ, а количественная оценка переноса ресурсов была и остается малоизученной.

6. Перемещение веществ между двумя или более сросшимися деревьями может быть дву-

направленным, и классы Крафта сросшихся деревьев, их физиологическое состояние и влажность почвы могут быть факторами, влияющими на направление и скорость обмена ресурсами. Экологическая и биологическая роль срастания корней в функционировании деревьев и древостоев остается до конца не выясненной.

7. Количественный анализ перетоков воды между деревьями, сросшимися своими корнями, выполненный на основе моделирования в градиенте солености почвенного субстрата в мангровых лесах, подтвердил некоторые ранее опубликованные закономерности, имевшие описательный характер:

- между деревьями одинакового размера водообмен отсутствует или имеется в незначительном объеме;

- перемещение воды происходит от господствующего дерева к угнетенному;

- перемещение воды происходит от дерева, растущего во влажных условиях, к дереву, растущему во влагодефицитных условиях;

- количество воды, получаемой деревом, по сравнению с его собственным потреблением выше, если дерево-партнер крупнее.

8. Выводы о значении срастания корней в экологическом и биологическом аспектах как на описательном, так и на количественном уровнях получены в статичных условиях и не охватывают динамические процессы роста деревьев и древостоев. Будущие исследования должны быть направлены на выявление обратных связей между деревьями, почвой и перераспределением ресурсов с целью раскрытия роли обмена ресурсами в различных условиях роста деревьев и древостоев.

9. Количественный подход к оценке биологической и экологической роли корневых срастаний закладывает основу для понимания их влияния на формирование и продуктивность древостоя и для проверки гипотез о их эволюционном значении, что может расширить или поставить под сомнение известные концепции кооперации и конкуренции в популяциях деревьев.

Работа выполнена в рамках научных исследований Уральского государственного лесотехнического университета.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арнольд Ф. К. Русский лес. СПб.: Изд. А. Ф. Маркса, 1898. Т. 2. Ч. 1. 705 с.
- Бескаравайный М. М. Срастание корней у некоторых древесных пород в Камышинском районе // Агробиология. 1955. № 3. С. 78–89.
- Бондорина И. А. Диагностика совместимости компонентов прививки // Науч. журн. КубГАУ. 2011. № 71 (07). С. 1–13.
- Вайкулат П. Н. О срастании многолетних растений // ИВУЗ. Лесн. журн. 1962. № 4. С. 16–17.
- Виноградов-Никитин П. З. Некоторые наблюдения над жизнью деревьев // Изв. Тифлис. гос. политех. ин-та. 1924. Вып. 1. С. 192–201.
- Гордеев А. В. Живые пни // Природа. 1953. № 7. С. 114–115.
- Гурова Ю. С. Особенности формирования окислительно-восстановительных условий на границе «вода – донные отложения» в прибрежных районах российского сектора Азово-Черноморского бассейна: автореф. дис. ... канд. геогр. наук: 1.6.17. Севастополь: Морской гидрофиз. ин-т РАН, 2023. 24 с.
- Ивченко Н. И. Взаимоотношения пород в насаждениях, созданных гнездовым посевом // Лесн. хоз-во. 1961. № 9. С. 36–41.
- Живые пни, 2024. <https://ru.pinterest.com/pin/524950900317129484/>
- Казак Е. С., Корзун А. В., Ахманов Г. Г., Бакай Е. А. Геохимия поровых вод донных отложений в северо-восточной части шельфа Баренцева моря // Вестн. Моск. ун-та. 2021. № 5. Сер. 4. Геол. С. 39–53.
- Калинин М. И. Корневедение. М.: Экология, 1991. 173 с.
- Колтунова А. И. О формировании горизонтальной структуры и срастании корневых систем в древостоях сосны // Эко-потенциал. 2013. № 3–4. С. 136–142.
- Крамер П., Козловский Т. Т. Физиология древесных растений. М.: Лесн. пром-сть, 1983. 464 с.
- Лир Х., Польстер Г., Фидлер Г. И. Физиология древесных растений. М.: Лесн. пром-сть, 1974. 424 с.
- Любич Ф. П. Взаимоотношение корневых систем особей дуба черешчатого и других древесных пород при гнездовом способе культуры // Докл. АН СССР. 1954. Т. 97. № 3. С. 535–538.
- Макаренко А. А. О срастании корневых систем в сосновых насаждениях Казахского мелкосопочника // Агробиология. 1962. № 6. С. 939–941.
- Макаренко А. А. Срастание корневых систем сосны в сухих борах Северного Казахстана // Агробиология. 1964. № 4. С. 623–624.
- Подзоров Н. В. Срастание корневых систем сосны в географических культурах В. Д. Огиевского // Лесн. хоз-во. 1963. № 10. С. 29–30.
- Розанов А. Г., Волков И. И. Донные осадки Кандалакшского залива Белого моря: марганцевый феномен // Геохимия. 2009. № 10. С. 1067–1085.
- Савельева Л. С. Срастание корневых систем древесных пород. М.: Лесн. пром-сть, 1969. 72 с.
- Санников С. Н., Санникова Н. С. Лес как подземно-сомкнутая дендроценозосистема // Сиб. лесн. журн. 2014. № 1. С. 25–34.
- Титов Е. В. Кедр. Царь сибирской тайги. М.: Колос, 2007. 152 с.
- Фукарек Ф., Мюллер Г., Шустер Р. Растительный мир Земли: В 2-х т. М.: Мир, 1982. Т. 1. 136 с. (пер. с нем.).
- Шевелев К. Где море встречается с лесом // Как и почему? 2020. <https://kipmu.ru/gde-more-vstrechaetsya-s-lesom/>
- Юновидов А. П. Растущие сосновые пни // Лесн. хоз-во и лесозащ. 1935. № 12. С. 172.
- Янушко А. Д. Естественное срастание корневых систем и зарастание пней в рядовых культурах лиственницы //

- Сб. раб. по лесн. хоз-ву. Вып. 1. Минск: Звезда, 1958. С. 34–37.
- Ярославцев Г. Д. Срастание корней в почвозащитных насаждениях на горных склонах // Вестн. с.-х. науки. 1964. № 1. С. 99–108.
- Adonsou K. E., DesRochers A., Tremblay F., Thomas B. R., Isabel N. The clonal root system of balsam poplar in upland sites of Quebec and Alberta // Ecol. Evol. 2016a. V. 6. Iss. 19. P. 6846–6854.
- Adonsou K. E., Drobyshchev I., DesRochers A., Tremblay F. Root connections affect radial growth of balsam poplar trees // Trees. 2016b. V. 30. Iss. 5. P. 1775–1783.
- Appel D. N. Identification and control of oak wilt in Texas urban forests // J. Arb. 1994. V. 20. Iss. 5. P. 250–258.
- Armson K. A., Van den Driessche R. Natural root grafts in red pine (*Pinus resinosa* Ait.) // For. Chron. 1959. V. 35. N. 3. P. 232–241.
- Bader M. K., Leuzinger S. Hydraulic coupling of a leafless kauri tree remnant to conspecific hosts // Science. 2019. V. 19. P. 1238–1247.
- Ball M. C., Farquhar G. D. Photosynthetic and stomatal responses of two mangrove species, *Aegiceras corniculatum* and *Avicennia marina*, to long term salinity and humidity conditions // Plant Physiol. 1984. V. 74. Iss. 1. P. 1–6.
- Baret M., DesRochers A. Root connections can trigger physiological responses to defoliation in nondefoliated aspen suckers // Botany. 2011. V. 89. N. 11. P. 753–761.
- Baric S., Kerschbamer C., Vigl J., Dalla Via J. Translocation of apple proliferation phytoplasma via natural root grafts – a case study // Europ. J. Plant Pathol. 2008. V. 121. Iss. 2. P. 207–211.
- Basnet K., Scatena F. N., Likens G. E., Lugo A. E. Ecological consequences of root grafting in tabonuco (*Dacryodes excelsa*) trees in the Luquillo experimental forest, Puerto Rico // Biotropica. 1993. V. 25. N. 1. P. 28–35.
- Bathmann J., Peters R., Naumov D., Fischer T., Berger U., Walther M. The MANgrove-GroundwAtter feedback model (MANGA) – describing belowground competition based on first principles // Ecol. Model. 2020. V. 420. Article number 108973.
- Bathmann J., Peters R., Reef R., Berger U., Walther M., Lovelock C. E. Modelling mangrove forest structure and species composition over tidal inundation gradients: the feedback between plant water use and porewater salinity in an arid mangrove ecosystem // Agr. For. Meteorol. 2021. V. 308–309. Article number 108547.
- Bechtold W. A. Crown position and light exposure classification – an alternative to field-assigned crown class // North. J. Appl. For. 2003. V. 20. Iss. 4. P. 154–160.
- Berntson G. M., Wayne P. M. Characterizing the size dependence of resource acquisition within crowded plant populations // Ecology. 2000. V. 81. Iss. 4. P. 1072–1085.
- Bertness M. D., Callaway R. Positive interactions in communities // Trends Ecol. Evol. 1994. V. 9. Iss. 5. P. 191–193.
- Blaedow R. A., Juzwik J. Spatial and temporal distribution of *Ceratocystis fagacearum* in roots and root grafts of oak wilt affected red oaks // Arb. Urban For. 2010. V. 36. Iss. 1. P. 28–34.
- Bormann F. H. Intraspecific root grafting and the survival of eastern white pine stumps // For. Sci. 1961. V. 7. Iss. 3. P. 247–256.
- Bormann F. H. Root grafting and non-competitive relationships between trees // Tree growth / T. T. Kozlowski (Ed.). N. Y.: Ronald Press Co., 1962. P. 237–246.
- Bormann F. H. The structure, function, and ecological significance of root grafts in *Pinus strobus* L. // Ecol. Monogr. 1966. V. 36. N. 1. P. 1–26.
- Bormann F. H., Graham B. F. The occurrence of natural root grafting in Eastern white pine, *Pinus strobus* L., and its ecological implications // Ecology. 1959. V. 40. N. 4. P. 677–691.
- Bormann F. H., Graham B. F. Translocations of silvicides through root grafts // J. For. 1960. V. 58. N. 5. P. 402–403.
- Boys J., Cherry M., Dayanandan S. Microsatellite analysis reveals genetically distinct populations of red pine (*Pinus resinosa*, Pinaceae) // Am. J. Bot. 2005. V. 92. Iss. 5. P. 833–841.
- Burgess S. S. O., Adams M. A., Turner N. C., Ong C. K. The redistribution of soil water by tree root systems // Oecologia. 1998. V. 115. Iss. 3. P. 306–311.
- Callaway R. M., Brooker R. W., Choler P., Kikvidze Z., Lortiek C. J., Michalet R., Paolini L., Pugnaire F. I., Newingham B., Aschehoug E. T., Armas C., Kikodze D., Cook B. J. Positive interactions among alpine plants increase with stress // Nature. 2002. V. 417. Iss. 6891. P. 844–848.
- Darikova J. A., Savva Y. V., Vaganov E. A., Grachev A. M., Kuznetsova G. V. Grafts of woody plants and the problem of incompatibility between scion and rootstock (a review) // J. Sib. Fed. Univ. Biol. 2011. V. 4. Iss. 1. P. 54–63.
- De La Rue C. Root grafting in trees // Am. J. Bot. 1934. V. 21. P. 121–126.
- Deslippe J. R., Hartmann M., Grayston S. J., Simard S. W., Mohn W. W. Stable isotope probing implicates a species of *Cortinarius* in carbon transfer through ectomycorrhizal fungal mycelial networks in Arctic tundra // New Phytol. 2016. V. 210. Iss. 2. P. 383–390.
- Desrochers A., Lieffers V. J. The coarse-root system of mature *Populus tremuloides* in declining stands in Alberta, Canada // J. Veg. Sci. 2001. V. 12. Iss. 3. P. 355–360.
- Dosen R. C., Iyer J. G. Effect of grafted roots of stumps on the growth of a thinned red pine plantation // Tree Plant. Not. 1979. V. 30. P. 19–21.
- Eis S. Root grafts and their silvicultural implications // Can. J. For. Res. 1972. V. 2. N. 2. P. 111–120.
- Epstein A. H. Root graft transmission of tree pathogens // Ann. Rev. Phytopath. 1978. V. 16. P. 181–192.
- Erb M., Lenk C., Degenhardt J., Turlings T. C. J. The underestimated role of roots in defense against leaf attackers // Trends Plant. Sci. 2009. V. 14. Iss. 12. P. 653–659.
- Feng M., Augstein F., Kareem A., Melnyk C. W. Plant grafting: Molecular mechanisms and applications // Mol. Plant. 2024. V. 17. Iss. 1. P. 75–91.
- Fraser E. C., Lieffers V. J., Landhäusser S. M. Age, stand density, and tree size as factors in root and basal grafting of lodgepole pine // Can. J. Bot. 2005. V. 83. N. 8. P. 983–988.
- Fraser E. C., Lieffers V. J., Landhäusser S. M. Carbohydrate transfer through root grafts to support shaded trees // Tree Physiol. 2006. V. 26. Iss. 8. P. 1019–1023.
- Fraser E. C., Lieffers V. J., Landhäusser S. M. The persistence and function of living roots on lodgepole pine snags and stumps grafted to living trees // Ann. For. Sci. 2007. V. 64. P. 31–36.

- Fuller G. D. Living stumps // Bot. Gaz. 1921. V. 71. Iss. 2. P. 160.
- Gaspard D. T., DesRochers A. Natural root grafting in hybrid poplar clones // Trees. 2020. V. 34. Iss. 4. P. 881–890.
- Goldschmidt E. E. Plant grafting: new mechanisms, evolutionary implications // Front. Plant Sci. 2014. V. 5. Article number 727.
- Göppert H. R. Beobachtungen über das sogenannte Ueberwallen der Tannenstöcke. Bonn: Henry & Cohen, 1842. 26 p.
- Gordon D. E. The importance of root grafting in the spread of phytophthora root rot in an immature stand of Port-Orford-cedar. MSc Thesis. Portland: Oregon St. Univ., 1974. 116 p.
- Graham B. F., Bormann F. H. Natural root grafts // Bot. Rev. 1966. V. 32. Iss. 3. P. 255–292.
- Greenidge K. N. H. Studies in the physiology of forest trees. III. The effect of drastic interruption of conducting tissues on moisture movement // Am. J. Bot. 1955. V. 42. Iss. 7. P. 582–587.
- Grimm V., Berger U. Robustness analysis: deconstructing computational models for ecological theory and applications // Ecol. Model. 2016. V. 326. P. 162–167.
- Hamilton W. D. The genetical evolution of social behavior (I, II) // J. Theor. Biol. 1964. V. 7. Iss. 1. P. 17–52.
- Hao G.-Y., Jones T. J., Luton C., Zhang Y.-J., Manzano E., Scholz F. G., Bucci S. J., Cao K.-F., Goldstein G. Hydraulic redistribution in dwarf *Rhizophora* mangrove trees driven by interstitial soil water salinity gradients: impacts on hydraulic architecture and gas exchange // Tree Physiol. 2009. V. 29. Iss. 5. P. 697–705.
- Harris S. A., Robinson J. P., Juniper B. E. Genetic clues to the origin of the apple // Trends Gen. 2002. V. 18. Iss. 8. P. 426–430.
- Hartig Th. Literärische Berichte (Beobachtungen über das sogenannte Überwallen des Tannenstöcke für Botaniker und Forstmänner von H. R. Göppert. Bonn: Henry und Cohen, 1842. 26 p.) // Allg. Forst. Jagt. Ztg. 1844. V. 13. P. 96–99.
- Hartmann H. T., Kester D. E., Davies F. T., Geneve R. L. Plant propagation: principles and practices. Eighth ed. Harlow: Pearson Educ. Ltd., 2014. 922 p.
- Hinckley T. M., Lassoie J. P., Running S. W. Temporal and spatial variations in the water status of forest trees // For. Sci. Monogr. 1978. V. 20. P. 1–72.
- Holmsgaard E., Scharff O. Living stumps in Norway spruce stands // The Danish For. Exp. St. Rep. with summaries in English. 1963. V. 28. Iss. 2. P. 98–150 (in Danish).
- Hubbell S. P. Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest // Science. 1979. V. 203. Iss. 4387. P. 1299–1309.
- Jelínková H., Tremblay F., DesRochers A. Molecular and dendrochronological analysis of natural root grafting in *Populus tremuloides* (Salicaceae) // Am. J. Bot. 2009. V. 96. Iss. 8. P. 1500–1505.
- Jelínková H., Tremblay F., Desrochers A. Herbivore-simulated induction of defenses in clonal networks of trembling aspen (*Populus tremuloides*) // Tree Physiol. 2012. Vol. 32. Iss. 11. P. 1348–1356.
- Jones T. W., Bretz T. W. Experimental oak wilt control in Missouri // Res. Bull. 1958. V. 657. P. 1–12 (A Rep. School For. Res. Project 52, Oak Wilt).
- Juzwik J., O'Brien J., Evenson C., Castillo P., Mahal G. Controlling spread of the oak wilt pathogen (*Ceratocystis fagaceorum*) in a Minnesota urban forest park reserve // Arb. Urban For. 2010. V. 36. Iss. 4. P. 171–178.
- Juniper B. E., Maberly J. The story of the apple. Portland, OR: Timber Press, 2006. 219 p.
- Keeley J. Population variation in root grafting and a hypothesis // Oikos. 1988. V. 52. N. 3. P. 364–366.
- Klein T., Siegwolf R. T., Kröner C. Belowground carbon trade among tall trees in a temperate forest // Science. 2016. V. 352. Iss. 6283. P. 342–344.
- Knox R. G., Peet R. K., Christensen N. L. Population dynamics in loblolly pine stands: changes in skewness and size inequality // Ecology. 1989. V. 70. Iss. 4. P. 1153–1167.
- Kobayashi K., Suzuki M., Sasaya S. Grafting robot // J. Robot. Mechatron. 1999. V. 11. Iss. 3. P. 213–219.
- Kobendsa R. Dalsze studia nad zarastaniem ściętych pni drzew (Further research on the cicatrizing of cut-down tree stumps) // Rocznik Dendrol. 1955. V. 10. P. 1–29 (in Polish with English summary).
- Kozłowski T. T. Soil moisture and absorption of water by tree roots // J. Arb. 1987. V. 13. Iss. 2. P. 39–46.
- Küllä T., Löhmus K. Influence of cultivation method on root grafting in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) // Plant Soil. 1999. V. 217. P. 91–100.
- Kummel M. Modeling intraspecific root grafting in trees: a theoretical perspective on predicting the frequency and effects of root grafting. Senior Thesis. Princeton Univ., 2023.
- Kuntz J. E., Riker A. J. Root grafts as a possible means for local transmission of oak wilt // Phytopath. 1950. V. 40. Iss. 1. P. 16–17.
- Kuntz J. E., Riker A. J. The use of radioactive isotopes to ascertain the role of root grafting in the translocation of water, nutrients, and disease-inducing organisms among forest trees // Proc. Int. Conf. Peaceful Uses Atom. Energy, Geneva, Switzerland, 1–13 Sept., 1956. Geneva, Switzerland: United Nations, 1956. P. 144–148.
- Küster E. Ueber Stammverwachsungen // Jahrb. Wiss. Bot. 1899. V. 33. P. 487–512.
- La Rue C. Root grafting in trees // Am. J. Bot. 1934. V. 21. P. 121–126.
- Lanner R. M. Living stumps in the Sierra Nevada // Ecology. 1961. V. 42. Iss. 1. P. 170–173.
- Lev-Yadun S., Sprugel D. Why should trees have natural root grafts // Tree Physiol. 2011. V. 31. Iss. 6. P. 575–578.
- Lipshits N., Bonne O., Mendel Z. Living stumps – circumstantial evidence for root grafting in *Pinus halepensis* and *P. brutia* plantations in Israel // Isr. J. Bot. 1987. V. 36. Iss. 1. P. 41–43.
- Loehle C. Tree life history strategies: the role of defenses // Can. J. For. Res. 1988. V. 18. N. 2. P. 209–222.
- Loehle C., Jones R. H. Adaptive significance of root grafting in trees // Funct. Ecol. 1990. V. 4. N. 2. P. 268–271.
- Loupit G., Cookson S. J. Identifying molecular markers of successful graft union formation and compatibility // Front. Plant Sci. 2020. V. 11. Article number 610352.
- Loupit G., Brocard L., Ollat N., Cookson S. J. Grafting in plants: recent discoveries and new applications // J. Exp. Bot. 2023. V. 74. Iss. 8. P. 2433–2447.
- Mauro R. P., Perez-Alfocea F., Cookson S. J., Ollat N., Vitale A. (Eds.). Physiological and molecular aspects of plant rootstock-scion interactions. Lausanne: Front. Media SA, 2022. 334 p.

- McIntire E. J. B., Fajardo A. Facilitation as a ubiquitous driver of biodiversity // *New Phytol.* 2014. V. 201. Iss. 2. P. 403–416.
- Melcher P. J., Goldstein G., Meinzer F. C., Yount D. E., Jones T. J., Holbrook N. M., Huang C. X. Water relations of coastal and estuarine *Rhizophora* mangrove: xylem pressure potential and dynamics of embolism formation // *Oecologia*. 2001. V. 126. Iss. 2. P. 182–192.
- Melnyk C. W. Plant grafting: insights into tissue regeneration // *Regeneration*. 2017. V. 4. Iss. 1. P. 3–14.
- Melnyk C. W., Gabel A., Hardcastle T. J., Robinson S., Miyashima S., Grosse I., Meyerowitz E. M. Transcriptome dynamics at *Arabidopsis* graft junctions reveal an inter tissue recognition mechanism that activates vascular regeneration // *PNAS*. 2018. V. 115. Article number 2447–2456.
- Mudge K., Janick J., Scofield S., Goldschmidt E. E. A history of grafting // *Hort. Rev.* 2009. V. 35. P. 437–493.
- Munns R., Tester M. Mechanisms of salinity tolerance // *Ann. Rev. Plant Biol.* 2008. V. 59. Iss. 1. P. 651–681.
- Nanda A. K., Melnyk C. The role of plant hormones during grafting // *J. Plant Res.* 2018. V. 131. Iss. 1. P. 49–58.
- Newins H. S. The natural root grafting of conifers // *Soc. Am. For. Proc.* 1916. V. 11. P. 394–404.
- Notaguchi M., Kurotani K.-I., Sato Y., Tabata R., Kawakatsu Y., Okayasu K., Sawai Y., Okada R., Asahina M., Ichihashi Y., Shirasu K., Suzuki T., Niwa M., Higashiyama T. Cell-cell adhesion in plant grafting is facilitated by b-1,4-glucanases // *Science*. 2020. V. 369. Iss. 6504. P. 698–702.
- Oliveira R. S., Christoffersen B. O., Barros V. F., de Teodoro G. S., Bittencourt P., Brum-Jr M. M., Viani R. A. G. Changing precipitation regimes and the water and carbon economies of trees // *Theor. Exp. Plant Physiol.* 2014. V. 26. P. 65–82.
- Olmos-Ruiz R., Carvajal M. Nutrient passage in differentially grafted lemon trees // *Biol. Life Sci. Forum*. 2022. V. 11. Iss. 1. Article number 67.
- O'Neal E. S., Davis D. D. Intraspecific root grafts and clonal growth within *Ailanthus altissima* stands influence *Verticillium nonalfalfae* transmission // *Plant Disease*. 2015. V. 99. N. 8. P. 1070–1077.
- Peakall R., Smouse P. E. GenAlEx 6: Genetic analysis in Excel. Population genetics software for teaching and research // *Mol. Ecol. Notes*. 2006. V. 6. Iss. 1. P. 288–295.
- Pease A. S. Notes on ancient grafting // *Trans. Proc. Am. Philol. Ass.* 1933. V. 64. P. 66–76.
- Pemberton C. C. Living stumps of trees // *Am. For.* 1920. V. 26. P. 614–616.
- Peters R., Vovides A. G., Luna S., Grüters U., Berger U. Changes in allometric relations of mangrove trees due to resource availability – a new mechanistic modelling approach // *Ecol. Model.* 2014. V. 283. P. 53–61.
- Peters R., Olagoke A., Berger U. A new mechanistic theory of self-thinning: adaptive behaviour of plants explains the shape and slope of self-thinning trajectories // *Ecol. Model.* 2018. V. 390. P. 1–9.
- Peters R., Lovelock C., López-Portillo J., Bathmann J., Wimmer M.-C., Jiang J., Walther M., Berger U. Partial canopy loss of mangrove trees: mitigating water scarcity by physical adaptation and feedback on porewater salinity // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 2021. V. 248. Article number 106797.
- Quer E., Helluy M., Baldy V., Desrochers A. Does natural root grafting make trees better competitors? // *Oikos*. 2022. V. 12. Article number e09666.
- Quer E., Baldy V., Desrochers A. Ecological drivers of root grafting in balsam fir natural stands // *Forest Ecol. Manag.* 2020. V. 475. Article number 118388.
- Rasool A., Mansoor S., Bhat K. M., Hassan G. I., Baba T. R., Alyemeni M. N., Alsahli A. A., El-Serehy H. A., Paray B. A., Ahmad P. Mechanisms underlying graft union formation and rootstock – scion interaction in horticultural plants // *Front. Plant Sci.* 2020. V. 11. Article number 590847.
- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Found. Stat. Comp., 2020. <https://www.r-project.org/>
- Reynolds K. M., Bloomberg W. J. Estimating probability of inter-tree root contact in second-growth Douglas-fir // *Can. J. For. Res.* 1982. V. 12. N. 3. P. 493–498.
- Rezakhaniha R., Agianniotis A., Schrauwen J. T. C., Griffa A., Sage D., Bouten C. V. C., van de Vosse F. N., Unser M., Stergiopoulos N. Experimental investigation of collagen waviness and orientation in the arterial adventitia using confocal laser scanning microscopy // *Biomech. Model. Mechanobiol.* 2012. V. 11. Iss. (3–4). P. 461–473.
- Richards J. H., Caldwell M. M. Hydraulic lift: substantial nocturnal water transport between soil layers by *Artemisia tridentata* roots // *Oecologia*. 1987. V. 73. Iss. 4. P. 486–489.
- Rossddeutsch L., Schreiner R. P., Skinkis P. A., Deluc L. Nitrate uptake and transport properties of two grapevine rootstocks with varying vigor // *Front. Plant Sci.* 2021. V. 11. Article number 608813.
- Rožanov A. G., Volkov I. I. Bottom sediments of Kandalaksha Bay in the White Sea: The phenomenon of Mn // *Geochem. Int.* 2009. V. 47. N. 10. P. 1004–1020 (Original Rus. Text © A. G. Rožanov, I. I. Volkov, 2009, publ. in *Geokhimiya*. 2009. N. 10. P. 1067–1085).
- Salomón R. L., Tarroux E., DesRochers A. Natural root grafting in *Picea mariana* to cope with spruce budworm outbreaks // *Can. J. For. Res.* 2016. V. 46. N. 8. P. 1059–1066.
- Satoo T. Natural root grafting and growth of living stumps of *Chamaecyparis obtusa* // *Miscellaneous Inf., the Univ. Tokyo For.* 1964. V. 15. P. 54–60.
- Schenk H. J. Root competition: beyond resource depletion // *J. Ecol.* 2006. V. 94. Iss. 4. P. 725–739.
- Schreel J. D. M., Van de Wal B. A. E., Hervé-Fernandez P., Boeckx P., Steppe K. Hydraulic redistribution of foliar absorbed water causes turgor driven growth in mangrove seedlings // *Plant Cell Environ.* 2019. V. 42. Iss. 8. P. 2437–2447.
- Schubert S. Pflanzenernährung: Grundwissen Bachelor. Stuttgart: Eugen Ulmer KG, 2011. 224 p.
- Schultz R. P. Occurrence of stump callusing in second-growth Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco). MSc Thesis. Portland: Oregon St. Univ., 1963. 93 p.
- Schultz R. P. Intraspecific root grafting in slash pine // *Bot. Gaz.* 1972. V. 133. Iss. 1. P. 26–29.
- Schultz R. P., Woods F. W. The frequency and implications of intraspecific root-grafting in loblolly pine // *For. Sci.* 1967. V. 13. Iss. 3. P. 226–239.
- Sharma A., Zheng B. Molecular responses during plant grafting and its regulation by auxins, cytokinins, and gibberellins // *Biomolecules*. 2019. V. 9. Iss. 9. Article number 397.
- Shepperd W. D. Initial growth, development, and clonal dynamics of regenerated aspen in the Rocky Mountains.

- USDA For. Serv., Rocky Mountain For. Range Exp. St.; Res. Paper RM-312, 1993. 8 p.
- Shinozaki K., Yoda K., Hozumi K., Kira T. A quantitative analysis of plant form – the pipe model theory II. Further evidence of the theory and its application in forest ecology // Jap. J. Ecol. 1964. V. 14. Iss. 4. P. 133–139.
- Stokes A., Salin F., Kokutse A. D., Berthier S., Jeannin H., Mochan S., Dorren L., Kokutse N., Ghani M. A., Fourcaud T. Mechanical resistance of different tree species to rock-fall in the French Alps // Plant Soil. 2005. V. 278. Iss. 1. P. 107–117.
- Stone E. L. The communal root system of red pine: growth of girdled trees // For. Sci. 1974. V. 20. Iss. 4. P. 294–305.
- Stone J. E., Stone E. L. The communal root system of red pine: water conduction through root grafts // For. Sci. 1975. V. 21. Iss. 1. P. 255–261.
- Tarroux E., DesRochers A. Frequency of root grafting in naturally and artificially regenerated stands of *Pinus banksiana*: influence of site characteristics // Can. J. For. Res. 2010. V. 40. N. 5. P. 861–871.
- Tarroux E., DesRochers A. Effect of natural root grafting on growth response of jack pine (*Pinus banksiana*; Pinaceae) // Am. J. Bot. 2011. V. 98. Iss. 6. P. 967–974.
- Tarroux E., DesRochers A., Krause C. Effect of natural root grafting on growth response of jack pine (*Pinus banksiana*) after commercial thinning // For. Ecol. Manag. 2010. V. 260. Iss. 4. P. 526–535.
- Tarroux E., DesRochers A., Tremblay F. Molecular analysis of natural root grafting in jack pine (*Pinus banksiana*) trees: how does genetic proximity influence anastomosis occurrence? // Tree Genet. Genom. 2014. V. 10. P. 667–677.
- Temeles E. J. The role of neighbours in territorial systems: when are they ‘dear enemies’? // Anim. Behav. 1994. V. 47. Iss. 2. P. 339–350.
- Torres L. F., López de Andrade S. A., Mazzafera P. Split-root, grafting and girdling as experimental tools to study root-to shoot-to root signaling // Environ. Exp. Bot. 2021. V. 191. Article number 104631.
- Vovides A. G., Vogt J., Kollert A., Berger U., Grueters U., Peters R., Lara-Dominguez A. L., Lopez-Portillo J. Morphological plasticity in mangrove trees: salinity-related changes in the allometry of *Avicennia germinans* // Trees. 2014. V. 28. Iss. 5. P. 1413–1425.
- Vovides A. G., Marin-Castro B., Barradas G., Berger U., López-Portillo J. A simple and cost-effective method for cable root detection and extension measurement in estuary wetland forests // Estuar. Coast. Shelf Sci. 2016. V. 183. Part A. P. 117–122.
- Vovides A. G., Wimmeler M.-C., Schrewe F., Balke T., Zwanzig M., Piou C., Delay E., López-Portillo J., Berger U. Cooperative root graft networks benefit mangrove trees under stress // Commun. Biol. 2021. V. 4. Article number 513.
- Wang L., Liao Y., Liu J., Zhao T., Jia L., Chen Z. Advances in understanding the graft healing mechanism: a review of factors and regulatory pathways // Hort. Res. 2024. V. 11. Iss. 8. Article number 175.
- Wardlaw C. W. Morphogenesis in plants. N. Y.: Wiley, 1952. 176 p.
- Warren J. M., Brooks J. R., Meinzer F. C., Eberhart J. L. Hydraulic redistribution of water from *Pinus ponderosa* trees to seedlings: evidence for an ectomycorrhizal pathway // New Phytol. 2008. V. 178. Iss. 2. P. 382–394.
- Wichmann H. E. Wurzelverwachsungen und Stocküberwallung bei Abietineen // Cbl. ges. Forstwes. 1925. V. 51. P. 250–258.
- Wimmeler M.-C., Bathmann J., Peters R., Jiang J., Walther M., Lovelock C. E., Berger U. Plant-soil feedbacks in mangrove ecosystems: establishing links between empirical and modelling studies // Trees. 2021. V. 35. Iss. 3. P. 1423–1438.
- Wimmeler M.-C., Vovides A. G., Peters R., Walther M., Nadezhdina N., Berger U. Root grafts matter for inter-tree water exchange – a quantification of water translocation between root grafted mangrove trees using field data and model-based indications // Ann. Bot. 2022. V. 130. Iss. 3. P. 317–330.
- Wood J. P. Root grafting in *Pinus radiata* D. Don. MSc thesis. Canberra: The Austral. Nat. Univ., 1970. 107 p.
- Yli-Vakkuri P. Untersuchungen über Organische Wurzelverbindungen zwischen Bäumen in Kiefernbeständen // AFF. 1953. V. 60. Iss. 3. P. 1–117.
- Zajackowska U. Overgrowth of Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* Franco) stumps with regenerative tissue as an example of cell ordering and tissue reorganization // Planta. 2014. V. 240. Iss. 6. P. 1203–1211.

GRAFTING OF TREE ROOT SYSTEMS

2. ECOLOGY, BIOLOGY, MODELING

V. A. Usoltsev^{1, 2}

¹ *Ural State Forestry Engineering University
Sibirskiy tract, 37, Yekaterinburg, 620100 Russian Federation*

² *Ural State Economic University
8 Marta/Narodnoy Voli str., 62/45, Yekaterinburg, 620144 Russian Federation*

The competition of trees for light, moisture and nutrients is usually considered as the main factor of interaction between trees, but this idea is questioned by examples of cooperation or cooperation through natural root grafting. In connection with the discussion of the phenomenon of plant root grafting, the most important question in biology about the relationship between individual species and individuals within a species has been developed. The importance of root grafting lies in its ability to influence the physiology and ecology of grafted trees, however, the processes contributing to the formation of root grafting, the factors involved and their effects are unknown. The question of whether the root grafting is accidental or a natural phenomenon is still controversial. The effect of live stumps on a growing tree remains uncertain. It is known that root grafting provides increased mechanical stability of trees in their resistance to wind and is associated with factors such as variability in root morphology, soil structure and moisture, as well as the degree of mutual root overlap. The frequency of root grafting increases both with the age of the stand and with its density. Pathogens, minerals, carbohydrates, hormones, herbicides, microorganisms and water flow through root grafting, but these processes actually have no quantitative basis. Modeling of water flows between grafted trees in mangrove forests at the quantitative level showed that there is no water exchange between trees of the same size or there is an insignificant amount; water movement occurs from the dominant tree to the oppressed one; water movement occurs from a tree growing in humid conditions to a tree growing in non-scarce conditions, and the amount of water received, compared to its own consumption, it is higher if the partner tree is larger. A quantitative approach to assessing the biological and ecological role of root grafting lays the foundation for understanding their impact on the formation and productivity of a stand.

Keywords: *grafting of tree roots, biology and ecology of grafting, the movement of substances through grafting, live stumps, models of the functioning of grafting.*

How to cite: *Usoltsev V. A. Grafting of tree root systems. 2. Ecology, biology, modeling // Sibirskij Lesnoj Zurnal (Sib. J. For. Sci.). 2025. N. 2. P. 20–46 (in Russian with English abstract and references).*