

Ж. Г. ТАРАСОВА

МИКОРИЗА У РАСТЕНИЙ СЕМЕЙСТВА TAXODIACEAE E. W. NEGER

Приведены описания анатомического и морфологического строения микориз у представителей семейства таксодиевых. Делается вывод о неустойчивости симбиотических взаимоотношений в микоризах таксодиевых и их обостренности. Различия в строении микориз таксодиевых из Армянской ССР и других районов СССР объясняются специфическими почвенно-климатическими условиями республики.

Микориза у хвойных пород более или менее хорошо изучена в семействе сосновых. Немало исследований проведено и в отношении отдельных видов семейства кипарисовых. По семейству таксодиевых литературных сведений относительно мало. В работах Ячевского [1] и Келли [2] в списках микотрофных пород указываются и некоторые виды из семейства таксодиевых (болотный кипарис, оба вида секвойи, криптомерия японская, куннингамия китайская, все обладающие эндомикоризой). Микоризу у болотного кипариса обнаружили Клечка и Вуколов [3], Харли [4], а также Славкина [5], которая относит болотный кипарис к промежуточному по степени микотрофности виду, имеющему эндомикоризу, в отличие от сильных микотрофов, обладающих эктомикоризой. Более детальные исследования проведены Левисон [6] и Коноэ [7—9] в отношении метасеквойи. О микоризе криптомерии японской, помимо сводки Ячевского [1] и Келли [2], имеются сведения также у Мимура [10]. В «Микологии» Курсанова [11] приводится рисунок везикулярно-арбускулярной эндомикоризы секвойи. У куннингамии китайской эндомикоризу Paris—типа описал впервые Галло [12].

Во всех указанных работах, однако, не приводится подробного описания строения микориз таксодиевых. Более детальные описания в этом отношении даны Еропкиным [13]. Он охарактеризовал микоризы криптомерии японской, куннингамии китайской, секвойи вечнозеленой и гигантской и двух видов болотного кипариса, растущих в Ташкентском ботаническом саду.

Исходя из того, что хвойные породы различаются по степени своей микотрофности и анатомо-морфологическим особенностям в зависимости от экологических условий, а также из того, что микориза сем. таксодиевых в АрмССР никем не изучалась, нами проведена настоящая работа.

Материал и методика. Исследовались представители этого семейства, растущие в Ереванском ботаническом саду (предгорная полупустынная зона), Кироваканском ботаническом саду (среднегорный лесной пояс) и в Носмберянском районе (сухая суб-

тропическая зона), т. е. в различных почвенно-климатических условиях. Наблюдения велись над четырьмя видами— *Taxodium distichum* (L.) Rich., *Metasequoia glyptostroboides* Hu et Cheng, *Sequoiadendron giganteum* Lindl. и *Cryptomeria japonica* Don.— в течение 1965—69 годов. Образцы корней брались осенью. Корешки промывались в воде и фиксировались в 70-градусном винном спирте. Камеральная обработка состояла в приготовлении от руки срезов, окраске их анилиновым синим в молочной кислоте по методу Курсанова [11] и просмотре их под микроскопом при увеличении в 1350 раз с одновременной зарисовкой препаратов и их описанием. Измерение толщины грибных чехлов, гиф гриба, сети Гартига и величины везикул производилось при помощи окуляр-микрометра с дальнейшим пересчетом на микрометры.

Результаты и обсуждение. Ниже приводим описание микориз исследованных нами видов. Типы и подтипы микоризы указаны в соответствии с последней классификацией, предложенной Селивановым [14].

Cryptomeria japonica Don. (рис. 1). Мы обследовали экземпляры растущие в Кироваканском ботаническом саду, Иджеванском дендрарии и парке совхоза «Зейтун» Ноемберянского района. Микоризными являются все корневые окончания. Они не имеют корневых волосков и мицелиального чехла. Еропкин [13] у криптомерии в Ташкентском ботаническом саду наблюдал корневые волоски.

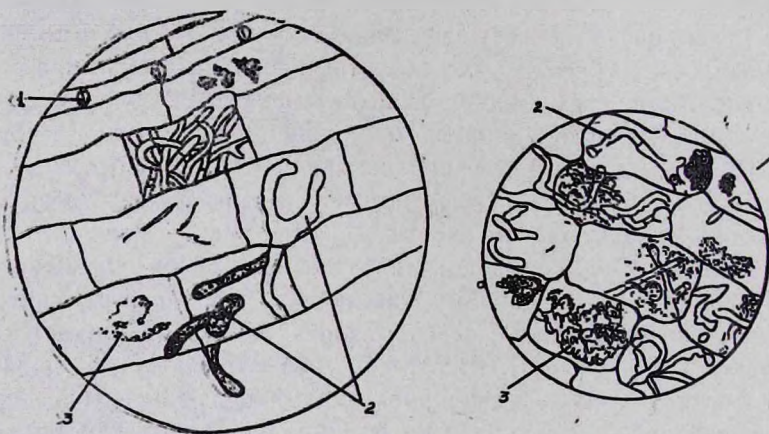


Рис. 1. Криптомерия японская. Продольный срез. Иджеван. 1—тельца Каспари в эндодерме; 2—внутриклеточные гифы; 3—остатки переваренных гиф.

В Кироваканском ботаническом саду и Иджеванском дендрарии микоризы эндотрофные, с внутриклеточным расположением гриба в виде бесцветных септированных гиф, толщиной 3,5—7,5 мкм, подвергающихся активному перевариванию. Имеются и везикулы диаметром до 8—14 мкм. Отдельные редкие гифы встречаются и в межклетниках коры корня. Крахмала мало, он встречается только в клетках, свободных от гриба. Микориза относится к эутамнискофаговому подтипу фикомицетной эндомикоризы. К. И. Еропкин обнаружил у криптомерии японской везикулы диаметром до 40 мкм.

В совхозе «Зейтун» в микоризах криптомерии японской отмечался сильный фагоцитоз, целые гифы в клетках не обнаружены, имелись

лишь остатки их переваривания. Корни были полностью лишены крахмала.

Metasequoja glyptostroboides Hu et Cheng. (рис. 2, 3). Этот вид исследовался нами в Ереванском и Кироваканском ботанических садах и Иджеванском дендрарии.



Рис. 2. Метасеквойя глиптостробондная. Продольный срез. Иджеван.

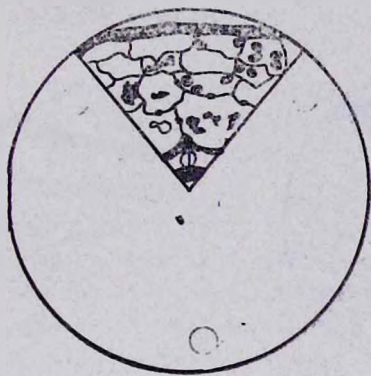


Рис. 3. Метасеквойя глиптостробондная. Поперечный срез. Ереван.

В Ереванском ботаническом саду он имеет булабовидные, ожерельевидные и коралловидные микоризные корешки, в Кироваканском ботаническом саду и Иджеванском дендрарии—густо расположенные, но морфологически не оформленные укороченные сосущие корешки. Во всех трех пунктах микоризы лишены грибного чехла и корневых волосков. В кироваканских образцах в микоризах имеется метакутизированный слой, отсутствующий в двух других пунктах. В эндодерме имеются тельца Каспари. Во всех трех пунктах микориза эндотрофная, с исключительно внутриклеточным расположением несептированных ветвистых и бугристых бесцветных гиф и их клубков, находящихся в процессе сильного переваривания. Диаметр интрацеллюлярных гиф—4—16 мкм. Иногда попадаются межклеточные желтоватые и бесцветные гифы, толщиной до 7,9 мкм. Крахмал в корешках иджеванских образ-

цов отсутствует, а в двух других пунктах находится преимущественно в паренхимных клетках центрального цилиндра и во внутренних слоях коры. Таким образом, микориза метасеквойи относится к внутриклеточному эутамнискофаговому подтипу фикомицетной тамнискофаговой эндомикоризы. Сущность этого типа взаимоотношений симбионтов определена Селивановым [14] как факультативный симбиоз в форме аллелопаразитизма, трофические связи осуществляются в форме переваривания гиф.

В отличие от Коноэ [7—9], мы не обнаружили в микоризах метасеквойи везикул.

Sequoiadendron giganteum Lind l. (рис. 4). Образцы данного вида были взяты нами из Севанского и Ереванского ботанических садов. Севанские экземпляры имели вильчатые и коралловидные микоризы с плотным кремовым или светло-коричневым чехлом псевдопаренхима-

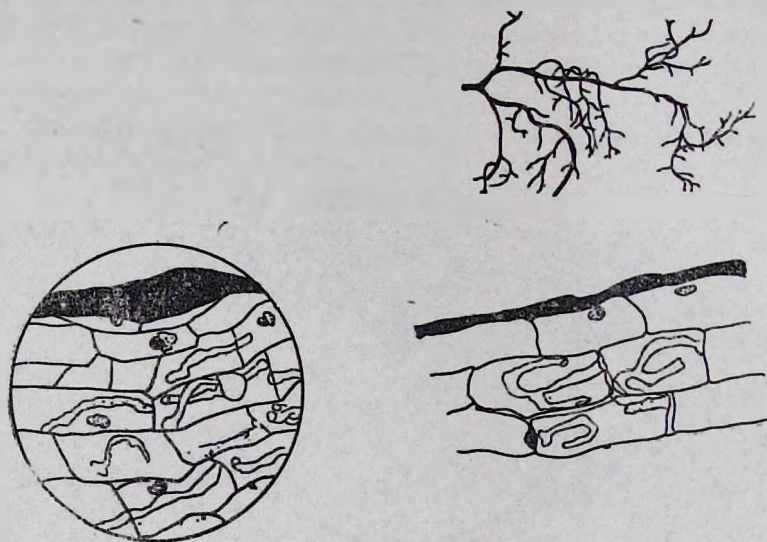


Рис. 4. Секвойядендрон гигантский. Продольный срез. Кировакан.

тического строения, несколько растрепанным с поверхности, толщиной до 40 мкм, с отходящими от него редкими бесцветными септированными гифами диаметром 1,8—3,0 мкм. Сеть Гартига в 1—2 слоя, толщиной до 6 мкм. Внутриклеточной инфекции нет. Чехол относится к «F» подтипу Доминика. Крахмал в большом количестве содержится в паренхимных клетках центрального цилиндра и во внутренних клетках коры. Тип микоризы хальмофаговый эктотрофный. Такую микоризу, но с чехлом подтипа «А» обнаружил у этого вида Еропкин [13] в Узбекистане. Трофические связи в такой микоризе сводятся к резорбции растворов солей, а взаимоотношения между симбионтами представляют собой двусторонний умеренный паразитизм.

В Ереванском ботаническом саду микоризные корешки секвойядендрона укорочены и несколько утолщены, т. е. морфологически более

или менее оформлены, имеют корневые волоски. Грибной чехол и сеть Гартига в них отсутствуют. В экзодерме имеется метакутизированный слой. В коре много телец Каспари. Внутриклеточная инфекция обильная в виде бесцветных гиф, толщиной 4—8 мкм. В эндодерме—пояс Каспари. Крахмал имеется во всех клетках, лишенных гриба. Фагоцитоз слабый. Имеются и межклеточные гифы. Микориза относится к эутамнискофаговому подтипу фикомицетной тамнискофаговой эндомикоризы. Сущность взаимоотношений симбионтов—факультативный аллелопаразитизм в форме переваривания мицелия. Помимо грунтовых растений, у нас имелись растения из вазонных посевов. Корешки их имели очень тонкий грибной чехол, однако сеть Гартига отсутствовала, а в клетках просматривались везикулы диаметром 15×22 мкм.

Сосущие корешки кирово-канских образцов секвойядендрона лишены корневых волосков и грибных чехлов, имеют в экзодерме метакутизированный слой. В коре и эндодерме имеются тельца Каспари. Внутриклеточная инфекция обильная в виде гиф толщиной 5,8—7,8 мкм, переваривания не наблюдается. Микориза эутамнискофагового подтипа фикомицетной тамнискофаговой эндомикоризы.

По-видимому, в Севане микоризный гриб у секвойядендрона проявляет меньшую вирулентность и не способен проникать внутрь клеток растения-хозяина, или же в симбиозе участвует гриб, формирующий эктомикоризы.

Таким образом, у секвойядендрона гигантского встречается как эндо-, так и эктомикориза. Такое же явление у данного вида наблюдал Ерошкин [13], однако в отличие от описанных им микориз, в нашем материале не были обнаружены везикулы.

Taxodium distichum (L.) Rich. (рис. 5). Этот вид, исследованный нами в Ереванском ботаническом саду, имеет удлиненные светлые сосущие корешки, густо покрытые корневыми волосками, и короткие утолщенные корешки (длиной до 10 мм) с редкими корневыми волосками или голые, от которых отходят редкие тонкие гифы. Мицелиальный чехол у всех корешков отсутствует. Нет также сети Гартига. В наружных слоях коры удлиненных корешков встречаются клубки гиф, толщиной 5—6 мкм. Примерно в 20% клеток видны переваренные остатки гриба темного цвета. Внутри клеток видны терминальные везикулы на толстых ножках, диаметром до 12 мкм. В паренхимных клетках центрального цилиндра много крахмала. В коротких корешках переваривание гриба более сильное и целых гиф почти не встречается. Если они и имеются, то отличаются ветвистостью, вздутиями, толщина их колеблется в пределах 3,5—7,0 мкм. Встречаются также и везикулы. Это толпофагово-тамнискофаговый переходный подтип фикомицетной тамнискофаговой эндомикоризы, характеризующийся перевариванием клубков гиф нечленистого мицелия и арбускул, причем в наших образцах это были исключительно клубки гиф. В отличие от данных Ерошкина [13], который обнаружил у болотного кипариса везикулы диа-

метром 48—50 мкм, везикулы у наших видов не превышали 12 мкм. Возможно, это просто белковые гифы.

Взаимоотношения между симбионтами и трофические связи в данной микоризе такие же, как у криптомерии японской.

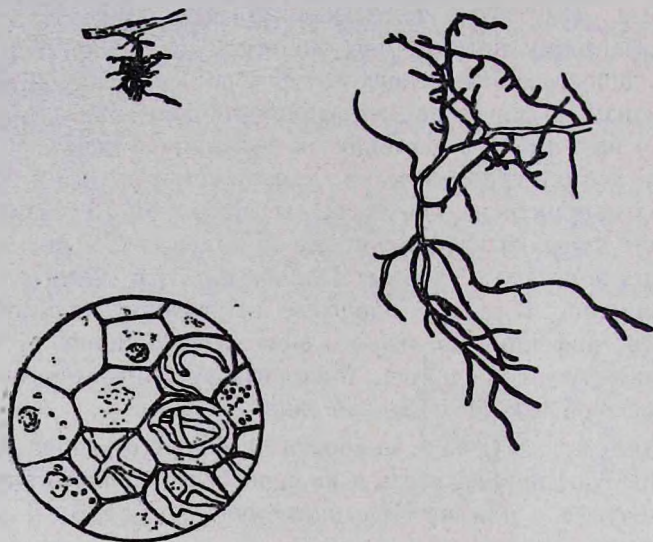


Рис. 5. Болотный кипарис. Поперечный срез. Ереван.

Таким образом, в результате исследования микориз семейства таксодиевых, можно отметить следующие особенности.

Все исследованные в АрмССР виды таксодиевых являются микотрофами. Микосимбиотические отношения в этом семействе неоднотипны. Так, наряду с эндомикоризой, в основном присущей данному семейству, встречается и эктомикориза. В самой эндомикоризе трофические отношения между симбионтами также непостоянны, о чем свидетельствует проникновение гриба как внутрь клеток коры корня, так и в межклетники. Все это говорит о неуравновешенности микосимбиотических отношений. Тот факт, что в микоризах этого семейства переваривание грибных гиф не ограничивается специфическим «слоем переваривания», как это имеет место у видов семейства кипарисовых, а наблюдается в любых паренхимных клетках коры, говорит, как это считает Катенин [15], о более обостренных взаимоотношениях симбионтов. У представителей древних семенных растений, по мнению Горбуновой [16—17], взаимоотношения с грибным симбионтом менее уравновешены, чем у более молодых.

Из других особенностей следует отметить отсутствие в микоризах таксодиевых из Армянской ССР везикул, обычно характерных для фикомицетной микоризы, или их очень незначительные размеры. Может быть это объясняется поздними сроками взятия образцов. Однако, если принять во внимание мнение некоторых исследователей [19], сог-

ласно которому везикулы—это органы бесполого размножения гриба и, следовательно, его зимующая стадия, то объяснение данному явлению следует искать в специфичности почвенно-климатических условий Арм. ССР. В литературе имеются также сведения о том, что в некоторых условиях (например, на холодных почвах в альпийском поясе Татр) в фикомицетной микоризе не образуется арбускул и везикул [19].

Хотя микоризы имеют очень древнее происхождение (они известны уже у растений девонской эпохи [20], роль и значение их пока не выяснены и проблематичны. По мнению Келлера [20], гриб в микоризах перерабатывает сырые органические вещества почвы в более ценную и усвояемую органическую пищу. Даддингтон [21] считает, что между симбиозом и паразитизмом в случае эндомикориз существует тонкое равновесие, которое при соответствующих условиях может перейти в паразитизм. Так или иначе, явление микотрофии с самого начала его возникновения имело очень существенное значение в эволюции наземных растений, как грибов, так и высших растений.

Институт ботаники АН АрмССР

Поступило 16.VI 1976 г.

ժ. Գ. ՏԱՐԱՍՈՎԱ

TAXODIACEAE E. W. NEGER ԸՆՏԱՆԻՔԻ ԲՈՒՅՍՆԵՐԻ ՄԻԿՈՐԻԶԱՆԵՐԸ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Հեղինակի ուսումնասիրությունները ցույց են տվել, որ գետնանոճազգիների ընտանիքի բոլոր ներկայացուցիչները միկոտրոֆ են: Սակայն միկոսիմբիոտիկ համագործակցությունը դրանց մոտ միատիպ չէ: Այս ընտանիքին բնորոշ էնդոմիկոտրիզայի հետ միասին հանդիպում է նաև էկտոմիկոտրիզայի երևույթը: Տրոֆիկական հարաբերությունները սիմբիոտների միջև էնդոմիկոտրիզայի դեպքում նույնպես կայուն չեն: Դա խոսում է այն մասին, որ սիմբիոտների հարաբերությունները հավասարակշռված չեն:

Հայկական ՍՍՀ ներմուծված գետնանոճազգիների ընտանիքի ներկայացուցիչների միկոտրիզաներում բացակայում են վեգիտուլները, որոնք բնորոշ են ֆիկոմիցետային միկոտրիզային, կամ դրանց չափերը աննշան են: Դրա բացատրությունը պետք է փնտրել Հայկական ՍՍՀ-ի յուրահատուկ հողակլիմայական պայմաններում:

Միկոտրիզայի երևույթը չափազանց ձական նշանակություն ունի վերերկրյա բույսերի էվոլյուցիայում (ինչպես սնկի, այնպես էլ բարձրակարգ բույսերի համար), դրանց կադմավորման ամենասկզբնական շրջանից:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Ячевский А. А. Основы микологии. М., 1933.
2. Келли А. П. Микотрофия растений. М., 1952.
3. Klecka A., Vukolov V. Sbornik Cechoslov. Akad. Zemed., 10, 1935.
4. Harley J. L. The biology of mycorrhiza. Intersci. Publishers., Inst. New Jork, 1959.

5. Славкина Т. И. Дендрофлора Узбекистана. 2, Хвойные. Ташкент. 1968.
6. Левисон И. Сб. Микориза растений, под ред. Н. В. Лобанова. 1963.
7. Копое R. J. Polytechn. Osaka City Univ., 8, 179, 1957.
8. Копое R. J. Inst. Polytech. Osaka City Univ., 10, 37, 1959.
9. Копое R. J. biol. Osaka City Univ., 13, 1962.
10. Mitsuura S. Bull. Imp. Far. Exp., Japan, 2, 1933.
11. Курсанов Л. И. Микология. М., 1940.
12. Gallaud G. Rev. Gen. d. Bot., 17, 1905.
13. Ерошкин К. И. Уч. зап. Пермского гос. ун-та, 80, 1970.
14. Селиванов И. А. Сб. Микориза растений, уч. зап. Пермского гос. пед. ин-та, 112, 1973.
15. Катенин А. Е. Бот. журн., 47, 9, 1962.
16. Горбунова Н. П. Успехи современной биологии, 42, 2, 1956.
17. Горбунова Н. П. Бюлл. ГЭС АН СССР, 29, 1957.
18. Burgeff H. Die Naturwiss., 31, 47/48, 1943.
19. Dominik T., Nesplak A. Acta Soc. bot. Polon., 22, 4, 1953.
20. Келлер Б. А. Избранные сочинения, М., 1951.
21. Даддингтон К. Эволюционная ботаника. М., 1972.