

Ж. Г. Тарасова

ИТОГИ ИЗУЧЕНИЯ МИКОРИЗЫ ХВОЙНЫХ В БОТАНИЧЕСКИХ САДАХ АРМЯНСКОЙ ССР

С момента своего открытия и до настоящего времени микориза привлекала внимание ботаников, лесоводов и растениеводов. Многочисленные исследования убедительно показали важное значение микоризы в жизнедеятельности как грибов, так и их хозяев – высших растений, особенно древесных.

Мировая литература по микоризе достигает огромного объема и непрерывно расширяется. К числу наиболее поздних и исчерпывающих обзоров относится ряд монографических трудов (Kelley , 1950; Лобанов, 1953, 1971; Шемаханова, 1953, 1962; Harley , 1959, и др.), а также статей (Möller , 1959; Bjorkman , 1956; Melin , 1955; Falck and Falck, 1954; Bergemann , 1955; Levisohn , 1958; Schraede , 1958; Ravlans , 1960; Шубин, 1973; Катенин, 1968, и др.). В последнее время в изучении микотрофии стало развиваться эколого-фитоценологическое направление (в СССР – школа И. А. Селиванова, в Польше – Т. Доминика), которое, по мнению Р. Зингера (Singer , 1960), возможно, позволит установить, какие партнеры образуют так называемый "эктотроф", т.е. комплексный организм, состоящий из гриба и автотрофного растения, и лучше понять распространение микоризных ассоциаций. Последователи этого направления (Тихомиров, Стрелкова, 1954; Dominik , Nespiak, Pachlewski , 1954; Шварцман, 1955; Сычева, 1956; Крылов, 1956; Крюгер, 1957, 1959; Селиванов и др., 1961, 1962, 1964, 1968; Еропкин, Лусникова, 1969, и др.) показали, что, несмотря на повсеместную встречаемость микотрофных растений, степень их микоризности, а также соотношение микоризных и немикоризных видов (микосимбиотический спектр) сильно колеблется в различных фито-географических областях и экологических условиях.

В настоящее время установлено, что физиологические и биохимические механизмы образования микоризы более сложны, чем предполагалось, поскольку наряду с поглощенными из почвы питательными веществами гриб передает растению и собственные продукты обмена (Slankis , 1960; Carrodus , 1966, цит. по Шемахановой, 1968), чем изменяет весь ход обмена веществ высшего растения (Хрущева, 1968).

Исследованиями, проведенными за последние годы в различных природных условиях, подтверждена полезная роль микоризы для сеянцев различных древесных пород, особенно сосны и дуба.

Уже давно делались попытки объяснить сущность явления микотрофии. Одни считали, что микориза улучшает минеральное питание высших растений (Stahl, 1900; Шемаханова, 1955; Купревич, 1949); другие находили, что микориза усиливает физиологическую активность корней и их ассимиляционную способность (Лобанов, 1951, 1974; Ritter, 1968; Сокина, 1966); третьи считали, что микоризные грибы защищают корни растений от болезней (Pugaček, 1963; Бьеркман, 1963; Boullard, 1965, Zak, 1969; Matx, 1969; Доминик, 1963; Булаева, 1965 и др.). Однако до сих пор, несмотря на вековую давность, вопрос о взаимоотношениях симбионтов в микоризе окончательно не выяснен и проблема микотрофии растений нуждается в дальнейшей интенсивной разработке.

В Армянской ССР, условия которой часто экстремальны для роста многих микотрофных растений, литературные сведения о микоризе древесных отсутствуют, за исключением небольшого опыта искусственной микоризации посевов сосны крючковатой в лесной почве Иджеванского района (Григорян, 1960). Впервые попытку изучить микоризообразование у сосен различных экологических групп предпринял сотрудник Ереванского ботанического сада Т. Г. Чубарян. В течение ряда лет он изучал зависимость роста сосен от количества микоризных образований на их корнях. Результаты этих опытов не опубликованы, однако знакомство с ними позволяет предположить у сосен видовую отзывчивость на искусственную микоризацию почвы.

Учитывая то обстоятельство, что разведение леса в Армении представляет важное народнохозяйственное мероприятие, а выращивание древесных встречает много препятствий как климатического, так и эдафического и орографического характера, мы решили предпринять попытку изучения микоризообразования у древесных на основе растущих в ботанических садах Армянской ССР интродуцированных и аборигенных хвойных пород, поскольку хвойные относятся к числу важнейших лесообразователей республики. Основной целью начатой нами в 1965 году работы являлось выявление наличия микоризы и изучение ее анатомо-морфологических особенностей у ряда хвойных пород в условиях различных природных зон республики: предгорной полупустыни (Ереванский ботанический сад), высокогорной степи (Севанский ботанический сад), среднегорного лесного пояса (Кироваканский ботанический сад) и полусухой субтропической зоны (Иджеванский дендрарий). Исследованиями были охвачены 69 видов хвойных из 19 родов: сосна, ель, лиственница, пихта, кедр, тсуга, лжетсуга, кипарис, туя, можжевельник, кипарисовик, речной кедр, тисс, тисс головчатый, торрея, метасеквойя, секвойядендрон, болотный кипарис, криптомерия.

Другой, не менее важной, целью нашей работы было экспериментальное изучение влияния микоризы на рост некоторых видов сосны в условиях различных почв. В этом разделе выяснялось влияние искусственной микоризации и техники ее проведения, значение некоторых агротехнических мероприятий, стимулирующих микоризообразование у сосны. Первое изучалось в условиях стационарных вегетационных опытов, второе — в опытных посадках сосны на обнаженных донных песках озера Севан.

Методика изучения микоризности состояла в обследовании морфологии и анатомического строения сосущих корешков хвойных рас-

тений. На основании морфологического изучения степень микоризности у сосны выражалась в % от общего числа сосущих корней, а анатомические исследования показывали как наличие микоризы, так и степень контактирования гриба с клетками растения, на основании чего делались заключения о характере взаимоотношений симбионтов, а также устанавливались тип и подтип микоризы. При этом мы для эктомикориз пользовались классификацией А. Е. Катенина (1972), А. Франка (Frank, 1885) и Доминика (Dominik, 1963), а для эндомикориз — классификацией Х. Бургеффа (1963).

При изучении агротехнических методов стимулирования микоризообразования мы воспользовались агротехническими опытами с посадкой сосны обыкновенной и крымской, заложенными П. А. Хуршудяном на обнаженных донных песках озера Севан. Помимо этого, были заложены специальные вегетационные опыты по влиянию на микоризообразование сосны влажности почвы и минеральных удобрений. В одном из опытов (вегетационном) изучалась также возможность замены воздействия микоризы полным минеральным удобрением. В этом стерильном опыте растения выращивались в песчаной культуре на среде Прянишникова. Исследования велись в течение 1963–1972 гг.

В поставленных нами опытах было выявлено, что одним из основных факторов, регулирующих микосимбиотические отношения, является содержание в почве гумуса и зависящее от него обилие ризосферной микрофлоры. Поскольку содержание в почве гумуса можно регулировать путем внесения органических удобрений, то при проведении искусственной микоризации бедных почв нами предлагается одновременное внесение органических удобрений, доза которых зависит от конкретного содержания в почве перегноя.

На взаимоотношения симбионтов, как это нами прослежено на представителях семейства сосновых, сильно влияют климатические и эдафические факторы, вызывая характерные изменения в анатомическом строении их микориз, а на примере некоторых видов сосны — и в степени их микотрофности.

Основная часть проделанной нами работы посвящена изучению и описанию морфолого-анатомических особенностей 69 видов хвойных растений из 19 родов. 39 видов из них описаны впервые в литературе.

В ходе исследований обнаружены значительные различия в типе и строении микориз различных групп и семейств хвойных и дано их обоснование. Одновременно выяснен ряд более частных вопросов, касающихся формирования грибного чехла, сети Гартига и происходящих при этом изменений, которые приводят к образованию "метакутизированного" слоя, впервые описанного нами в применении к микоризе и название которого мы позаимствовали у Мёллера (Möller, 1906), назвавшего так явление одновременной кутинизации и суберинизации в клеточных стенках.

Нами обобщены также имеющиеся литературные сведения по микоризообразующим грибам, произрастающим в находящихся в нашем поле зрения районах Армении (Севанский, Гугаркский, Ноемберянский, окрестности Еревана), и методом аналогии намечены потенциальные грибы — микоризообразователи.

До сих пор в литературе не был освещен вопрос о видовой и родовой

отзывчивости древесных пород на микоризный симбиоз, о полезности микоризы для растений в различных экологических условиях. Нами принята попытка исследований в этом направлении, показавшая, что даже в пределах одного рода (сосна) виды сильно различаются по степени своей микотрофности, зависящей от физиологической активности их корневой системы и от характера почвы.

На основании сделанной за все годы работы по изучению микотрофии хвойных и анализа литературы по данному вопросу мы пришли к ряду выводов.

Во всех районах культивирования хвойных в Армении встречаются различные шляпочные грибы и гастеромицеты, в том числе и многие известные микоризообразователи. Поэтому большинство хвойных растений при соответствующей агротехнике могут образовать в этих районах микоризу спонтанным путем. Наиболее богат состав микоризообразующих грибов в Иджеванском районе. Менее разнообразна, но более обильна флора микоризных грибов в Гутаркском районе, затем в окрестностях Еревана и, наконец, в Севанском районе. Так как видовой состав макромицетов и их обилие в окрестностях Еревана и в Севане невелики, а условия их развития недостаточно благоприятны, то при выращивании здесь хвойных необходимо проводить искусственную микоризацию почвы на фоне других агроприемов (полив, внесение органических веществ).

Обследование сосущих корней хвойных интродуцентов показало, что подавляющее большинство культивируемых в различных природных зонах Армянской ССР видов хвойных является микотрофами. Микориза не была обнаружена лишь у единичных образцов в некоторых районах, в то время как в других районах они имели микоризу.

Анатомо-морфологическое изучение микоризы 69 видов хвойных из 19 родов позволяет разделить их на 3 группы, в зависимости от типа микоризы и характера поведения в ней гриба.

1. Виды сем. Сосновых (сосна, ель, пихта, лиственница, кедр, тсуга, лжетсуга), обладающие во всех случаях эуэктотрофной или эндэктотрофной микоризой.

2. Виды сем. Кипарисовых, Тиссовых, и Головчатотиссовых (кипарис, можжевельник, туя, кипарисовик, речной кедр, тисс, тисс головчатый, торрея) с фикомицетной микоризой эндотрофного типа (преимущественно Paris — типа по Галло).

3. Виды сем. Таксодиевых (болотный кипарис, метасеквойя, криптомерия, секвойядендрон), имеющие микоризу также эндотрофного типа, но преимущественно Arum — типа по Галло.

Растения этих трех групп отличаются степенью своей микотрофности, расположением грибного мицелия в тканях корня и взаимоотношениями с грибным симбионтом. Наиболее сильные микотрофы — представители первой группы, наиболее слабые — второй. Растения третьей группы занимают в этом отношении промежуточное положение, тяготея ближе ко второй группе. Особенностью эндомикориз хвойных в Армянской ССР является отсутствие в них арбускул и редкая встречаемость очень мелких по размерам везикул.

Выяснилось также, что систематическая принадлежность растения-хозяина в пределах семейства Сосновых и условия местообитания не

вливают на морфологию эктомикориз, однако вызывают изменения в их анатомическом строении. У севанских растений отмечалось отсутствие или слабое развитие мицелиального чехла, нежная сеть Гертига и отсутствие переваривания гиф. У растений же из Иджевана – сеть Гертига очень грубая, развита до центрального цилиндра. У растений из Ереванского ботанического сада – очень толстые мицелиальные чехлы. Типичной эндэктотомикоризой обладают сосновые из Кироваканского ботанического сада.

В эндэктотомикоризах имеется "метакутизированный" слой, состоящий из омертвевших клеток экзодермы, заполненных дубильными веществами, расположенный непосредственно под грибным чехлом, часто сливающийся с ним и появляющийся как реакция на внедрение грибных гиф в клетки корня. Этот слой вызывает, по-видимому, отмирание корневых волосков. Описания такого слоя в микоризах нам из литературных источников неизвестны.

Микотрофность растений семейства Сосновых в Севане ослаблена вследствие слабой вирулентности здесь грибов – микоризообразователей, объясняемой неблагоприятным температурным режимом, а возможно и некоторыми другими неизвестными нам факторами среды. В Иджеване вирулентность микоризообразующих грибов, напротив, повышена до паразитизма, характерного для псевдомикориз, хотя на росте растений это и не сказывается, так как и высшие растения здесь встречают оптимальные условия для развития. Агрессивность гриба здесь можно объяснить недостатком в почве подвижных форм азота, который, как известно, сдерживает развитие микоризообразующих грибов.

Наши опыты по выращиванию сеянцев сосны обыкновенной и Банка в прокаленной и непрокаленной почве различного происхождения в условиях внесения и невнесения туда микоризной земли показали, что само по себе прокаливание почвы уже сильно влияет на микоризообразование сосны, причем по-разному, в зависимости от вида сосны и типа почвы. Так, из трех видов сосны (эльдарская, обыкновенная и Банка) прокаливание почвы положительно влияло на сосну эльдарскую, которая оказалась более чувствительной к содержанию в почве минеральных элементов питания, количество которых неизбежно повышается при прокаливании почвы, и отрицательно влияло на сосну Банка и обыкновенную, проявивших большую зависимость от наличия микоризы, чем сосна эльдарская.

Успех искусственной микоризации почвы в этом опыте был прямо пропорционален содержанию в ней гумуса и степени микотрофности породы и обратно пропорционален силе конкуренции с микроорганизмами почвы. Поэтому при искусственной микоризации слабогумусных почв необходимо вносить органические удобрения.

Из трех видов сосны наибольшей микотрофностью, а следовательно, большей отзывчивостью на искусственную микоризацию почвы обладает сосна Банка и наименьшей – сосна эльдарская, что находится в обратной зависимости от физиологической активности их сосущих корешков. Значение микоризообразования для сосны возрастает с обеднением почвы органическим веществом, и, в то же время, недостаток в почве органических веществ может привести к паразитированию микоризного

гриба, т.е. симбиотические отношения могут перейти в односторонний паразитизм, вредный для растения-хозяина.

В агротехнических опытах на севанских почвогрунтах исследовались трехлетние посадки сосны обыкновенной и крымской. Нами изучалось влияние на процесс микоризообразования как предпосадочной обработки почвы (сплошная вспашка, бороздование на различную глубину, посадка под лопату), так и уход за растениями (прополка и рыхление различной кратности и интенсивности), а также внесение в почву микоризной земли, торфа, обработка корней саженцев микоризной болтушкой. Эти исследования показали, что на севанских почвогрунтах происходит успешное микоризообразование при условии предпосадочной обработки почвы, причем только в том случае, когда закладка лесокультур ведется одно-двухлетними саженцами сосны, уже несущими на корнях микоризу.

Искусственная микоризация севанских почвогрунтов микоризной землей повышает микоризность и приживаемость саженцев сосны, усиливает образование новых микориз, в ряде случаев улучшает показатели роста растений. Однако по эффективности она уступает предпосадочной обработке почвы. Микоризообразование у сосны на севанских почвогрунтах зависит от способов предпосадочной обработки почвы, ее влажности, а также интенсивности и частоты ухода.

Лучшим способом предпосадочной обработки почвы зарекомендовало себя бороздование с глубоким рыхлением дна борозд (на 30 см). Оптимум влажности почвы зависит от ксерофильности породы. Для более ксерофильной сосны крымской он составляет 40%, а для менее ксерофильной сосны обыкновенной — 60% от полной влагоемкости почвы.

Во всех наших опытах наблюдалось, что при условии достаточного содержания в почве органических веществ микориза улучшает рост сосны, повышает приживаемость сеянцев, так как ведет к усилению физиологической активности корней микоризных растений по сравнению с немикоризными, а отсутствие микоризы ведет к преждевременному отмиранию первичной и угнетенному развитию вторичной (настоящей) хвои. В то же время при недостатке в почве органических веществ чрезмерное образование микоризы (в почве Еревана, севанские почвогрунты) ведет к ослаблению роста растений, так как в этом случае микоризные грибы бывают вынуждены перейти к паразитизму.

Таким образом, можно сказать, что в микоризах, как вообще во всех симбиотических и растительных сообществах, существует подвижное равновесие, которое больше зависит от внешних причин, чем от внутренних. При нарушении равновесия с внешними условиями мутуалистические взаимоотношения переходят в односторонний паразитизм. Поэтому в каждом конкретном случае надо изучать весь комплекс условий жизни растений и стремиться к тому, чтобы существующие мутуалистические отношения не нарушились.

ЛИТЕРАТУРА

- Булаева Л. М. Сборник работ Пермского отд. Всесоюзного ботанического общества, в. 2, 1965.
- Бургефф -Х. Сб. "Микориза растений", под ред. Н. В. Лобанова, М., 1963.
- Бьёркман Э. В сб. "Микориза растений", М., 1963.
- Доминик Т. В сб. "Микориза растений", М., 1963.
- Еропкии К. И., Лусникова А. А. Ученые записки Пермского госпединститута, т. 68, 1969.
- Катенин А. Е. Ученые записки Пермского госпединститута, т. 64, 1968.
- Катенин А. Е. Микориза растений северо-востока Европейской части СССР, "Наука", Л., 1972.
- Крылова М. И. Труды Брянского лесхозинститута, т. 15, 1956.
- Крюгер Л. В. "Микробиология", т. 26, № 1, 1957.
- Крюгер Л. В. Микориза травянистых растений естественных фитоценозов Центрального Предуралья. Автореф. канд. дисс., Пермь, 1959.
- Купревич В. Ф. ДАН СССР, т. 68, № 5, 1949.
- Лобанов Н. В. "Агробиология", № 4, 1951.
- Лобанов Н. В. Микотрофность древесных растений. Изд. 2-ое, "Лесная промышленность". М., 1971.
- Селиванов И. А., Анисимова Л. И., Любченко Т. М. Ученые записки Пермского госпединститута, т. 18, в. 4, 1962.
- Селиванов И. А., Бейрах Э. А. и др. Ученые записки Пермского госпединститута, т. 114, 1964.
- Селиванов И. А., Верещагина В. А., Мельникова С. Л., Салматова Н. Г. Ученые записки Пермского госпединститута, т. 18, № 3, 1961.
- Селиванов И. А., Истомина Р. Г. Ученые записки Пермского госпединститута, т. 55, "Вопросы ботаники", в. 2, 1968.
- Согина И. И. Тезисы докладов к научной конференции молодых ученых и специалистов Горьковского СХИ, 1966.
- Сычева З. Ф. Труды Карело-финского филиала АН СССР, в. 3, Петрозаводск, 1956.
- Тихомиров Б. А., Стрелкова О. С. ДАН СССР, т. 97, № 2, 1954.
- Шварцман С. Р. Труды конференции по микотрофии растений, АН СССР, М., 1955.
- Шемаханова Н. М. Труды конференции по микотрофии растений, АН СССР, 1955.
- Шемаханова Н. М. Микотрофия древесных пород, Изд. АН СССР, М., 1962.
- Шемаханова Н. М. Ученые записки Пермского госпединститута, т. 64, 1968.
- Шубин В. И. Микотрофность древесных пород, "Наука", Л., 1973.
- Bergemann J. Grundlagen und Probleme den Mykorrhiza Forschungen und ihre Bedeutung für die Forstwirtschaft. Bundesanst. Forst. Holzwirt., Hamburg, Reinbeck, 1955.
- Bjorkman B. Forstwiss. Centbl, 75, 1956.
- Boullard B. Bull. Soc. Bot. France, 5-6, 1965.

- Dominik T., Nespiak A., Pachlewski R. *Acta Soc. bot. Polon.*, 233, 1954.
- Falck R. and Falck M. - *Die Bedeutung der Fadenpilze als Symbionten der Pflanzen für die Waldkulture.* J. D. Sauber - Lander, Frankfurt, Mein, 1954.
- Frank A. B. - *Ber. d. deutsch. Bot. Ges.*, Bd. 3, 11, 2, 1885.
- Harley A. P. - *Chronica bot. Co. Waltham, Mass.*, 1950.
- Lewisohn J. - *Soils, and Fert.*, 21, 1958
- Marx D. - *Phytopathology*, 59, 2, 1969
- Melin E. - *Upsalia Univ. Tidskr.*, 3, 1955
- Müller A. - *Ber. d. d. bot. Ges.*, 24, 230, 1906
- Moser M. - *J. Arch. Mycobiol.*, 39, 1959
- Pyraček V. - *Intern. Mycorrhizalsymp.*, Weimar, 1960, VEB G. Fischer, Jena, 1963
- Ravlings G. B. - *New Zeal. Hoc. of Soil. Proc.*, 3, 1958
- Ritter G. - *Acta mycol.*, 4, 2, 1968.
- Schraede R. - *Arch Mycobiol.*, 32, 1, 1958.
- Singer R. - *Intern. Mycorrhizalsymp.*, Weimar, 1960, VEB G. Fischer, Jena, 1963
- Slankis V. - *Intern. Mycorrhizalsymp.* Weimar, 1960, VEB G. Fischer, Jena, 1963
- Stahl E. - *Jahrbuch Wiss. Bot.*, 34, 1900
- Zak B. - *Abstr, XI Inst. Bot. Congr.*, Seattle, 1969