

Ж. Г. Т а р а с о в а

МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ МИКОРИЗ
ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА КИПАРИСОВЫХ

Микоризы представителей семейства кипарисовых, в отличие от сосновых, исследованы более слабо. Спорадическому изучению подвергались лишь некоторые виды. У них в основном находили эндотрофные микоризы, например, у кипарисовика Лавсона и кипарисовика поникающего (*Kelly*, 1950, 1962; *Клетка, Yukolov*, 1935; Славкина, 1968), кипарисовика туевидного (Славкина, 1968). Обладателями эндотрофной микоризы оказались кипарис аризонский (Славкина, 1968) и надутый (*Mukhezji, Thapex*, 1961), можжевельник карликовый (Селиванов и др. 1966; *Mangin*, 1910, 1927; Ячевский, 1933), казачий (Зерова, 1955) и зеравшанский (Селиванов и др., 1966). В отличие от них можжевельник обыкновенный имеет как эндотрофные (Харли, 1963; *Sachau*, 1893), так и эктотрофные микоризы (*Mangin*, 1910; Ячевский, 1933). Эндотрофные микоризы обнаружены также у речного кедра (Келли, 1952; *Nöelle*, 1910), туевика поникающего (*Kelley*, 1950), туи западной (Келли, 1952; Славкина, 1968), гигантской и китайской (Келли, 1952).

Нами исследовано 22 представителя семейства кипарисовых, относящихся к 4 родам и произрастающих в различных почвенно-климатических зонах Армянской ССР. Описание их микориз приводится ниже.

Род *Chamaecyparis* Spach. Кипарисовик

Нами обследовано три вида: кипарисовик горохоплодный, к. Лавсона и к. туполистный.

1. *Ch. pisifera* Sieb. et Zucc. Кипарисовик горохоплодный

Образцы взяты в Кировакане и Иджеване.

В Кировакане этот кипарисовик имеет светло- и темно-коричневые слабоожерельевидные микоризы эндотрофного типа, без чехла

и сети Гартига. Поверхность корешков голая, без корневых волосков, с изредка отходящими тонкими, длинными, бесцветными гифами, толщиной до 4,8 микрона. Гриб имеет внутриклеточную локализацию в виде редких бесцветных гиф, толщиной 4–8 микрон и остатков переваривания – спорангиолей. Переваривание слабое. Крахмал – в небольшом количестве только в центральном цилиндре.

В Иджеване микоризными были укороченные сосущие корешки. Микориза эндотрофная, но внутри клеток наблюдались везикулы, диаметром до 15,5 микрона. Переваривание несколько активнее, чем в Кировакане. Микориза, как и в Кировакане, толипофаговая, или везикулярно-арбускулярная.

Chaetoesporia Lawsoniana
продольный срез
Иджеван

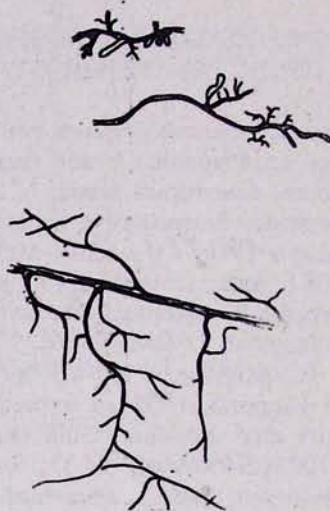
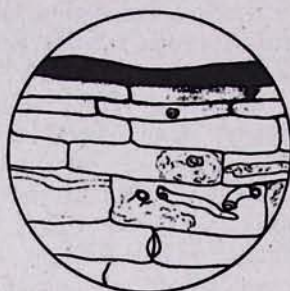


Рис. 1.

2. *Ch. Lawsoniana* An.Pav. кипарисовик Лавсона (рис. 1).

Исследован в Ереване, Кировакане и Иджеване. В Кировакане и Иджеване у кипарисовика Лавсона обнаружена эндотрофная микориза толипофагового подтипа, в Ереване же корни были автотрофными. Корневых волосков даже на автотрофных корнях не оказалось. Сосущие корни имели ожерельевидную форму в Ереване и не отличались формой ветвления в Кировакане и Иджеване. Здесь микоризы имели метакутизирванный слой. Гриб расположен внутриклеточно в виде бесцветных гиф, толщиной 5–7,9 микрона, подвергающихся слабому перевариванию. Крахмала в корнях нет. Клетки коры не деформированы, между ними имеются тельца Каспари, многие клетки заполнены дубильными веществами. Наружные гифы бесцветные, септированные или несептированные, диаметром до 7,5 микрона.

3. *Ch. obtusa* Sieb. et Zucc. кипарисовик туполистный

Исследован в Иджеване. Имеет короткие сосущие корешки без корневых волосков. От поверхности корня отходят редкие, тонкие и длинные, бесцветные, септированные коммутационные гифы, толщиной до 3 микронов. Внутри клеток видны толстые (до 5,8 микрона) бесцветные гифы и много остатков их переваривания, а также везикулы на концах утолщенных гиф, диаметром до 14 микронов. Крахмала в корнях нет. Микориза толипофагового подтипа.

Таким образом, кипарисовики имеют эндотрофные микоризы толипофагового или везикулярно-арбускулярного подтипа, без корневых волосков, со слабым внутриклеточным перевариванием гиф.

(Tourel) W.

Род *Cupressus* — Кипарис

Все исследованные кипарисы взяты нами из Иджевана, а некоторые — в парке совхоза "Зейтун" Ноемберянского района и Кировакане.

1. *Cupressus arizonica* Greene. кипарис аризонский

Не имел сколько-нибудь морфологически различных микориз. Сосущие корешки без корневых волосков, но с бесцветными коммутационными гифами, толщиной 1,2–5 микронов. В иджеванских образцах ясно выражен "слой переваривания". В Кировакане отмечалась очень обильная внутриклеточная инфекция в виде гиф. Видно много остатков их переваривания. Клетки, пораженные грибом, заполнены капельками желтовато-бурой жидкости. Крахмала в корнях не обнаружено. Микориза эндотрофная толипофагового подтипа.

2. *C. goveniana* Gord. / кипарис Говена или калифорнийский (рис. 2)

В Иджеване имеет укороченные сосущие корешки без чехлов и корневых волосков. Гриб имеет внутриклеточную локализацию, гифы вытягиваются вдоль клеток и образуют ветви, вздутия и сужения. Они бесцветные или желтоватые, септированные, диаметром до 4,8 микрона, иногда образуют везикулы диаметром 9x15 микронов. Переваривание в клетках слабое. Крахмал виден только в клетках, лишенных гриба. Микориза эндотрофная толипофагового подтипа.

3. *Cupressus lusitanica* Mill. кипарис лузитанский

В Иджеване имеет сосущие корешки без корневых волосков, но с коммутационными гифами. Внутриклеточная инфекция очень слабая, в виде бесцветных гиф, толщиной до 4 микронов. Переваривание отсутствует. Крахмал — в единичных клетках коры и в центральном цилиндре. Микориза эндотрофная тамнисофагового подтипа.

Cupressus Goveniana
продольный срез
Иджеван

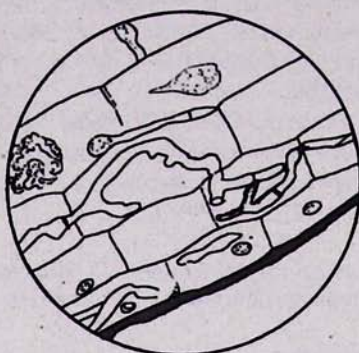


Рис. 2.

Cupressus macrocarpa
поперечный срез
Иджеван

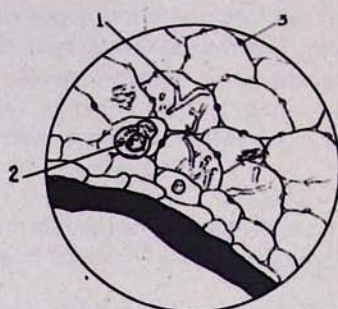


Рис. 3.

4. *Cupressus macrocarpa* Hartw. кипарис крупноплодный (рис. 3)

Имеет укороченные сосущие корешки без корневых волосков, с длинными, бесцветными, несептированными гифами, толщиной до 8 микронов. Внутриклеточная инфекция слабая, в виде очень тонких (до 3,5 микрона) бесцветных гиф. Переваривание слабое. Внутри клеток имеются везикулы диаметром до 22 микронов. Крахмал сохранился только в клетках центрального цилиндра. Микориза эндотрофная толипофагового подтипа.

5. *Cupressus sempervirens* L. кипарис вечнозеленый (рис. 4)

Образцы взяты в Иджеване и в парке совхоза "Зейтун". Имеет укороченные сосущие корешки без корневых волосков ("Зейтун") или с единичными корневыми волосками (Иджеван). Встречаются единичные, ветвистые, септированные коммутационные гифы толщиной до 2 микронов. В экзодерме имеется метакутизирванный слой (в иджеванских образцах). Внутриклеточная инфекция очень слабая, в виде бесцветных гиф, толщиной 6,2–7,2 микрона. Они тянутся вдоль клеток, не деформируя их. В клетках сильное переваривание и много остатков переваренных гиф. Крахмал в корнях отсутствует. Микориза эндотрофная толипофагового подтипа.

Как видим, все исследованные нами кипарисы имели эндотрофные толипофаговые или везикулярно-арбускулярные (отмечено и Н. П. Горбуновой, 1956) микоризы. Сосущие корешки у них голые, без корневых волосков, не ветвятся. Внутриклеточная инфекция слабая, гифы здесь располагаются вдоль клеток, не деформируя их. Перева-

ивание в клетках слабое или отсутствует. Крахмал в основном толь-
ко в центральном цилиндре. В мезодерме и эндодерме имеются тель-
ца Каспари.

Cupressus sempervirens
продольный срез
Иджебан

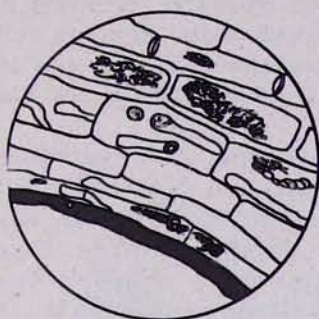
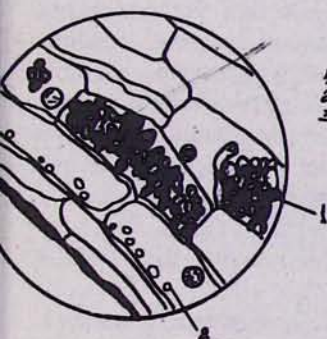


Рис. 4.

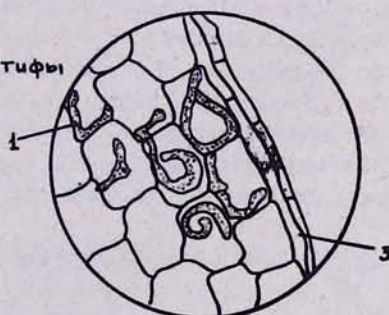
Juniperus communis
продольный срез
Кировакан

Juniperus pachyphloea
продольный срез
Бребан



А

1. внутриклеточные тифы
2. крахмал
3. Эпителиа



Б

Рис. 5.

Н. В. Лобанов (1951) считает можжевельники немикотрофными растениями, а Н. П. Горбунова (1956) обнаружила у них везикулярно-арбускулярную микоризу с межклеточными везикулами.

Нами исследовано 11 видов можжевельника.

1. *Juniperus communis* L. можжевельник обыкновенный (рис. 5)

По описанию Н. П. Горбуновой (1956). имеет характерный симподиальный рост корней и эндотрофную микоризу с хорошо развитыми арбускулами в виде гаусторий. Гифы идут не только внутриклеточно, но и по межклетникам. Характерно, что у этого вида можжевельника разные авторы (см. выше) обнаруживали как эндотрофную, так и эктотрофную микоризу.

Нами исследованы экземпляры из Кироваканского ботанического сада. Они имели сосущие корешки без корневых волосков, с коммутационными несептированными, бесцветными, ветвистыми гифами, толщиной до 2,9 микрона. Внутри клеток — единичные гифы толщиной до 3,1 микрона и остатки их очень сильного переваривания. Клетки коры после переваривания заполняются бурой аморфной массой. Крахмал содержится только в клетках, не пораженных грибом, и в центральном цилиндре. Микориза эндотрофная, толипофагового подтипа.

2. *Juniperus excelsa* M. B. можжевельник высокий (рис. 6).

Взят в Иджеване. Сосущие корешки без корневых волосков, но с длинными, бесцветными, несептированными коммутационными гифами, толщиной до 4 микронов. Клетки коры заполнены гифами и остатками их сильного переваривания. Внутриклеточные гифы бесцветные, толщиной до 6 микронов, крахмала в корне нет. Микориза эндотрофная толипофагового подтипа.

3. *Juniperus chinensis* L. можжевельник китайский (рис. 7)

Взят в Иджеване. Короткие сосущие окончания без корневых волосков, с короткими, бесцветными, септированными гифами, толщиной до 3 микронов. Внутриклеточным гиф мало, они бесцветные, диаметром до 5,3 микрона. Внутри и между клетками коры встречаются везикулы диаметром до 16 микронов и крупные спорангии диаметром 190х225 микронов. Фагоцитоз слабый. Крахмала много в коре и центральном цилиндре. Микориза эндотрофная, тамнискофагового подтипа.

4. *Juniperus oblonga* M. B. можжевельник длиннolistный (рис. 8)

Исследован в можжевельниковых редколесьях Арегунийского побережья озера Севан. Имеет голые сосущие корешки, покрытые слоем пробки. Инфекция исключительно внутриклеточная в виде бесцветных гиф, толщиной до 4,5 микрона, подвергающихся среднеинтенсивному



Juniperus excelsa
поперечный срез
Иджеван

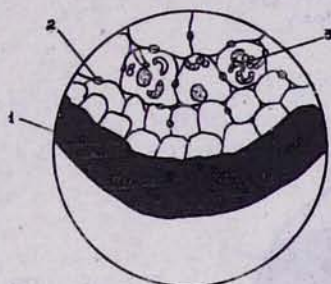


Рис. 6.

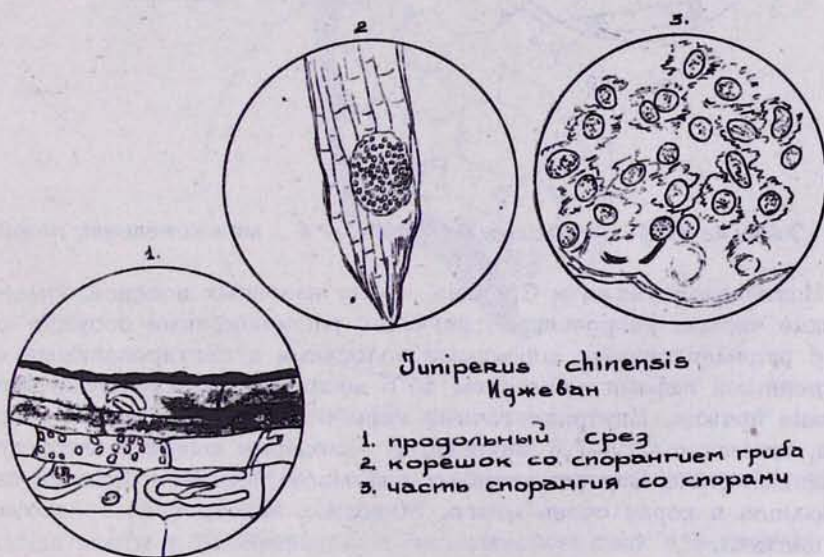


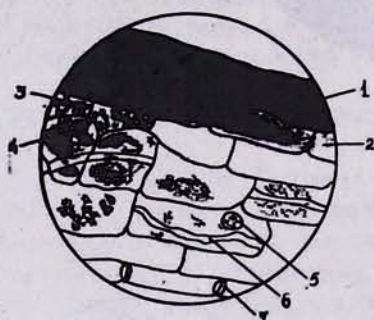
Рис. 7.

перевариванию. В клетках с гифами видны крупные зернистые ядра. В эндодерме имеются тельца Каспари. Микориза эндотрофная, толипофагового подтипа.

5. Juniperus rachyphlora Torr. можжевельник толстокорый (рис. 5Б)

Образцы из Ереванского ботанического сада имели длинные ожерельевидно утолщенные и слабо кистевидные сосущие корешки. Первые автотрофны. Вторые представляют эндотрофные микоризы тамнискофагового подтипа с очень незначительной внутриклеточной инфекцией в виде гиф, толщиной до 6 микронов, и отсутствием переваривания.

Juniperus oblonga
продольный срез
Торней



1. слой пробки
2. эндодерма
3. крахмал
4. остатки переваривания гиф
5. ядро
6. внутриклеточные гифы
7. тельца Каспари

Рис. 60

Рис. 8.

6. Juniperus procumbens Sieb. можжевельник лежащий

Исследован также в Ереване, но из вазонных посевов. Имеет тонкие черные укороченные, скученно расположенные сосущие корешки с рудиментарными корневыми волосками и септированными коммутационными гифами диаметром до 5 микронов, образующими односторонние пряжки. Внутриклеточные гифы бесцветные или темноокрашенные, диаметром 2,5–7,5 микронов. В экзодерме имеется метакутизирванный слой. Внутриклеточных гиф мало, переваривание их слабое. Крахмала в корне очень много. Микориза эндотрофная толипофагового подтипа.

7. *Juniperus polycarpus* Koch. можжевельник многоплодный

Этот вид, исследованный нами из можжевельниковых редколесий Аре-
гунийского побережья Севана, имеет автотрофные корешки, богатые
крахмалом. На них имелись редкие короткие и толстые корневые
волоски.

Juniperus sabina
продольный срез
Гюней

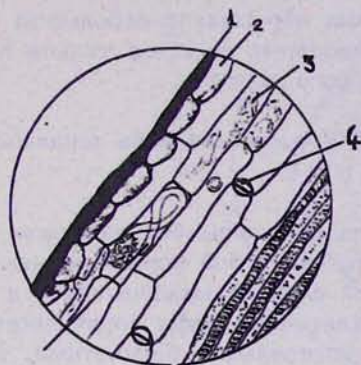


Рис. 9. 1 - Слой пробки; 2 -
эпидерма; 3 - остатки переварен-
ных ги́ф; 4 - петли ги́ф; 5 - тель-
це Каспари.

Juniperus saxavachanica
поперечный срез
Кировакан

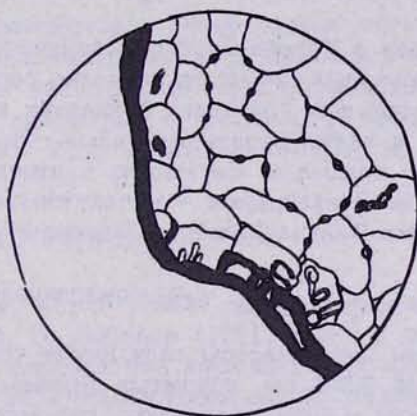


Рис. 10.

8. *Juniperus sabina* L. - можжевельник казацкий (рис. 9)

Образцы взяты в Кироваканском ботаническом саду и в можже-
веловых редколесьях Арегунийского побережья Севана. В Кировака-
не имеет укороченные сосущие корешки светло-бежевого цвета, а
также очень тонкие нитевидные сосущие корешки. И те и другие

несут на себе "коммутационные" гифы, имеют в экзодерме метакутизированный слой, а внутри клеток — целые гифы или остатки их очень сильного переваривания. Внутриклеточные гифы бесцветные, толщиной до 4–5 микронов. Крахмала в корешках не обнаружено. В клетках коры видны очень мелкие ядра, встречаются и двухъядерные клетки. Микориза эндотрофная толипофагового подтипа.

У аргунийских образцов этого можжевельника выделяются черные короткие, а также очень длинные светлые сосущие окончания. Они лишены корневых волосков и метакутизированного слоя. Внутри клеток коры видны отдельные неровные бесцветные гифы, толщиной до 3,6 микрона, подвергающиеся очень сильному перевариванию. Крахмал обнаружен только в длинных светлых корешках в небольшом количестве в центральном цилиндре. В эндодерме имеются тельца Каспари. Микориза эндотрофная толипофагового подтипа.

9. Juniperus sibirica Kom. — можжевельник сибирский (рис. 10)

Исследованные корешки взяты в Кироваканском ботаническом саду. Они имели укороченные сосущие окончания без корневых волосков. В экзодерме — метакутизированный слой. В межклетниках и внутри клеток видны гифы гриба. Межклеточные гифы коричневого цвета, толщиной до 5 микронов, внутриклеточные — бесцветные, толщиной до 6,5 микрона. Переваривание в клетках несильное. Корни лишены крахмала. В мезодерме и эндодерме — тельца Каспари. Микориза эндотрофная толипофагового подтипа.

10. Juniperus scopulorum Sarg. — можжевельник скальный

Также исследован в Кироваканском ботаническом саду. У него, как и у предыдущего вида, имеются скученно расположенные сосущие корешки без корневых волосков. В клетках коры заметно сильное переваривание и видны отдельные целые гифы толщиной до 10 микронов. Корешки без крахмала. Во многих клетках — мелкие угловатые зернистые ядра. В экзодерме — метакутизированный слой. В коре и эндодерме имеются тельца Каспари. Микориза эндотрофная, толипофагового подтипа.

11. Juniperus virginiana L. — можжевельник виргинский (рис. 11)

В Кироваканском ботаническом саду имеет тонкие черные сосущие корешки длиной 0,5–1 см, покрытые корневыми волосками. Внутриклеточная инфекция в виде желтоватых гиф, толщиной до 2,2 микрона, подвергающихся слабому перевариванию. Между корневыми волосками встречаются отдельные бесцветные септированные гифы с односторонними пряжками. Крахмала в клетках нет. Микориза эндотрофная толипофагового подтипа.

Таким образом, микоризы исследованных видов можжевельников относятся к эндотрофному толипофаговому подтипу, с внутриклеточным проникновением гриба, подвергающегося слабому или сильному перевариванию. Корневые волоски, метакутизированный слой, везику-

Juniperus virginiana
поперечный срез
Кировакан

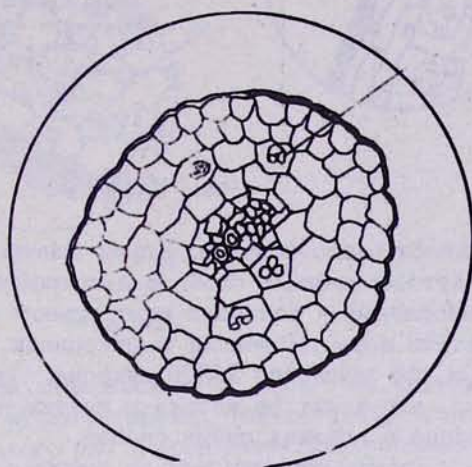


Рис. 11.

лы и арбускулы встречаются в очень редких случаях. Сосушие корни обычно лишены крахмала. Имеется он лишь в тех микоризах, в которых переваривание мицелия слабое. Внутриклеточные гифы бесцветные, неровные, диаметром в среднем 5,2 микрона (в Кировакане - 6,1; в Ереване - 5,3; в Иджеване - 5,5; на Арегунийском побережье - 3,6).

Род *Thuja* (L.) Tourn. - Туя

У этого рода Дж. Харли (1963) обнаружил везикулярно-арбускулярную микоризу. Н. В. Лобанов (1951, 1953) у туи восточной описал голые сосушие корешки без корневых волосков и без коммутационных гиф и отнес их к немикотрофным. А. Келли - (1950) обнаружил у туи западной, восточной и гигантской, а также Стэндиша эндотрофную микоризу. У туи западной и восточной И. А. Селиванов и Р. Г. Истомина (1968) также наблюдали эндотрофную микоризу.

Нами исследовано 2 вида туи.

1. *Thuja plicata* D. Don. - туя складчатая или гигантская (рис. 12)

В Ереванском ботаническом саду туя имела ожерельевидно утолщенные автотрофные и микоризные сосушие корешки. Микориза эн-

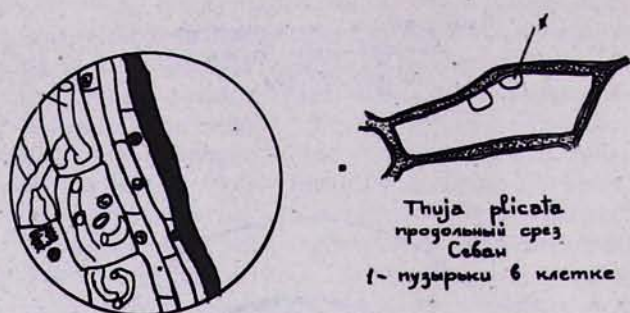


Рис. 12.

дотрофная, толипофагового подтипа. Корни лишены корневых волосков, но имеют метакутизированный слой. В автотрофных корешках много крахмала, в микоризных — только в центральном цилиндре и в периферических клетках коры. Инфекция в микоризах внутриклеточная, в виде бесцветных гиф толщиной 5–5,5 микрона. Они ветвистые, бугристые, извилистые, переходят из клетки в клетку через поры в их стенках. Переваривание в клетках очень слабое.

В Иджеване сосушие корешки туи не имели ожерельевидных утолщений. Они содержали метакутизированный слой и не имели корневых волосков и коммутационных гиф. Внутриклеточная инфекция слабая, в виде толстых (до 11 микрон) бесцветных гиф. Клетки коры сильно деформированы. Между ними, а также в эндодерме, много телец Каспари. В корешках найдены отдельные спорангии гриба. Крахмала мало, только в некоторых клетках коры. Микориза эндотрофная толипофагового подтипа.

2. *Thuja stendishii* Сачч.

туя Стэндиша или японская (рис. 13)

Образцы из Кировакана имеют короткие сосушие корешки без корневых волосков. В эндодерме и в коре имеются тельца Каспари. Внутриклеточная инфекция очень обильная в виде гиф, располагающихся вдоль клеток; они бесцветные или желтоватые, толщиной до 6 микрон. В экзодерме — метакутизированный слой. Клетки коры не деформированы, но гипертрофированы. Переваривание в них слабое. Внутри клеток обнаружены везикулы диаметром до 8,5 микрона. Крахмал имеется в единичных клетках, лишенных гриба, а также в центральном цилиндре. Клетки коры — с округлыми, зернистыми, пристенными ядрами. Микориза эндотрофная, толипофагового подтипа.

Анализируя материалы по видам семейства кипарисовых, можно сказать, что им присуща эндотрофная микориза, преимущественно толипофагового подтипа. Встречаются также везикулярная (в основном у некоторых можжевельников, кипарисов и т.д.) и тамнискофаговая микоризы.

Thuja standishii
поперечный срез
Кировакан

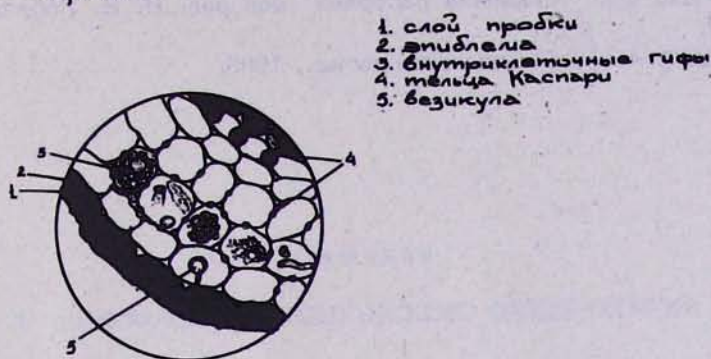


Рис. 13.

Большинство видов кипарисовых не имеет на корнях корневых волосков или имеет рудиментарные. Метакутизированный слой наблюдается очень редко. Гриб в микоризах кипарисовых имеет исключительно внутриклеточное расположение в виде ветвистых, бугристых, извилистых, несептированных гиф и иногда везикул. Арбускулы, как правило, отсутствуют. Переваривание гриба в клетках слабое или отсутствует, но иногда встречается и сильное переваривание, отмеченное у кипариса аризонского (Кировакан), кипариса вечнозеленого (Иджеван), можжевельника обыкновенного (Кировакан) и некоторых других можжевельников, главным образом в Кировакане.

Микоризы лишены крахмала, за редкими исключениями. Коммутационные гифы редки, иногда они септированы и даже с пряжками (можжевельник низкорослый), в противоположность распространенному мнению о том, что эндотрофные микоризы образуются несовершенными грибами, имеющими одноклеточный мицелий.

ЛИТЕРАТУРА

- Горбунова Н. П. Тр. конф. по микотрофии растений. Изд. АН СССР, М., 1955.
- Горбунова Н. П. Успехи современной биологии, т. 42, в. 2, 1956.
- Зерова М. Я. Изучение микофлоры Укр. ССР и микоризы степной зоны Украины. Автореф. дисс. по опубликованным работам. Киев, 1965.
- Келли А. П. Микотрофия растений. Изд. Иностр. лит., М., 1952.
- Лобанов Н. В. Агробиология, 4, 1951.
- Лобанов Н. В. Микотрофность древесных растений. Изд. "Наука", М., 1952.
- Селиванов И. А., Утемова Р. Г. Уч. зап. Пермского гос. пед. ин-та. Вопр. ботаники, т. 55, в. 2., 1968

Селиванов И. А., Казанцева А. К., Лекомцева Л. В. Уч.
зап. Пермского гос. ун-та, т. 64, 1968.

Славкина Т. И. Дендрофлора Узбекистана, т. 2. Хвойные, Ташкент,
1968.

Харли Дж. Сб. "Микориза растений" под ред. Н. В. Лобанова, М.,
1963.

Ячевский А. А. Основы микологии, 1933.