

Р. К. САЛЯЕВ

## О СТРОЕНИИ КОРНЕВЫХ ОКОНЧАНИЙ И ФОРМИРОВАНИИ МИКОРИЗ У ЛИСТВЕННИЦЫ (*LARIX SUKA CZEVII DYL.*)

Изучение строения корневых окончаний представляет существенный интерес, так как позволяет лучше понять функции этих чрезвычайно важных для питания растений участков корневой системы.

Несмотря на очевидную важность этого вопроса, наши сведения о строении корневых окончаний у лесных древесных пород все еще недостаточны. Наиболее обстоятельной работой в этой области была работа Л. А. Иванова «Об анатомическом строении корневых окончаний у сосны», опубликованная в 1916 г. В конце этой работы Л. А. Иванов определенно указывал на необходимость дальнейшего анатомического изучения корневых окончаний сосны и других видов древесных растений, имея в виду то обстоятельство, что его исследования проводились над корнями только 1—2-летних сеянцев сосны.

В отношении строения корневых окончаний у других древесных растений имелись отдельные сведения, преимущественно зарубежных авторов, о строении микоризных корешков ели и березы (Melin, 1921, 1923), пихты (McDougal, 1927; Dominik, 1937), дуба (Красовская, 1952; Лобанов, 1953) и некоторых других пород. Что касается сибирского кедра (*Pinus sibirica* Ldb.), то не было даже сведений о его микотрофности.

В настоящее время имеется несколько работ, в которых изложено анатомическое строение микоризных корешков клена, березы, липы, орешника, можжевельника (Горбунова, 1951, 1955).

Весьма обстоятельная работа Л. Н. Згуровской (1958) содержит интересные данные о строении корневых окончаний у основных древесных пород средней полосы европейской части СССР. К сожалению, в этой работе так же, как и в работе Л. А. Иванова (1916), изучению строения микоризных структур уделено очень мало внимания. Между тем вопрос о строении и формировании микориз не вполне ясен. Количество исследований, затрагивающих этот вопрос, крайне незначительно, а результаты их часто противоречивы. Не выработано даже единого мнения о продолжительности жизни микоризных образований.

Франк (Frank, 1888), Мёллер (Möller, 1890) считали, что микоризы существуют в течение ряда лет. Р. Гартиг (Hartig, 1886) и Макдугал (McDougal, 1914), напротив, склонялись к мнению о более коротком сроке жизни микоризных образований.

Не менее противоречивы и более современные исследования. В работе Рейнер (Rajner, 1934) микоризы принимаются за однолетние образования и сообщается о том, что их рост возобновляется в исключительных случаях (цит. по: Келли, 1952). Макардль (McArdle, 1932) утверждал, что микоризы отмирают весной и формируются с сентября по октябрь. Работа

Л. А. Иванова (1916) указывает на возможность существования сосущих корешков в течение нескольких вегетационных периодов. Н. В. Лобанов (1949, 1953) считает, что микоризы не однолетние образования и могут возобновлять рост.

Чрезвычайно спорными являются представления о сроках и ходе самого процесса формирования микориз. Мелин (Melin, 1921) описал формирование микориз ели как процесс, при котором гифы вначале растут внутри клеток наружной коры, потом образуют псевдопаренхиму и лишь впоследствии появляется грибной чехол и сеть Гартига. По Масуи (Masui, 1927), наоборот, образование грибного чехла предшествует появлению сети Гартига. Н. В. Лобанов (1949) описал ход формирования микориз на корнях взрослых деревьев в такой последовательности.

Весной, когда температура почвы достигает 7—8°, боковые ответвления корней главных древесных пород начинают расти, прорывая микоризные чехлы. Это первый (весенний) максимум роста. Позднее, когда температура почвы поднимается до 10—11°, начинается заражение вновь выросших боковых ответвлений гифами грибов. Некоторые из гиф проникают между клетками первичной коры, образуя сеть Гартига, остальные формируют плотный чехол вокруг бокового ответвления. Таким образом, появление сети Гартига предшествует формированию грибного чехла. Такая последовательность формирования микориз особенно отчетливо наблюдалась им на корневых окончаниях рябины. Осенью, в период второго (осеннего) максимума роста, корни опять прорывали микоризные чехлы, и весь процесс носил примерно, как и весной, тот же характер.

Наблюдения О. М. Трубецковой и О. Б. Михалевской (1955) показывают, что заражение микоризными грибами корней семян дуба начинается с кончика корня, причем вначале формируется грибной чехол и только впоследствии сеть Гартига. Указанные авторы наблюдали на молодых дубках сезонный ход изменения микоризных окончаний. По их данным, при температуре 8° корни дубков трогаются в рост, прорывают грибные чехлы и растут, иногда образуя корневые волоски. Далее они указывают, что вскоре эти корешки оплетаются гифами. Очень жаль, что авторы не исследовали анатомически весь процесс формирования микориз на молодых, вновь образовавшихся окончаниях корней, а именно, начинается ли оно, как и у семян, с кончика корня и что появляется вначале — грибной чехол или сеть Гартига.

Таковы в основном сведения о ходе формирования микориз на коротких «сосущих» ответвлениях корней. Относительно удлиненных «ростовых» окончаний, являющихся продолжением осевой проводящей части корневой мочки, в науке сложилось мнение, что они иммунны по отношению к микоризным грибам. Такое заключение мы встречаем как у отечественных авторов (Лобанов, 1953; Горбунова, 1955, и др.), так и у зарубежных. Келли (Kelley, 1952) в своей монографии пишет, что у древесных растений следует различать длинные корни, быстро растущие сквозь почву (по-видимому, ростовые, по нашей терминологии), и короткие боковые корни, предназначенные в основном для поглощения питательных веществ. Далее он указывает, что длинные корни, как принято считать, лишены гриба.

Рейнер и Джонс (Reiner and Jones, 1949) упоминают о том, что микоризы образуются на «мелких боковых корешках», ничего не говоря о ростовых. В работе Бахши (Bakshi, 1957) в качестве микоризных описываются только боковые короткие корешки.

Не так давно в литературе появились сведения, подвергающие сомнению положение об иммунности ростовых окончаний, и приводятся примеры наличия микоризных образований на ростовых окончаниях сосны (Robertson, 1954).

Микоризные образования на корневых окончаниях ростового типа

были обнаружены нами еще в 1953—1954 гг. Тогда же было высказано предположение о возможности формирования микориз на ростовых окончаниях сосны в период замедления их роста (Салаяев, 1954). Однако поскольку этот вывод считался предварительным, возникла необходимость в более детальном изучении этого вопроса не только у сосны, но и у других древесных пород.

С этой целью в 1955—1958 гг. были проведены исследования анатомического строения и формирования микориз у главнейших древесных пород таежной зоны. Результаты этих исследований, полученные для корневых окончаний сосны, ели и березы, уже опубликованы (Салаяев, 1958, 1959, 1962). В настоящей работе изложен материал, освещающий строение и формирование микориз у лиственницы (*Larix sukaczewii* Dyl.).

## МЕТОДИКА РАБОТЫ

Исследования проводились на территории Ленинградской области в Линдуловской лиственничной роще и в 30-летних культурах лиственницы.

Образцы корневых окончаний отбирались из верхнего горизонта почвы в пределах 10 см регулярно, через 7—10 дней, на протяжении всего периода вегетации. Одновременно со взятием корневых окончаний измерялась температура почвы на глубине 5—10 см.

Отобранные образцы фиксировались в спиртформоле, который удобен тем, что является прекрасной консервирующей жидкостью, при использовании которой отпадает необходимость в промывке и консервировании объектов после фиксации.

Лабораторная обработка заключалась в приготвлении продольных и поперечных срезов каждого образца корневых окончаний, в окраске их и заключении в глицерин-желатину.

Применялась следующая схема изготовления препаратов: 1) промывка в воде (1 час); 2) приготовление срезов; 3) окраска сафранином (5 мин.); 4) промывка спиртом и предварительная дифференциация (0.5 мин.); 5) окраска анилиновой синей в пикриновой кислоте (1 мин.); 6) дифференциация в спирте (1—5 мин.); 7) промывка в воде (1 мин.); 8) заключение в глицерин-желатину.

Эта схема, выработанная в процессе работы, позволяет достаточно быстро получать препараты, вполне удовлетворительные по своему качеству как для визуальных микроскопических наблюдений, так и для изготовления рисунков и микрофотографий.

От проводки через спирты, заливки в парафин или целлоидин и резки на микротоме пришлось отказаться, так как эти операции чрезвычайно длительны и, применяя их, не удалось бы получить препараты с большого количества образцов. Заливка в целлоидин более проста, но она почти не дает преимуществ перед ручной резкой, так как целлоидиновые срезы получаются примерно такой же толщины, что и срезы, полученные при известном навыке от руки (7—10 мк). В необходимых случаях от руки можно получить срезы до 5 мк толщиной, что является вполне достаточным для просмотра тонких структур конуса нарастания, грибного чехла, сети Гартига и пр.

При резке корневые окончания зажимались между половинками сердцевинной бузины. Для того чтобы нежный корешок не сплющивался, в обеих половинках препаратальной иглой приготавливались углубления по форме корешка. Если при резке корешок мнется, нужно обмакнуть бузину с зажатым корешком в спирт. Это сделает объект более жестким, и он будет лучше резаться бритвой.

Краситель применялся комбинированный по рецепту Н. А. Наумова и В. Е. Козлова (1954) — 1%-й спиртовой раствор сафронина + насыщенный водный раствор анилиновой синей в насыщенном растворе пикриновой кислоты в соотношении 1 : 1.

## СТРОЕНИЕ КОРНЕВЫХ ОКОНЧАНИЙ ЛИСТВЕННИЦЫ

Среди корневых окончаний лиственницы встречаются мощные и длинные ростовые окончания, не имеющие микоризного гриба, и более короткие и тонкие ростовые окончания, которые формируют микоризы. Сосущие корневые окончания у лиственницы значительно длиннее, чем у сосны и ели, и достигают длины 2—3 см.

Помимо ростовых и сосущих, имеются еще корневые окончания промежуточного типа, сосуще-ростовые, обладающие морфолого-анатомическими признаками и тех и других.

Следовательно, корневые окончания лиственницы можно подразделить аналогично тому, как это было сделано ранее у сосны и ели, на 4 типа: 1) ростовые быстрого роста, 2) ростовые медленного роста, 3) сосуще-ростовые и 4) сосущие (рис. 1).

Ростовые быстрорастущие окончания достигают длины до 15—20 см и более, их толщина составляет 1—2 мм. На большом протяжении своей

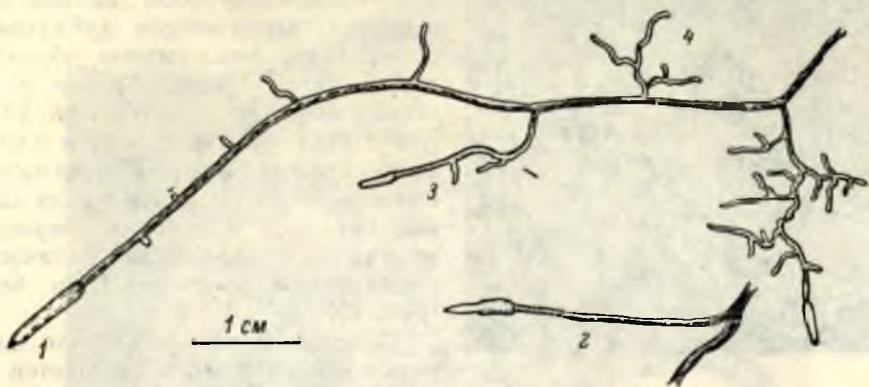


Рис. 1. Внешний вид различных корневых окончаний лиственницы.

1 — ростовые быстрорастущие; 2 — ростовые медленнорастущие;  
3 — сосуще-ростовые; 4 — сосущие.

длины они имеют бурый цвет. Кончик сильно заострен, белого цвета, который постепенно переходит в желтовато-бурый (рис. 1, 1).

Ростовые медленнорастущие окончания, как правило, короче и тоньше первых, их прирост в длину составляет 3—4 см. Кончик их также заострен

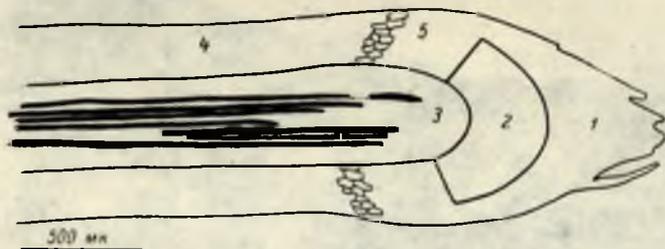


Рис. 2. Схема расположения тяжей в ростовом корневом окончании лиственницы.

1 — корневой чехлик; 2 — перилема; 3 — плерома с зарождающимися в ней и продолжающимися в центральном цилиндре тяжами; 4 — первичная кора; 5 — зона пробковой диафрагмы.

и имеет белый цвет. Базальная часть таких окончаний часто покрывается грибным мицелием, оставляя кончик свободным (рис. 1, 2).

Сосуще-ростовые окончания имеют еще меньшую длину (до 4—6 см), в год они прирастают всего на 1—3 см. Их кончик притуплен благодаря наличию грибного чехла, покрывающего целиком все окончание (рис. 1, 3).

Сосущие корневые окончания, как уже было сказано, значительно длиннее аналогичных окончаний сосны и ели, не образуют ни «вилочек» и «кораллов», как у сосны, ни «елочек», как у ели; они достаточно длинные, извилисты и ветвятся по типу бокового ветвления (рис. 1, 4).

Анатомически ростовые быстрорастущие окончания отличаются сильно развитым конусом нарастания, от которого отходит длинная «зона», со-

стоящая из не вполне сформировавшихся клеток коры. Коревой чехлик таких окончаний сильно заострен, а клетки первичной коры сильно вытянуты в продольном направлении.

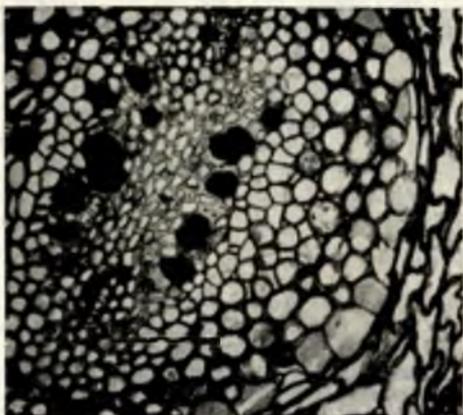


Рис. 3. Гистохимическая реакция на дубильные вещества (фиксация формалином, обработка солями железа). Увел. 100.

*Темные многоугольники — тязи.*

варительные соображения о том, что эти структуры либо являются вместилищами конечных продуктов обмена в интенсивно растущем корне,

У всех ростовых окончаний листовенницы в центральном цилиндре обнаружены своеобразные структуры, представляющие собой длинные вместилища, заполненные дубильными веществами. Аналогичные образования были обнаружены ранее у ростовых окончаний ели (Саяев, 1959). Эти структуры зарождаются в меристематической зоне и продолжают в центральном цилиндре в виде длинных тяжей. У отдельных корневых окончаний листовенницы количество таких тяжей достигает 10 и более (рис. 2).

Описываемые тяжи имеют плотную консистенцию, и их удастся выделять из среза при помощи микроманипулятора. Их содержимое дает ясно выраженную реакцию на дубильные вещества (рис. 3). Физиологическая роль этих образований пока не выяснена. Можно высказать лишь пред-



Рис. 4. Микрофотография базальной части ростового медленнорастущего окончания листовенницы. Виден покрывающий поверхность коры грибной чехол и сеть Гартига в прошлогоднем участке коры. Увел. 120.

либо их вещество, подвергаясь реутилизации, участвует в окислительно-восстановительных процессах корня. Последнее является более вероятным, так как в состав многих дубильных веществ входят ароматические соединения, способные выполнять функцию хромогенов в окислительно-восстановительных реакциях.

Клетки первичной коры у быстрорастущих ростовых окончаний лиственницы быстро буреют и отмирают. В результате этого живая первичная кора имеется ближе к кончику и то лишь в период роста корневых окончаний. С прекращением роста первичная кора таких окончаний буреет и отмирает целиком.

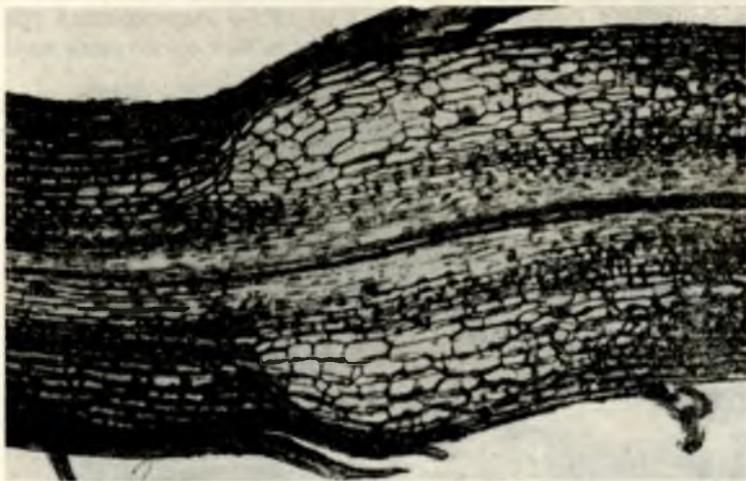


Рис. 5. Продольный срез через базальную часть того же ростового окончания лиственницы при меньшем увеличении. Увел. 60.

Эндодерма в более молодых участках растущего корня содержит много живых, неопробковевших клеток. В более старых участках, с отмершей

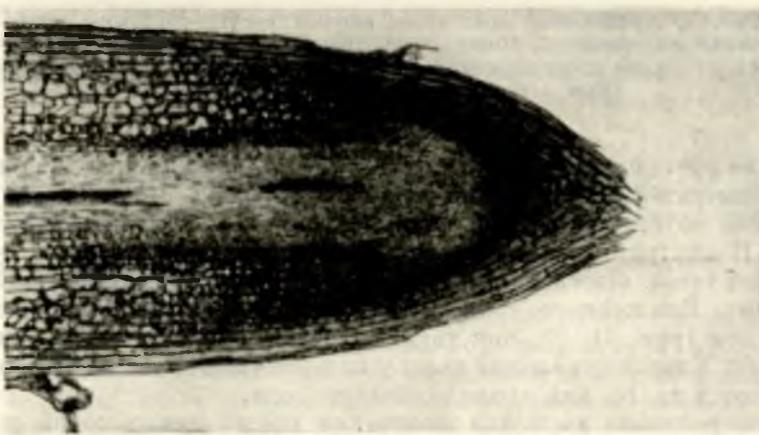


Рис. 6. Продольный срез через кончик корневого окончания, изображенного на рис. 5. Увел. 60.

Объяснение в тексте.

корой, клетки эндодермы опробковевшие. С прекращением роста эндодерма таких корневых окончаний подвергается полному опробковению.

Ростовые медленнорастущие корневые окончания имеют анатомическое строение, в основных чертах сходное с первой категорией. Разница заключается лишь в меньших размерах конуса нарастания, меньшей длине зоны молодых клеток и меньшей степени вытянутости клеток первичной

коры вдоль оси корня. Отмечено также, что у многих из окончаний этой категории первичная кора хотя и бурст, но отмирает не сразу, иногда оставаясь живой даже до следующего вегетационного сезона (рис. 4).

Медленнорастущие ростовые окончания, как правило, микоризны. У большинства из них имеется грибной чехол, который покрывает базальную часть корня, оставляя кончик свободным (рис. 5 и 6). Другая, меньшая часть корневых окончаний имеет или слабо выраженный грибной чехол, или совсем его не имеет, но у таких корневых окончаний имеется сеть Гартига.

Все ростовые как быстрорастущие, так и медленнорастущие корневые окончания лиственницы имеют в центральном цилиндре тяжи, содержащие дубильные вещества.

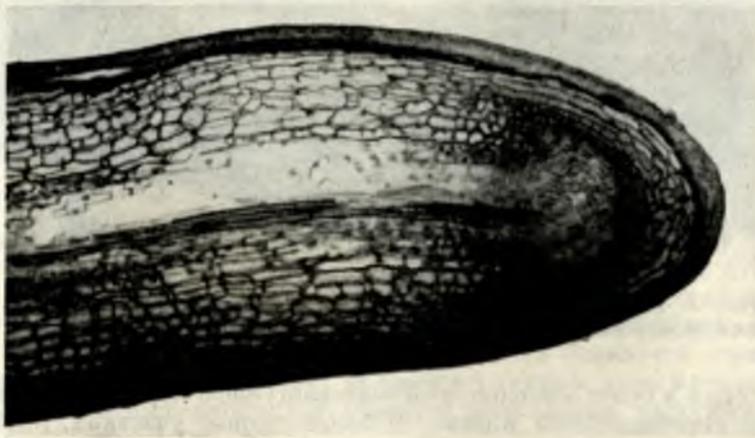


Рис. 7. Продольный срез через кончик сосуще-ростового окончания лиственницы. Поверхность окончания покрыта грибным чехлом. Видны достаточно хорошо развитый конус нарастания и тяжи в центральном цилиндре. Увел. 80.

Сосуще-ростовые окончания отличаются от ростовых тем, что их конус нарастания развит значительно слабее. В период роста позади конуса нарастания находится укороченная зона из не вполне сформировавшихся клеток. В центральном цилиндре имеются характерные для ростовых окончаний тяжи. Клетки коры значительно менее вытянуты в длину, чем у ростовых. Все корневое окончание, как правило, бывает покрыто грибным чехлом (рис. 7). Кончик таких окончаний не заострен, а наоборот притуплен. Клетки первичной коры у них обычно живые и в таком состоянии остаются долго, как правило, больше года.

Сосуще-ростовые корневые окончания представляют собой типичные микоризы эктоэндотрофного типа. Эндодерма сосуще-ростовых окончаний имеет пропускные неопробковевшие клетки.

Таким образом, сосуще-ростовые корневые окончания обладают морфолого-анатомическими признаками как сосущих, так и ростовых. К признакам первых следует отнести длительную сохраняемость первичной коры, слабую степень опробковения эндодермы, интенсивное микоризообразование. Признаками вторых являются сравнительно быстрый рост, достаточно развитые конус нарастания и зона молодых клеток, наличие тяжей в центральном цилиндре.

Сосущие корневые окончания лиственницы имеют слабо развитый конус нарастания. В периоды интенсивного роста он несколько увеличи-

вается в размерах, но никогда не достигает величины конуса нарастания у ростовых и сосуще-ростовых корневых окончаний. Центральный цилиндр сосущих корневых окончаний не имеет тяжей, которые характерны для ростовых окончаний.

У сосущих корешков первичная кора долго остается в живом состоянии. Поэтому весной в прошлогодней части корневого окончания всегда

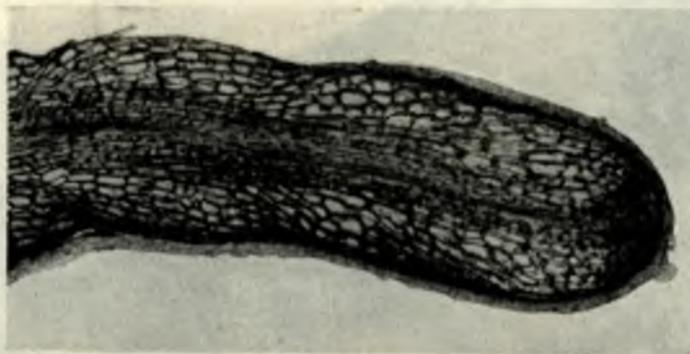


Рис. 8. Продольный срез через сосущее корневое окончание ливенницы. Конус нарастания развит слабо, клетки коры слабо вытянуты в продольном направлении, в центральном цилиндре отсутствуют тяжи. Все корневое окончание покрыто грибным чехлом. Увел. 60.

имеются живые клетки коры. Форма этих клеток округлая и в зависимости от степени быстроты роста слегка вытянута либо в продольном, либо в поперечном направлении. В эндодерме таких окончаний остается большое количество пропускных клеток, которые не подвергаются опробковению даже в зимний период.

Поверхность всего корневого окончания покрыта плотным грибным чехлом, от которого между клетками коры распространяются гифы сети Гартига.

Сеть Гартига у корневых окончаний ливенницы распространяется не только в поверхностных клетках, она часто достигает эндодермы. Продольный срез с сосущего корешка ливенницы представлен на рис. 8.

#### ФОРМИРОВАНИЕ МИКОРИЗ ПО ХОДУ ВЕГЕТАЦИИ

Корневые окончания ливенницы возобновляют рост в начале мая при температуре почвы 2—4°. Картина возобновления и продолжения роста носит общий характер — конус нарастания приходит в деятельное состояние, в результате чего молодая часть корня по мере роста вытягивается.

Мощные быстрорастущие ростовые окончания не имеют микоризного чехла. У медленнорастущих ростовых окончаний по мере их роста на поверхности формируется грибной чехол, который не успевает распространяться вслед за быстрорастущим кончиком корня, вследствие чего последний бывает свободен от грибного чехла. У многих из таких корневых окончаний в прошлогодней части коры имеются живые клетки и сеть Гартига. В молодой, только что выросшей части сеть Гартига отсутствует вплоть до конца мая—начала июня, несмотря на то что поверхностный грибной чехол уже сформировался.

Сосуще-ростовые и сосущие корневые окончания на протяжении всего времени роста имеют грибной чехол, который покрывает сплошь

все окончание. Сеть Гартига в это время присутствует только в прошлогодней части первичной коры. В молодой части сеть Гартига начинает появляться значительно позднее (в начале июня) при температуре почвы

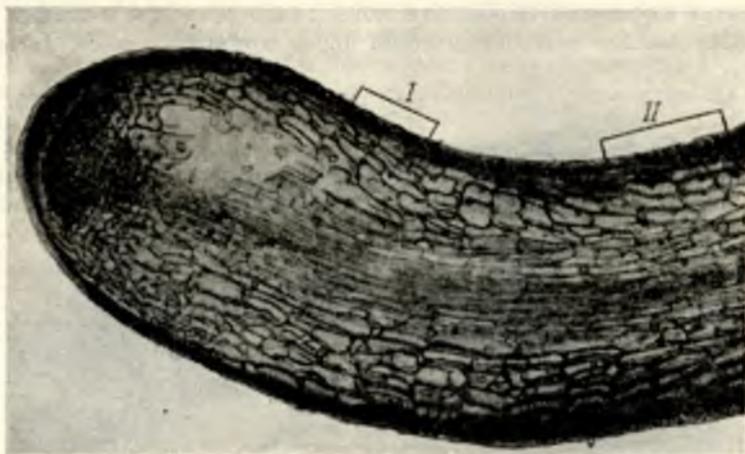


Рис. 9. Продольный срез через сосущее корневое окончание лиственницы. Увел. 80.

Объяснение в тексте.

10—12°. Ее распространение начинается с базальной части молодого корешка, ближе к пробковой диаграмме, постепенно продвигаясь в направлении кончика.



Рис. 10. Участок I среза, изображенного на рис. 9. Увел. 700.

Объяснение в тексте.

Описываемую последовательность формирования микориз легко пронаблюдать на примере сосущего корневого окончания (рис. 9). Даже при малом увеличении видно, что в зоне первичной коры, расположенной ближе к конусу нарастания, сеть Гартига развита значительно слабее, нежели в базальной части.

На рис. 10 приведен фрагмент I этого среза, сфотографированного при большом увеличении. На микрофотографии отчетливо видны незатро-

нутые гифами клеточные стенки (правая часть рисунка) и стенки клеток, у которых уже намечается «сетчатость» в результате проникновения межклеточных гиф микоризного гриба (левая часть рисунка).

Следующая микрофотография (рис. 11) сделана с участка II рис. 9, расположенного ближе к базальной части корневого окончания. В этом месте сеть Гартига настолько сильно развита, что стенки клеток оказываются сильно деформированными грибными гифами.



Рис. 11. Участок II среза, изображенного на рис. 9. Увел. 700.

Объяснение в тексте.

Как видно из приведенного примера, клетки первичной коры, которые находились ближе к конусу нарастания, не имели сети Гартига. Однако с замедлением роста корневых окончаний сеть Гартига продвигалась вперед более интенсивно, распространяясь нередко вплоть до зоны меристематических клеток.

Период замедления и прекращения роста корневых окончаний наступает примерно с середины июня в результате значительного иссушения верхних слоев почвы и повышения их температуры до  $17-19^{\circ}$ .

Замедление роста было менее выражено у ростовых корневых окончаний и более заметно у сосущих и сосуще-ростовых. Оно заключается в ослаблении деятельности конуса нарастания и закупоривании его в пробковый футляр. Последний формируется не у всех корневых окончаний, а только у части. Многие окончания очень сильно замедляют рост. О состоянии конуса нарастания, помимо отсутствия митозов в меристеме, можно судить еще по строению клеток коры, прилежащих к конусу нарастания. Во время роста, даже слабого, эти клетки имеют не вполне сформировавшийся характер: у них сравнительно большое ядро и несколько небольших вакуолей. С прекращением роста такие клетки больше не появляются, и вся первичная кора состоит из взрослых закончивших дифференциацию клеток. Сеть Гартига при этом распространяется во взрослых клетках вплоть до конуса нарастания.

Такое состояние замедленного роста у одних корневых окончаний и полного прекращения роста у других сохраняется на протяжении всего жаркого и сухого периода лета.

В середине августа, при температуре почвы  $10^{\circ}$  у корневых окончаний наблюдается усиление роста. При этом позади конуса нарастания вновь

появляются не вполне сформировавшиеся молодые клетки, сеть Гартига вновь отстает от растущего кончика, обильно распространяясь только в зоне взрослых клеток.

Вторичное замедление роста, связанное с наступлением зимнего периода, обычно наблюдается в середине октября при температуре почвы 2—4°.

При этом конус нарастания всех корневых окончаний обволакивается пробковым футляром; у ростовых, кроме этого, отмирает первичная кора, а клетки эндодермы подвергаются сплошному опробковению.

У сосуще-ростовых и сосущих первичная кора остается живой, а в эндодерме обычно сохраняются неопробковевшие пропусковые клетки.

## О Б С У Ж Д Е Н И Е Р Е З У Л Ь Т А Т О В

В предыдущих работах (Салаяев, 1958, 1959, 1962) уже упоминалось о том, что у сосны и ели, помимо типичных ростовых и сосущих корневых окончаний, были обнаружены еще окончания промежуточных типов. В связи с этим в упомянутых работах была применена более подробная классификация корневых окончаний на ростовые быстрорастущие, ростовые медленно растущие, сосуще-ростовые и сосущие.

Данные настоящей работы показывают, что у лиственницы обнаруживаются те же общие закономерности как в морфологии и анатомии корневых окончаний, так и в характере формирования микориз. Благодаря этому к лиственнице может быть применена приведенная выше классификация с подразделением корневых окончаний на 4 типа. Морфолого-анатомические признаки этих 4 типов корневых окончаний изложены в соответствующем разделе статьи. Из деталей анатомического строения корневых окончаний лиственницы обращают внимание найденные в центральном цилиндре тяжи, содержащие дубильные вещества. Характерно, что эти структуры специфичны лишь для ростовых и сосуще-ростовых окончаний и не встречаются в сосущих. Из шести исследованных видов древесных пород таежной зоны они были найдены только в ростовых окончаниях ели и лиственницы. По-видимому, эта особенность вызвана спецификой обмена веществ у этих двух видов. Известно, что ель и лиственница отличаются большой способностью к синтезу дубильных веществ, которые в значительных количествах откладываются в их коре.

Дальнейшее изучение этих структур с целью установления их физиологической роли представляет несомненный интерес.

Как уже отмечалось в обзоре литературы, сведения о ходе формирования микориз отличаются большой противоречивостью.

Настоящие исследования, а также данные, полученные ранее для сосны (Салаяев, 1958), ели (Салаяев, 1959) и березы (Салаяев, 1962), показывают, что в условиях таежной зоны у всех упомянутых пород сосущие окончания имеют сплошной грибной чехол, который покрывает корневые окончания на протяжении всего периода их жизни. При возобновлении роста корневого окончания возобновляет рост и грибной чехол. Таким образом, короткие сосущие корешки растут, находясь все время под покровом грибного мицелия. На примере сосущих окончаний особенно отчетливо вырисовывается последовательность формирования микориз. Вновь выросшее корневое окончание вначале покрывается плотным грибным чехлом. Сеть Гартига появляется позднее, причем ее распространение начинается с более «старых» участков коры, находящихся в базальной части корневого окончания. При ослаблении роста корня сеть Гартига «догоняет» в своем распространении конус нарастания и вновь отстает при возобновлении интенсивного роста.

Наблюдаемый процесс формирования микориз не согласуется с данными Н. В. Лобанова (1953), который указывает на формирование микориз в обратной последовательности. По-видимому, в условиях г. Брянска этот процесс носил иной характер благодаря иным климатическим условиям и, возможно, иным видам грибов, участвующих в микоризообразовании.

Проведенные исследования убедили также в правильности представлений о многолетнем характере микориз. Микоризы являются образованиями, функционирующими и возобновляющими рост в течение ряда лет. Мнение об эфемерности микориз, высказываемое в работах Макардля (McArdle, 1932), Макдугала (McDougal, 1914), а также в недавно вышедшей книге Пошона и де Баржака «Микробиология почвы», по-видимому, является ошибочным.

Существующее в литературе мнение о том, что все ростовые окончания корней не образуют микориз, оказалось не вполне применимым к ростовым окончаниям некоторых широко распространенных древесных пород. На многих ростовых окончаниях сосны, ели и лиственницы обнаружены микоризы. Точно так же и у березы многие окончания осевых проводящих корней являются микоризными.

В применении к этим породам можно говорить лишь о различной интенсивности формирования микориз в зависимости от быстроты роста корневых окончаний. В соответствии с этим не формируют микориз только наиболее мощные и быстрорастущие ростовые окончания. Ростовые окончания, имеющие меньшую интенсивность роста, заражаются микоризными грибами, степень развития которых находится в обратной зависимости от быстроты роста корней. У одних окончаний микоризные структуры имеются только в базальной части, у других грибной чехол покрывает значительную часть корневого окончания, оставляя свободным только кончик корня. В случае еще более медленного роста грибной мицелий покрывает поверхность корневого окончания целиком, как это имеет место у окончаний сосуще-ростового типа.

Результаты работы Робертсона (Robertson, 1954) также свидетельствуют о том, что ростовые окончания сосны способны заражаться микоризными грибами и формировать микоризу. Сопоставление наших данных с данными Робертсона, полученными в других условиях и даже на другом континенте, позволяют сделать вывод о том, что формирование микориз на ростовых окончаниях — явление достаточно распространенное у древесных пород.

В связи с изучением динамики формирования микориз интересно рассмотреть условия, влияющие на процесс микоризообразования.

Главнейшим фактором, привлекающим гифы микоризных грибов, являются, очевидно, корневые выделения. Работами Мелина (Melin, 1954) показано, насколько присутствие корневых окончаний стимулирует рост гриба в чистой культуре.

Из работ, посвященных изучению корневых выделений, известно, что в состав их входят большое количество аминокислот, фосфатиды, углеводы, а также биологически активные вещества типа тиамин, биотин и др. (Машковцев, 1934; Сабинин, 1940; Winter u. Rümker, 1952, и др.). Становится ясным, что благодаря выделяемым сахарам и аминокислотам корни являются весьма сильным хемотаксическим фактором для грибов и бактерий.

Гетеротрофность грибов в отношении многих органических продуктов, в том числе сахаров, аминокислот и некоторых витаминов, объясняет стремление грибного мицелия к образованию плотного чехла, обволакивающего молодые и свежие участки корней — корневые окончания.

Впоследствии контакт между гифами гриба и корневым окончанием становится теснее: отдельные гифы проникают между клетками первичной коры и разветвляются там, формируя сеть Гартига.

Результаты настоящей работы указывают на тесную зависимость между формированием микориз и быстротой роста корневых окончаний. Эта зависимость выражается не только в том, что интенсивность микоризообразования уменьшается с увеличением скорости роста корневых окончаний. Она не менее ясно видна и у каждого сосущего корешка на примере последовательности формирования микориз. Выше уже обращалось внимание на то, что гифы сети Гартига распространяются во всей толще первичной коры лишь в периоды замедления или прекращения роста корневых окончаний. Во время интенсивного роста они никогда не заходят в зону, близко расположенную к конусу нарастания, равно, как никогда не стремятся проникнуть в меристематические ткани. Это явление наводит на мысль о возможном продуцировании точкой роста специфических биологически активных веществ, которые препятствуют внедрению грибных нитей в участки с достаточно большой концентрацией этих веществ. В одной из последних наших работ (Салаяев, 1962) высказывается предположение о том, что одним из таких веществ, возможно, является  $\beta$ -индолилуксусная кислота, содержащаяся в значительных количествах в кончиках корней. О том, что повышенные концентрации ИУК ингибируют рост грибного мицелия, известно из работы Ротера (Rother, 1954).

Имеются также данные, не подтверждающие высказанную гипотезу. В работах Сланкиса (Slankis, 1957) высказывается мнение о том, что микоризные грибы сами продуцируют достаточно высокие концентрации ауксинов, которые тормозят рост корней. Тем не менее мы считаем необходимым подвергнуть экспериментальной проверке вопрос о возможном выделении точкой роста веществ, ингибирующих рост грибного мицелия. Вполне возможно, что внедрению гриба в меристематические ткани препятствуют не ауксины, а другие вещества, находящиеся в апикальных частях корешков. Некоторые данные в этом отношении имеются в работе Шонбека (Schönbeck, 1958), который обнаружил в верхушках корней овса вещества типа глюкозидов, которые угнетали рост некоторых грибов.

В структуре микоризных образований пока еще много неясного. Неясно, например, почему при симбиотических взаимоотношениях грибные нити обильно проникают в первичную кору и не проходят в центральный цилиндр, в котором накапливаются большие количества углеводов, так необходимых микоризному грибу. Можно лишь высказать предположение также и по вопросу о том, почему грибные нити большей частью распространяются между стенками клеток, не заходя внутрь, и почему в то же время при эндотрофной микоризе внутреннее распространение эндوفита является преобладающим. Обусловлено ли это спецификой обмена веществ высших растительных компонентов или только видовыми особенностями грибов?

Современное развитие методов физиологии и биохимии, позволяющих изучать обмен веществ в клетке, очевидно, приблизит разрешение многих вопросов, касающихся сущности взаимоотношений при микотрофии.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Г о р б у н о в а Н. П. (1951). Эндотрофная микориза некоторых видов клена. Бюлл. МОИП, сер. биол., 56, 6.
- Г о р б у н о в а Н. П. (1955). Анатомическое строение микориз растений. Тр. конф. по микотрофии раст., Изд. АН СССР, М.
- З г у р о в с к а я Л. Н. (1958). Анатомо-физиологические исследования всасывающих, ростовых и проводящих корней древесных пород. Тр. Инст. леса АН СССР, 11.

- Иванов Л. А. (1916). Об анатомическом строении корневых окончаний у сосны. Изв. СПб. лесн. инст., 30.
- Келли А. П. (1952). Микотрофия у растений. ИЛ, М.
- Красовская И. В. (1952). Разработка приемов заражения корневой системы дуба микоризой в засушливых условиях Саратовской области. Уч. зап. Саратовск. унив., 29.
- Лобанов Н. В. (1949). Формирование микориз на корнях деревьев в течение вегетационного периода. ДАН СССР, 64, 4.
- Лобанов Н. В. (1953). Микотрофность древесных растений. Изд. «Сов. наука», М.—Л.
- Машковцев М. Ф. (1934). Материалы к изучению изреживания всходов риса. Тр. Центр. опытн. рис. станции, 6.
- Науомов Н. А. и В. Е. Козлов. (1954). Основы ботанической микротехники. Изд. «Сов. наука», М.
- Пошон Ж. и Г. де Баржак (1960). Микробиология почвы. ИЛ, М.
- Рейнер М. и В. Н. Джонс. (1949). Роль микориз в питании деревьев. ИЛ, М.
- Сабинин Д. А. (1940). Минеральное питание растений. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Саляев Р. К. (1954). О влиянии временного застоя воды на микоризу сосны и ели. Техн. инф. Ленингр. лесотехн. акад., 27.
- Саляев Р. К. (1958). Анатомическое строение корневых окончаний взрослой сосны и ход формирования на них микориз. Бот. журн., 43, 6.
- Саляев Р. К. (1959). Анатомическое строение корневых окончаний и ход формирования микориз ели. Изв. Карельск. и Кольск. фил. АН СССР, 3.
- Саляев Р. К. (1962). О строении корневых окончаний и формирования микориз у березы бородавчатой. Юбил. сб. по физиол. древесн. раст., посвящ. 90-летию Л. А. Иванова, Изд. АН СССР, М.
- Трубецкова О. М. и О. Б. Михалевская. (1955). О сезонности развития микориз дуба. Тр. конф. по микотрофии раст., Изд. АН СССР, М.
- Вакши В. К. (1957). Occurrence of mycorrhizae on some Indian conifers. Mycol., 49, 2.
- Dominiak T. (1937). Badania nad mycorrhiza niek torzych ob cych drzew w Polsce. Roczn. Nauk. Rolnicz. i Leśn., 41, 44—46.
- Frank A. (1888). Über die physiologische bedeutung der Mycorrhiza. Ber. deutsch. Bot. Ges., 6.
- Hartig R. (1886). Über symbiotische Erscheinungen im Pflanzenleben. Bot. Centralblatt, 25.
- McArdle A. (1932). The relation of mycorrhizae to conifer seedlings. J. Agric., Res., 44, 4.
- McDougal W. (1914). On the mycorrhizae of forest trees. Amer. J. Bot., 1.
- McDougal W. and J. Jacobs. (1927). Tree mycorrhizae from the central Rocky Mountain region. Amer. J. Bot., 14, 2.
- Masui K. (1927). A study of the ectotrophic mycorrhizae of woody plants. Mem. Coll. Sci. Kyoto Imp. Univ., 3.
- Melin E. (1921). Mycorrhizae of Pinus silvestris and Picea. J. Ecol., 9.
- Melin E. (1923). Experimentelle Untersuchungen über die Birken und Espen mycorrhizae um ihre Pilzsymbionten. Sv. Bot. Tidskr., 17.
- Melin E. (1954). Influence of root-metabolites on the growth of tree mycorrhizae fungi. Phys. Plantarum, 7, 4.
- Möller H. (1890). Beitrag zur Kenntniss der Frankia subtilis Brunchorst. Ber. deutsch. Bot. Ges., 8.
- Rayner M. (1934). Mycorrhizae in relation to Forestry. Forestry, 8.
- Robertson N. (1954). Studies on the mycorrhizae of Pinus silvestris. New Phytol., 53, 2.
- Rother W. (1954). Einfluss von  $\beta$ -Indolyllessigsäure und wasserlöslichen Wirkstoffen des Mais-Scutellums auf Keimung und Wachstum von Phycomyces Blakesleeanus. Arch. Mikrobiol., 20, 1.
- Schönbeck F. (1958). Untersuchungen über den Einfluss von Wurzelausscheidungen auf die Entwicklung von Bodenpilzen. Naturwiss., 45, 3.
- Slankis V. (1957). The role auxin and other exudates in mycorrhizal symbiosis of Forest trees. In: Symp. on the physiol. of forest trees, N. Y.
- Winter A. und K. Rümker. (1952). Humus und Pflanze. Orion.