

3. Ф. СЫЧЕВА

ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ МЕСТООБИТАНИЯ НА ХАРАКТЕР ЭКТОТРОФНОЙ МИКОРИЗЫ У НЕКОТОРЫХ РАСТЕНИЙ

Микотрофное питание растений — явление широко распространенное. Однако проблема микотрофии, несмотря на значительное количество работ в этой области, до последнего времени окончательно не решена. Еще не выяснена до конца сущность взаимоотношений микоризообразующего гриба и растения. Также малочисленны в литературе данные по экологии микоризы. Большинство исследователей образование микоризы связывают с наличием в почве того или иного количества перегноя. Одни считают, что микориза лучше развита на перегнойных почвах; на песчаных почвах она слабо развита или совсем отсутствует (Костычев, 1898; Вильямс, 1947); другие исследователи считают, что микориза развита на минеральных почвах и отсутствует на перегнойных (Möller, 1908); наконец, третьи (Келли, 1952) считают, что микориза образуется всюду, где корни растений находятся в контакте с соответствующими грибами — микоризообразователями. Довольно подробные сведения относительно распространения эндотрофной микоризы в зависимости от условий местообитания были даны еще Шлихтом (Schlicht, 1889), который полагал, что на перегнойных почвах всегда имеет место микотрофное питание, если эти растения не паразиты или полупаразиты. На типичных же песчаных почвах растения всегда лишены микоризы.

Из более поздних работ, затрагивающих вопросы распространения эндотрофной микоризы в зависимости от окружающей среды, следует отметить работу Азай (Asai, 1934), который считал, что на образование микоризы прежде всего влияет систематическое положение растения. Некоторые виды растений во всех местообитаниях немикотрофны. Различные факторы среды, за исключением воды, на микоризообразование не влияют. Микориза может встречаться в самых контрастных и крайних по характеру условиях. Только растения, проросшие в воде, не имеют микоризы, хотя на почве ее легко образуют. Распространение микоризы не всегда зависит от количества гумуса в почве. Растения на песчаных почвах, почти лишенных гумуса, так же обильно снабжены микоризой, как и растения, выросшие на хорошо гумусированных почвах.

Таким образом, относительно экологии эндотрофной микоризы сведения очень противоречивы.

Характер эктотрофной микоризы у растений в условиях различных местообитаний изучен также недостаточно. Влияние внешних условий на развитие микоризы у сосны и ели, а также изменение характера микоризы у этих лесных пород в различных типах шведских лесов довольно подробно были исследованы Мелином (Melin, 1923) и Бьоркманом (Bjorkman, 1942), которые рядом умело поставленных экспериментов с культурами сосны и ели доказали, что количество гумуса в почве оказывает существенное влияние на образование микориз. Самая большая встре-

чаемость микоризы у этих культур отмечена авторами в богатых «гав»-гумусом (сырым гумусом) лесах-зеленомошниках. В такого типа лесах почвы сухие, разложение органических остатков идет медленно, без последующей нитрофикации. Азот в почве представлен в форме сложных аммиачных соединений или аминокислот. В такой форме азот непосредственно высшим растениям трудно доступен и они могут существовать только при наличии микоризы.

Кроме перечисленных выше двух работ по экологии эктотрофной микоризы, имеются данные о благоприятном влиянии временного застоя поверхностных вод на микоризу сосны и отрицательном влиянии этого явления на микоризу ели (Салаяев, 1954).

Вышеприведенными работами сведения по экологии эктотрофной микоризы почти исчерпываются. Такие важные экологические факторы, как влажность местообитания и связанные с ней аэрация почвы и степень разложения органических остатков и влияние этих факторов на формирование и морфологию эктотрофной микоризы, исследованы мало. Нам также неизвестны работы, касающиеся встречаемости эктотрофной микоризы у ряда древесных пород и травянистых растений.

В связи с этим и были поставлены следующие задачи: 1) выявить, насколько широко распространен микотрофный тип питания среди местной дикорастущей флоры; 2) проследить влияние экологических условий на распространение микоризы, а также на морфологические и анатомические особенности корней микотрофных растений.

Всего было исследовано 162 вида растений, принадлежащих к 54 различным семействам. Эктотрофная микориза обнаружена только у 16 видов (Сычева, 1955).

В настоящей работе мы касаемся только растений, у которых нами обнаружена эктотрофная микориза. Распространение и характер эндотрофной микоризы были уже частично описаны ранее (Сычева, 1955). Сбор материала проводился в северных и средних районах Карельской АССР в различных растительных сообществах. Виды с широкой экологической амплитудой (сосна, ель, береза) изучались в нескольких местообитаниях, различных по степени влажности и разложению органических остатков.

Особенности анатомического строения микоризных корней изучались на анатомических срезах толщиной 7—10 мк, сделанных с помощью микротомы. Для изучения микоризы у того или иного вида растения исследовались по меньшей мере три экземпляра этого вида, взятые из одинаковых экологических условий. Приготавливались серии срезов корней этих растений, на основании которых судили о характере микоризы у данного вида. Такой метод исследования позволяет уловить наиболее характерное строение корней в данных экологических условиях, однако не исключено, что наравне с описанными особенностями, хотя и реже, может встретиться и иное строение микоризных корней, характерное для другого местообитания.

С о с н а (*Pinus silvestris* L.). Анатомическое строение микоризных окончаний у сосны неоднократно описано рядом исследователей. В данном сообщении мы отметим только особенности строения микоризных корней, которые нам удалось наблюдать в различных экологических условиях.

Морфологическое и анатомическое строение всасывающих корней было исследовано у подростка в возрасте 5—10 лет, взятого из нескольких местообитаний, различных по степени влажности и содержанию органического вещества в почве. Всюду была отмечена эктоэндотрофная микориза. Однако количество микоризных окончаний, характер ветвления их, толщина и характер грибного чехла в различных условиях неодинаковы.

У подростка сосны, укореняющегося в трещинах скалы, т. е. в сухих слаборазложившихся растительных остатках, микоризные окончания немногочисленны, почти не ветвятся (рис. 1, 1); толщина грибного чехла 9—15 мк, сеть Гартига распространяется до центрального цилиндра. Такого рода «простые» микоризные окончания Бюркман (Bjorkmann, 1942) считает наиболее характерными для сосняка верескового.

У подростка сосны, укореняющегося во влажной, богатой неразложившимися органическими остатками лесной подстилке в сосняке-зеленомошнике или на гниющей древесине, микоризные окончания встречаются

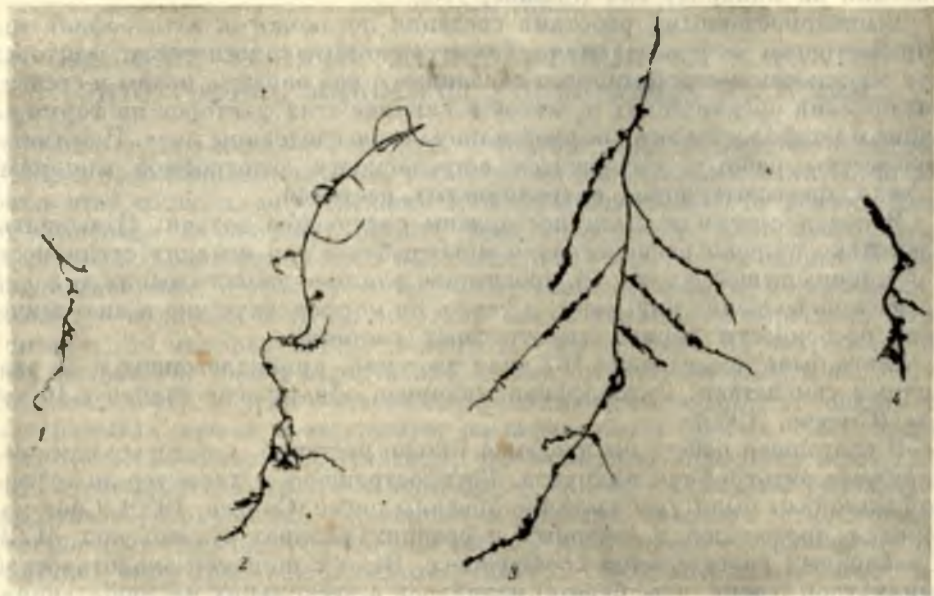


Рис. 1. Характер микоризных окончаний у сосны в различных экологических условиях.

1 — в сосняке скальном лишайниковом, в перегнойно-землистой массе, заполняющей трещину горной породы; 2 — в сосняке-зеленомошнике, в гниющей древесине; 3 — в сосняке скальном лишайниковом, в очень тонком слое перегноя под лишайником; 4 — в верхних слоях прибрежных сухих песков.

в умеренном количестве; в результате дихотомического ветвления они образуют «вилочки» и «грозди» (рис. 1, 2); с поверхности покрыты грибным чехлом псевдопаренхиматического строения; гифы, образующие сеть Гартига, проникают до центрального цилиндра.

У подростка, укореняющегося в сильно перемытых песках или простирающего свои корни по поверхности горной породы, где также незначительное количество органического вещества, микоризные окончания сильно ветвятся и образуют «клубеньковую» (рис. 1, 3) или коралловидную (рис. 1, 4) микоризы; грибной чехол достигает иногда значительной толщины (до 100 мк) и состоит из рыхло расположенных обособленных гиф.

Характер микоризы у сосны, выросшей на сфагновом болоте, варьирует в зависимости от степени влажности. На границе болота или на повышениях — кочках — у сосны встречаются вильчатые и гроздевидные микоризные окончания, которые большей частью располагаются в верхних слоях сфагнума. В более глубоких слоях сфагнума корни слабо ветвятся и лишены микоризных окончаний.

Таким образом, с уменьшением влажности субстрата и запаса органических веществ в нем у сосны наблюдается более сильное ветвление мико-

ризных окончаний, а также увеличивается толщина грибного чехла, и он утрачивает свое псевдопаренхиматическое строение. В избыточно увлажненных, слабоаэрируемых местообитаниях микориза почти отсутствует.

Ель (*Picea excelsa* Link.). Во всех исследованных местообитаниях у ели отмечена эктоэндоотрофная микориза. Микоризные окончания расположены на боковых корнях последнего порядка в виде «елочки».

При укоренении ели во влажной подстилке в ельнике-зеленомошнике микоризные окончания длинные, имеют характерное перистое расположение — «елочку» — и тонкий поверхностный грибной чехол толщиной 10—15 мк. Сеть Гартига присутствует только в наружных слоях клеток коры.

В тех случаях, когда ель встречается на сфагновом болоте, в верхних слоях сфагнума микоризные окончания более короткие, иногда сильно



Рис. 2. Характер микоризных окончаний у березы карликовой в различных экологических условиях.

1 — в верхних слоях прибрежного песка; 2 — на песчаной осыпи; 3 — в сосняке липайниковом скальном, в перегнойно-землистой массе, заполняющей трещину горной породы; 4 — в сосняке сфагновом на возвышении — кочке; 5 — в сосняке сфагновом в понижении — мочажине.

сближенные друг с другом в плотные шаровидные образования. Грибной чехол достигает 20—35 мк толщины. Внутри корня гифы гриба распространяются до центрального цилиндра.

На песчаных почвах микоризные окончания короткие, сильно ветвятся и не имеют характерного расположения в виде «елочки», грибной чехол значительной толщины (20—25 мк), сеть Гартига достигает центрального цилиндра.

Следовательно, у ели на субстратах бедных и влажных, со слабым разложением органических остатков (сфагновое болото), а также бедных и сухих (песчаные почвы) рост в длину микоризных корней сильно ограничен, а поверхностный грибной чехол и внутренняя грибная инфекция наиболее сильно развиты.

Береза пушистая (*Betula pubescens* Ehrh.) и **береза карликовая** (*Betula nana* L.). Оба эти вида имеют эктоэндоотрофную микоризу и очень сходны в отношении морфологического и анатомического строения микоризных окончаний.

В условиях сухих слабогумусированных субстратов (приозерные пески, прибрежная песчаная осыпь) микоризные окончания многократно ветвятся и имеют равномерную толщину (рис. 2, 1 и 2). В условиях большого содержания слаборазложившихся органических веществ в почве и при повышенном увлажнении (сфагновое болото, мочажина, иногда в трещинах скал) микоризные окончания не ветвятся, булавовидно утолщаются (рис. 2, 3—5). Булавовидные утолщения корней являются результатом

сильного увеличения наружного слоя клеток коры в радиальном направлении. В этих «радиальных» клетках отмечено наличие сети Гартига и внутриклеточных гиф (рис. 3). Иногда при очень влажном местообитании радиальные клетки заполнены дубильными веществами.

В условиях недостатка влаги в почве грибной чехол толще и состоит из рыхло расположенных гиф. Внутренняя грибная инфекция распространяется иногда по всей коре. На умеренно увлажненных почвах поверхностный грибной чехол более тонкий и плотный. Внутриклеточный мицелий и сеть Гартига имеются только в наружных клетках коры.

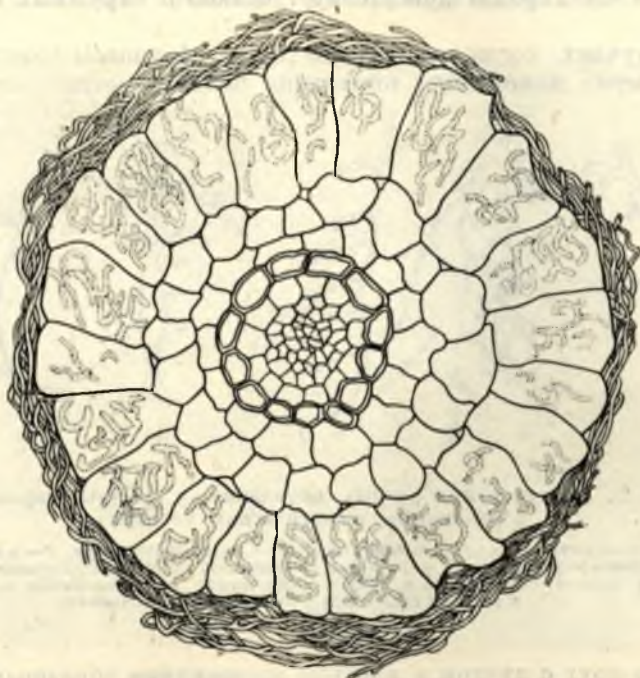


Рис. 3. Поперечный срез булабовидно утолщенного микорризного окончания березы пушистой. Корни собраны в сосняке сфагновом.

Сем. и в о в ы е (*Salicaceae*). Были исследованы три вида ивы. Характерный поверхностный грибной чехол на всасывающих корнях, а также сеть Гартига нам удалось обнаружить только у одной формы, видовой принадлежность которой не установлена. У ивы пепельной (*S. cinerea* L.) и ивы лапландской (*S. lapponum* L.) микорриза не обнаружена.

О с и н а (*Populus tremula* L.). Всасывающие корни имеют морфологию, характерную для микорризных окончаний. Они укорочены, на концах притуплены и вильчато разветвлены, с поверхности покрыты плотным грибным чехлом. Иногда можно наблюдать сеть Гартига.

Т о л о к н я н к и (*Arctostaphylos ova-ursi* Spr. и *Arctous alpina* L.). Принадлежат к семейству вересковых. По литературным данным, представители семейства вересковых имеют эндотрофную микорризу. Виды толокнянки, по нашим данным, являются исключением и имеют характерную эктоэндотрофную микорризу.

Толокнянка альпийская — растение, свойственное области тундр. В нашей республике она встречается в северных районах на обнажениях коренных пород; укореняется в трещинах скал, заполненных полуразложившимися растительными остатками, перемешанными с продуктами

выветривания горной породы. На опробковевших темных боковых корнях находятся несколько утолщенные, притупленные на концах микоризные окончания. Последние покрыты грибным чехлом толщиной 18—22 мк

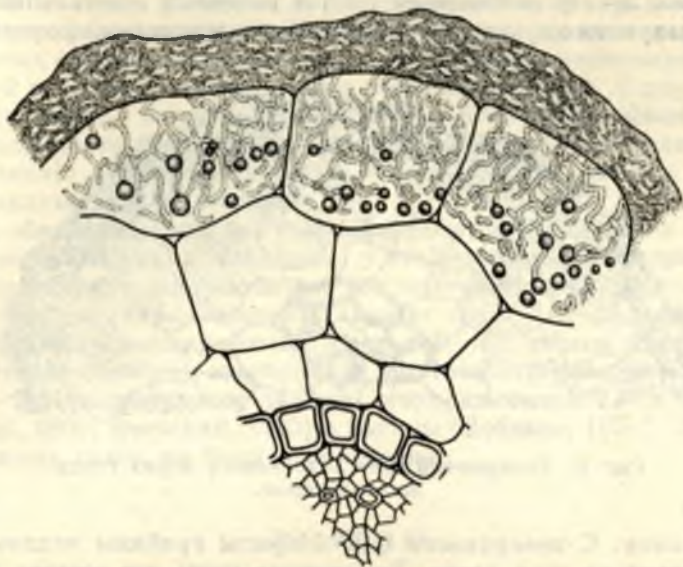


Рис. 4. Поперечный срез микоризного окончания толокнянки альпийской.

псевдопаренхиматического строения, состоящим из сильно переплетенных и ослизненных гиф. Клетки наружного слоя коры крупные, заполнены гифами. Иногда в этих же клетках можно видеть крупные капли дубильных веществ (рис. 4).

Толокнянка лекарственная встречается преимущественно на освещенных местах, вырубках на месте сосняка лишайникового. Корни распространяются в горизонте *Б* и имеют строение, характерное для микоризных окончаний. Они укорочены, утолщены и покрыты поверхностным грибным чехлом. В клетках наружного слоя коры гифы образуют вокруг ядра плотные клубки и нередко заполняют всю полость клетки (рис. 5). У этого же вида, собранного с передуваемых песков, отмечено большое количество микоризных окончаний. Гифы проникают не только в наружные, но и во внутренние слои клеток.

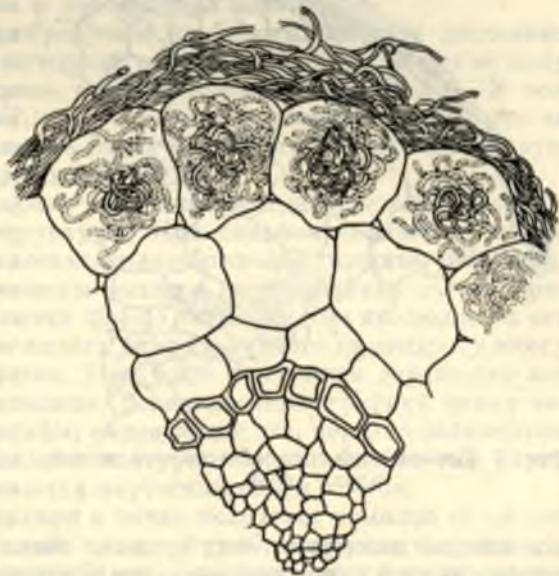


Рис. 5. Поперечный срез микоризного окончания толокнянки лекарственной. Корни собраны в подзолистом горизонте сосняка лишайникового.

Сем. гречишные (*Polygonaceae*). Травянистые растения, как правило, имеют эндотрофную микоризу. Только у двух травянистых растений из этого семейства нами обнаружена характерная эктоэндотроф-

ная микориза. У вида *Polygonum amphybium* L., принадлежащего к этому же семейству, но обитающего в воде, микориза не обнаружена.

Гор е ц ж и в о р о д я щ и й (*Polygonum viviparum* L.). В условиях суходольного луга у растения на тонких конечных ответвлениях боковых корней образуются характерные темные притупленные на концах микориз-

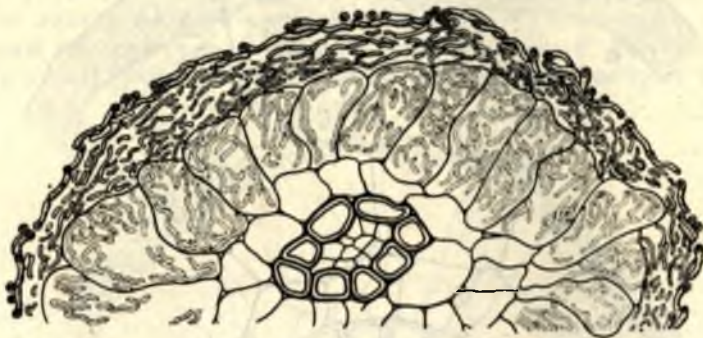


Рис. 6. Поперечный срез микоризного корня горца живородящего.

ные окончания. С поверхности они покрыты грибным чехлом, который иногда состоит из двух слоев. Внутренняя часть его состоит из светлых сильно переплетенных гиф, которые снаружи оплетены темными толстыми гифами. Вследствие этого микоризные окончания приобретают темную окраску. Кора

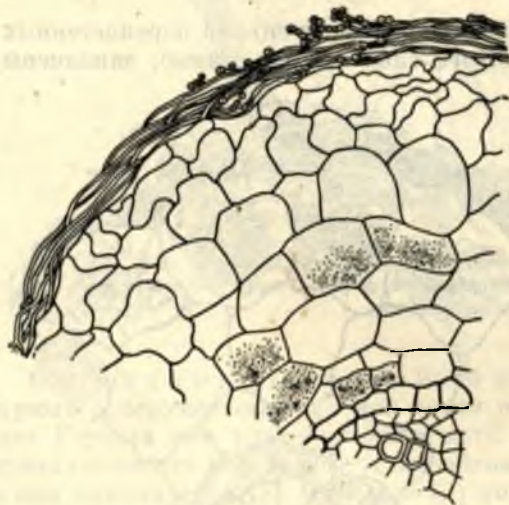


Рис. 7. Поперечный срез микоризного корня ольхи серой.

корня двухслойная. Клетки наружного слоя коры вытянуты в радиальном направлении и заполнены гифами (рис. 6). Большое количество поверхностных гиф и большая толщина грибного чехла отмечена у растений, растущих на умеренно увлажненном суходольном лугу. На сильно увлажненном заболоченном лугу уменьшается толщина чехла и количество поверхностных ризосферных гиф.

О л ь х а с е р а я (*Alnus incana* Mnch.). Известно, что на корнях ольхи образуются «гроздевидные» или «коралловидные» наросты, или, как

их иногда называют, «клубеньки», возникающие в результате гипертрофии тканей корня под влиянием жизнедеятельности актиномицета, поселяющегося на нем. Помимо таких образований, мы обнаружили у ольхи характерную эктотрофную микоризу. Микоризные окончания одиночные, реже разветвленные, расположены на концах очень тонких ответвлений корней. С поверхности такие окончания покрыты грибным чехлом. Сеть Гартига обнаружить не удалось (рис. 7). «Клубеньки» же располагаются на более толстых корнях в основании ответвлений боковых корней. На тонких корнях клубеньки не встречаются.

У некоторых растений эктотрофная микориза обнаружена нами одновременно с характерной эндотрофной микоризой (рябина, малина, можжевельник). У таких растений в одних экологических условиях встречается эндотрофная микориза. Морфологическое строение всасывающих корней в этих случаях не изменяется. Они обладают равномерной длиной и толщиной и большей частью имеют корневые волоски. В других экологических условиях у этого же растения образуется эктотрофная микориза. Всасывающие корни приобретают морфологию, характерную для микоризных окончаний: они укорочены, на концах полусферически округлены и иногда дихотомически ветвятся.

Грибы, образующие эти два типа микоризы, принадлежат к различным систематическим группам. Очевидно, у этих растений нет строго избирательной способности по отношению к грибу-симбионту, поэтому образование того или иного типа микоризы зависит от того, какой гриб-микоризообразователь есть в окружающей среде. В некоторых местообитаниях у этих растений отмечены эндотрофная и эктоэндотрофная микоризы одновременно. По литературным данным, микоризы имеются у можжевельника (Stahl, 1900; Ячевский, 1933) и рябины (Лобанов, 1951). Для малины микотрофность ранее не была установлена.

ВЫВОДЫ

1. Эктотрофная микориза в растительном покрове Карелии распространена значительно меньше, нежели эндотрофная, преимущественно у древесных. У трав и кустарничков эктотрофная микориза отмечена лишь у единичных видов (толокнянки, гречишные). Кустарникам свойственна как эктотрофная, так и эндотрофная микориза.

2. Эктотрофная микориза образуется на боковых корнях последнего порядка, которые имеют ограниченный рост в длину, притупленные полусферические концы, равномерное или булавовидное утолщение. У всех растений (деревья, кустарники, травы) корни, на которых образуется эктотрофная микориза, в результате дихотомического ветвления образуют вильчатую или коралловидную микоризу.

3. На поверхности микоризных окончаний всегда имеется грибной чехол различной толщины и структуры. При сильном заражении корней поверхностный грибной чехол достигает значительной толщины (до 100 мк), а слагающие его гифы расположены рыхло и не утрачивают своих первоначальных контуров. При наличии такого чехла обычно наблюдается сеть Гартига, распространяющаяся вплоть до центрального цилиндра, а иногда гифы проникают и внутрь клеток. При более умеренном заражении корней микоризные окончания гладкие, поверхностный грибной чехол значительно тоньше и плотнее, а гифы, образующие его, нередко ослизняются и утрачивают свои первоначальные контуры. Проникновение гиф внутрь корня в этом случае ограничивается наружным слоем клеток.

4. Количество влаги и перегноя в почве оказывает влияние на степень ветвления микоризных окончаний, толщину грибного чехла и степень заражения тканей корня гифами гриба, что, по-видимому, зависит от соотношения активности обоих симбионтов, которая в свою очередь зависит от внешних условий.

На умеренно увлажненных, хорошо дренированных почвах, с толстым слоем значительно разложившихся органических веществ лесной подстилки (в сосняках-зеленомошниках, ельниках приручейных, на торфянисто-перегнойной массе в трещинах скал) микоризные окончания встречаются в умеренном количестве. Чаще они одиночные, иногда вильчато разветвлены. Поверхностный грибной чехол умеренной толщины, очень

плотный, часто псевдопаренхиматической структуры, состоит из ослизненных гиф. Внутренняя инфекция ограничена наружным слоем клеточек.

На очень сухих и бедных органическими веществами почвах (песчаные почвы, примитивные почвы под лишайниковым покровом на скалах) отмечено сильное ветвление микоризных окончаний и очень ограниченный их рост в длину. Поверхностный чехол достигает значительной толщины и состоит из рыхло переплетенных гиф. Внутрь тканей гифы проникают обильно во все слои клеток, вплоть до центрального цилиндра.

В условиях торфянистых сильно увлажненных субстратов (сфагновые болота) в верхних слоях торфа корни сильно разветвлены и покрыты толстым грибным чехлом. В более глубоких слоях торфа ветвление корней очень слабое, микоризные окончания малочисленны, гифенный чехол очень тонкий; микориза слабо развита.

ЛИТЕРАТУРА

- Вильямс В. Р. (1947). Почвоведение с основами земледелия. Сельхозгиз, М.
Келли А. П. (1952). Микотрофия у растений. ИЛ, М.
Костычев П. А. (1898). Почва, ее обработка и удобрения. СПб.
Лобанов Н. В. (1951). Микотрофность главнейших древесных и кустарниковых пород в условиях европейской части СССР. Агробиол., 4.
Салеев Р. К. (1954). О влиянии временного застоя воды на микоризу сосны и ели в Охтенском лесхозе. Техн. информ. лесотехн. акад. им. Кирова по итогам науч.-исслед. работ 1953—1954 гг., 27.
Сычева З. Ф. (1955). Влияние условий среды на характер микоризы у некоторых травянистых растений. Тр. К.-Ф. фил. АН СССР, 3.
Ячевский А. А. (1933). Основы микологии. Сельхозгиз, М.—Л.
Asai T. (1934). Über das Vorkommen und Bedeutung der Wurzelpilze in den Landpflanzen. Japan J. Bot., 7.
Bjorkmann E. (1942). Über die Bedeutung der Mykorrhizabildung die Kiefer und Fichte. Simb. Cot. Uppsala, 6.
Melin E. (1923). Ökologie der Mykorrhiza von *Pinus silvestris* L. und *Picea excelsa* L. Mycol. Untersuch. Ber. von R. Falch, 2.
Möller A. (1908). Über der Wurzelbildung der ein- und zweijährigen Kiefer im Mörkischensandboden. Zeitschr. für Forst- und Jagawessen, 35, 4.
Schlicht A. (1889). Über Verbreiten und Bedeutung der endotrophen Mykorrhiza. Landwirtschaft, Jahrb. von Thiel, 4.
Sthal E. (1900). Der Sinn Mykorrhizenbildung. Jahrbuch f. wissenschaft. Bot., 34.