

БЮЛЛЕТЕНЬ
МОСКОВСКОГО ОБЩЕСТВА
ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ

Основан в 1829 году

ОТДЕЛ БИОЛОГИЧЕСКИЙ

Том 118, вып.1 **2013** Январь – Февраль

Выходит 6 раз в год

BULLETIN
OF MOSCOW SOCIETY
OF NATURALISTS

Published since 1829

BIOLOGICAL SERIES

Volume 118, part 1 **2013** January – February

There are six issues a year

ИЗДАТЕЛЬСТВО МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

УДК 581.557.24

ПРОВЕРКА ГИПОТЕЗ О РАЗЛИЧИИ РАЗМЕРОВ КОРНЕЙ В СВЯЗИ С ТИПОМ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СТРАТЕГИИ И МИКОРИЗНЫМ СТАТУСОМ ВИДОВ РАСТЕНИЙ

Д.В. Веселкин, А.А. Бетехтина

На массиве оценок для 61 вида травянистых покрытосеменных проверены гипотезы о связи размерных признаков строения корней растений (1) с типом экологической стратегии Раменского–Грайма и (2) с микоризным статусом. Особенности строения корней сильно зависят от микоризного статуса растений и не связаны с типом экологической стратегии Раменского–Грайма. У микоризных видов растений по сравнению с немикоризными в 1,7–2,0 раза больше общий диаметр корней (квартили распределений соответственно 220–315 и 105–180 мкм) и в 1,2–1,3 раза больше доля первичной коры (соответственно 91–96 и 67–92%).

Ключевые слова: травянистые растения, корни, экологические стратегии, арбускулярные микоризы, микоризные растения, немикоризные растения.

Система представлений о типах экологических стратегий Раменского–Грайма (Раменский, 1971; Grime et al., 1988) позволяет предельно обобщенно характеризовать способы адаптации растений к внешним условиям (Работнов, 1985; Миркин и др., 1999). Принадлежность к одной из основных стратегий – конкурентам или виолентам (С), стресс-толерантам или пациентам (S), рудералам или эксплерентам (R) – хорошо детерминирует как экофизиологические свойства растений, так и их позиции в сообществах и сукцессионных сменах (Раменский, 1971; Работнов, 1985; Усманов, 1986, 1987; Grime et al., 1988; Миркин и др., 1999; Пьянков, Иванов, 2000; Пьянков и др., 2001; Усманов и др., 2001; и др.). С экофизиологических позиций лучше всего исследованы механизмы реализации стратегических свойств растений в наземной сфере. Подземные органы в этом отношении изучены намного слабее.

Последовательные усилия по изучению адаптивных реакций корней растений разных стратегий приложены И.Ю. Усмановым с соавт. (Усманов, 1986, 1987; Усманов, Мартынова, 1987, 1990; Усманов и др., 2001). В частности, основываясь на работе Д.Б. Вахмистрова (1985), И.Ю. Усманов (1987) высказал и частично обосновал (экспериментально) положение о существовании различий между общими размерами и пропорциями стелы и коры у корней первичного строения растений разных стратегий. Однако в процитированной (Усманов, 1987) и близкой (Усманов, 1986) работах использован ограниченный круг видов растений, один из которых не образует микоризу, а другие обычно вступают в симбиоз с арбускулярными

грибами. Вместе с тем уже довольно давно (Baylis, 1975, цит. по: John, 1980, а, возможно, даже раньше, см. обзор: Селиванов, 1981, С. 54–55) сформулирована гипотеза о различии размеров и других признаков строения корней у немикотрофных и микотрофных растений, которая неоднократно подтверждена (John, 1980; Eissenstat, 1992; обзор: Brundert, 1991), в том числе нашими наблюдениями (Бетехтина и др., 2005), и принимается практически без критики (Brundert, 1991). Очевидно, что оба этих обобщения носят характер статистических заключений и должны проверяться на обширных массивах данных. Чтобы установить, каким образом указанные гипотезы соотносятся друг с другом, мы предприняли специальное исследование, цель которого заключалась в проверке справедливости двух предположений, связывающих размеры корней с типом экологической стратегии растений или с их микоризным статусом.

Материалы и методика

Сравнение особенностей строения корней у видов растений с разными эколого-ценотическими стратегиями и разного микоризного статуса выполнено на основании анализа опубликованных сведений (табл. 1). Пользуясь материалами из разных источников (Селиванов и др., 1961, 1964, 1966а, 1966б; Селиванов, Гаврилюк, 1966; Селиванов, Утемова, 1969; Усманов, 1987; Крюгер, Селиванов, 1989; Бетехтина и др., 2005; Таршис, 2007), мы привели оценки:

- 1) микоризного статуса видов растений;
- 2) диаметра поглощающих корней первичного строения;
- 3) доли коры на площади среза корня.

Т а б л и ц а 1

Экологическая стратегия, микоризный статус и признаки строения корней растений

Семейство, вид ¹	Экологическая стратегия ²		Микоризный статус ³		Признаки строения корней ⁴		
	стратегия	источник ⁵	статус	источник	D, мкм	pCог, %	источник
Amarantaceae							
<i>Amaranthus retroflexus</i> L.	R	8	noM	9	250	92	8
Apiaceae							
<i>Carum carvi</i> L.	C	16	AM	12	256	91	12
Asteraceae							
<i>Artemisia glauca</i> Pall. ex Willd.	– ⁶	–	AM	2	350	95	2
<i>Artemisia nitrosa</i> Weber	–	–	AM	3	320	93	3
<i>Artemisia pontica</i> L.	CSR	16	AM	2	310	88	2
<i>Galatella punctata</i> (Waldst. & Kit.) Nees	–	–	AM	3	380	–	3
<i>Lepidotheca suaveolens</i> (Pursh) Nutt.	R	16	AM	12	156	88	12
<i>Saussurea amara</i> (L.) DC.	–	–	AM	2, 3	375	94	2, 3
<i>Serratula coronata</i> L.	–	–	AM	2	230	95	2
Brassicaceae							
<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.	CSR	10	noM	9	100	69	7
<i>Neslia paniculata</i> (L.) Desv.	R	16	noM	12	171	64	12
Caryophyllaceae							
<i>Sagina procumbens</i> L.	R	10	noM	12	205	92	12
Cyperaceae							
<i>Carex cespitosa</i> L.	CSR	16	noM	6	95	95	6
Fabaceae							
<i>Amoria montana</i> (L.) Sojak	CSR	16	AM	5	260	95	5
<i>Amoria repens</i> (L.) C. Presl	CSR	10	AM	5	300	–	5
<i>Anthyllis macrocephala</i> Wender.	S ⁷	10	AM	5	290	84	5
<i>Astragalus lasioglottis</i> Steven ex M. Bieb.	–	–	AM	5	270	89	5
<i>Astragalus onobrychis</i> L.	CSR	16	AM	5	290	95	5
<i>Lathyrus pratensis</i> L.	CSR	10	AM	5	280	94	5
<i>Lathyrus tuberosus</i> L.	C	16	AM	2	360	–	2
<i>Lespedeza sericea</i> Miq.	–	–	AM	5	470	97	5
<i>Trifolium pratense</i> L.	CSR	10	AM	5	540	89	8
Iridaceae							
<i>Iris bloudowii</i> Ledeb.	–	–	AM	17	–	98	15
<i>Iris potaninii</i> Maxim.	–	–	AM	17	–	98	15
Juncaginaceae							
<i>Triglochin maritimum</i> L.	S	16	noM	3	140	–	3
Lamiaceae							
<i>Phlomis tuberosa</i> (L.) Moench	C	16	AM	2	240	94	2
<i>Salvia stepposa</i> Des.-Shost.	–	–	AM	2	290	85	2
Liliaceae							
<i>Erythronium dens-canis</i> L.	–	–	AM	17	–	88	15
<i>Gagea lutea</i> (L.) Ker Gawl.	CSR	16	AM	14	–	88	15
<i>Lilium martagon</i> L.	CSR	16	AM	14	–	88	15

Продолжение табл. 1

Семейство, вид ¹	Экологическая стратегия ²		Микоризный статус ³		Признаки строения корней ⁴		
	стратегия	источник ⁵	статус	источник	D, мкм	pCог, %	источник
<i>Tulipa riparia</i> Knjasev, Kulikov et Philippov	–	–	AM	17	–	92	15
<i>Tulipa turkestanica</i> (Regel) Regel	–	–	AM	17	–	92	15
Piperaceae							
<i>Piper nigrum</i> L.	–	–	AM	14	–	89	15
Poaceae							
<i>Agropyron pectinatum</i> (M. Bieb.) P. Beauv.	–	–	AM	1	176	95	1
<i>Alopecurus arundinaceus</i> Poir.	CSR	16	AM	2	187	92	2
<i>Dactylis glomerata</i> L.	C	10	AM	9, 13	–	80	15
<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) P. Beauv.	CSR	10	AM	9, 13	–	96	15
<i>Elymus fibrosus</i> (Schrenk) Tzvelev	–	–	AM	2	176	93	2
<i>Festuca caucasica</i> (Boiss.) Hack. ex Trautv.	–	–	AM	4	200	93	4
<i>Festuca pratensis</i> Huds.	CSR	10	AM	9, 13	290	97	8
<i>Festuca rupicola</i> Heuff.	CSR	16	AM	1	210	91	1
<i>Glyceria triflora</i> (Korsh.) Kom.	–	–	AM	17	–	97	15
<i>Helictotrichon schellianum</i> (Hack.) Kitagava	–	–	AM	1	140	94	1
<i>Leymus paboanus</i> (Claus) Pilg.	–	–	AM	2	320	91	2
<i>Phleum pratense</i> L.	CSR	10	AM	9, 13	230	77	8
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.	C	10	AM	1	172	93	1
<i>Stipa capillata</i> L.	CSR	16	AM	1, 13	240	97	1
<i>Stipa sareptana</i> A.K. Becker	–	–	AM	1	276	96	1
Polygonaceae							
<i>Polygonum aviculare</i> L.	R	10	noM	12	108	75	12
Primulaceae							
<i>Primula veris</i> L.	S	10	AM	14	–	96	15
Ranunculaceae							
<i>Anemone sylvestris</i> L.	CSR	16	AM	2	320	92	2
<i>Caltha palustris</i> L.	S	10	AM	14	–	97	15
<i>Clematis viticella</i> L.	–	–	AM	11	–	95	15
<i>Podophyllum peltatum</i> L.	–	–	AM	14	–	98	15
<i>Ranunculus acris</i> L.	CSR	10	AM	14	–	97	15
<i>Ranunculus polyanthemos</i> L.	C	16	AM	12	229	97	12
<i>Ranunculus repens</i> L.	CSR	10	AM	14	–	97	15
<i>Trollius europaeus</i> L.	C	16	AM	14	–	97	15
Scrophulariaceae							
<i>Linaria vulgaris</i> Mill.	CSR	10	AM	12	224	92	12
<i>Melampyrum pratense</i> L.	CSR	10	noM	12	166	61	12
<i>Verbascum phoeniceum</i> L.	–	–	AM	2	220	93	2

Примечания: ¹ названия видов даны по С.К. Черепанову (1995), а в случае отсутствия вида в этой сводке, – по источнику, из которого взята информация; ² С – конкурентная, S – стресс-толерантная, R – рудеральная, CSR – все промежуточные стратегии; при различающемся определении стратегии в разных источниках, использован вариант Дж. Грайма с соавт. (Grime et al., 1998); ³ noM – немикоризный вид; AM – микоризный вид; ⁴ D – диаметр корня (мкм); pCог – доля коры (%); ⁵ источники: 1 – Селиванов и др., 1961; 2 – Селиванов и др., 1964; 3 – Селиванов, Гаврилюк, 1966; 4 – Селиванов и др., 1966а; 5 – Селиванов и др., 1966б; 6 – Селиванов, Утемова, 1969; 7 – Ивашкина, 1975; 8 – Усманов, 1987; 9 – Harley, Harley, 1987; 10 – Grime et al., 1988; 11 – Крюгер, Селиванов, 1989; 12 – Бетехтина и др., 2005; 13 – Мухин, Бетехтина, 2006; 14 – Wang, Qiu, 2006; 15 – Таршис, 2007; 16 – база данных “BiolFlor” (Klotz et al., 2002); 17 – микоризный статус определен косвенно на основании оценок для других видов рода; ⁶ прочерк обозначает отсутствие информации; ⁷ стратегия определена для таксономически близкого вида.

Для установления размеров корней и доли коры в настоящей работе были использованы не только численные, но и графические данные (в этих случаях для расчетов проводили измерения рисунков, представленных в публикациях). На основании сведений из литературы (Grime et al., 1998) и базы данных «BioFlor» (Klotz et al., 2002) был охарактеризован тип экологической стратегии видов растений. Мы ограничились анализом двух групп растений по их взаимодействию с микоризными грибами:

- 1) немикоризные растения,
- 2) растения, формирующие арбускулярные (везикулярно-арбускулярные в традиционной терминологии 60–90-х годов XX в.) микоризы или зигомизетные тамнискофаговые эндомикоризы по И.А. Селиванову (1981).

Особенности строения корней растений с другими типами эндомикориз (эрикоидными, орхидными) и эктомикоризами мы не рассматривали. При сравнении данных использовали непараметрический критерий Крускала–Уоллиса, поскольку условия применения параметрических методов выполнялись не всегда. В тексте для характеристики центральных тенденций распределений использован показатель медианы, а при описании результатов использования критерия Крускала–Уоллиса указано значение критерия (H), число степеней свободы, общее число наблюдений (N) и достигнутый уровень значимости различий (P). Для выбора информативных переменных и их комбинаций, лучше всего описывающих анализируемые данные при наименьшем числе степеней свободы в модели, использовали информационный критерий Акаике (AIC) (Кшнясев, 2009).

Результаты и их обсуждение

На первом этапе анализа мы проверили масштаб расхождения оценок, связанных с возможными различиями методов работы разных исследователей. Для этого мы сравнили средние значения признаков строения корней в четырех группах литературных источников:

- 1) публикации пермских ботаников, работавших под руководством И.А. Селиванова (Селиванов и др., 1961, 1964, 1966а, 1966б; Селиванов, Гаврилюк, 1966; Селиванов, Утемова, 1969; Крюгер, Селиванов, 1989);
- 2) работа И.Ю. Усманова (1987);
- 3) монография Л.Г. Таршис (2007);
- 4) собственные оценки (Бетехтина и др., 2005).

Никаких более или менее существенных различий в оценках разных авторов (групп авторов) установить не удалось. Отчасти это заключение объясняется, во-первых, высокой межвидовой изменчивостью признаков строения корней и, во-вторых, разным, а в

некоторых случаях малым (например: Усманов, 1987) числом наблюдений в группах. Таким образом, данные разных авторов можно корректно объединять без какого-либо их предварительного нивелирования или стандартизации.

В общем списке видов, относительно которых собрана информация о строении корней, преобладают двудольные – 37 видов (61%), а однодольных меньше половины – 24 вида (39%). Наиболее многочисленны представители Asteraceae, Fabaceae, Poaceae, Ranunculaceae. К микоризным отнесено 53 вида (87%), а немикоризным – 8 (13%). Таким образом, анализируемый массив достаточно репрезентативен в том плане, что он отражает базовые таксономические пропорции флор бореальных и умеренных областей (Толмачев, 1974) и обычно наблюдаемое соотношение между микоризными и немикоризными видами в локальных и региональных флорах (Селиванов, 1981; Harley, Harley, 1987; Brundert, 1991; Мухин, Бетехтина, 2006; Wang, Qiu, 2006). Заметим, что среди видов, у которых удалось идентифицировать тип экологической стратегии, преобладают растения с разными промежуточными или вторичными стратегиями, что также обычно для региональных списков (Grime et al., 1988; Миркин и др., 1999). Перечисленные обстоятельства позволяют достаточно обоснованно использовать сформированный массив для выяснения особенностей строения корней в зависимости от типа экологической стратегии и микоризного статуса растений.

Значения хотя бы одного из анализируемых признаков строения корней установлены для 61 вида. Размеры диаметра корней известны для 43 видов, соотношение стелы и коры – для 57 видов; оба признака известны у 39 видов. У всех видов известен микоризный статус, но только у 37 – тип стратегии.

В массиве, включающем оценки для 43 видов, диаметр корней сильнее всего различается в зависимости от того, способны или нет растения к формированию микориз, а тип экологической стратегии заметно менее информативен (рис. 1). Например, относительно крупные корни (медианы распределения диаметров 240–250 мкм) характерны для видов со смешанной и конкурентной стратегиями, а тонкие (170 мкм) – для рудеральных (рис. 1, а). Однако различия между группами разных стратегий статистически не подтверждаются ($H_{(3, N=28)} = 3,61$; $P = 0,3062$). В то же время различия между немикоризными и микоризными видами, во-первых, ярко выражены в абсолютных величинах (соответственно 150 и 270 мкм, т.е. почти двукратные), и, во-вторых, высоко значимы ($H_{(1, N=43)} = 12,56$, $P = 0,0004$). Очень показательны, что более толстые корни у микоризных видов наблюдаются как среди

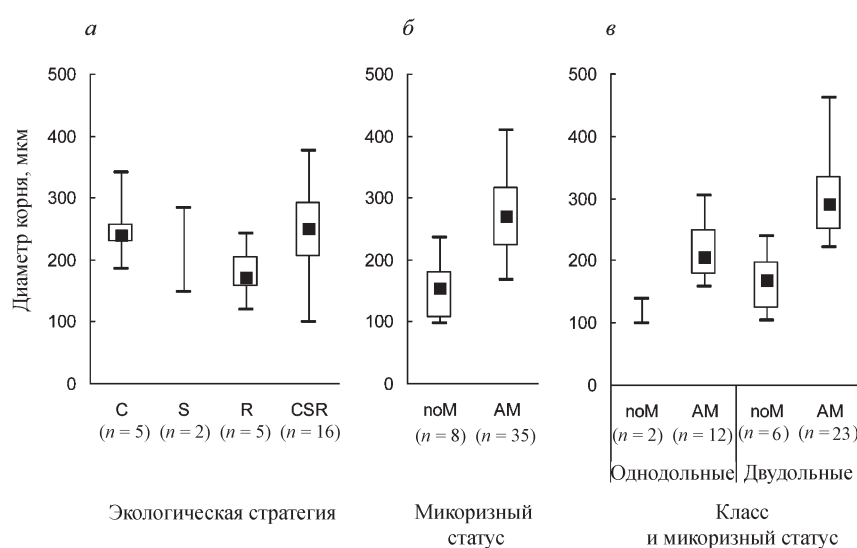


Рис. 1. Диаметр корней первичного строения у растений разных экологических стратегий (а), разного микорризового статуса (б) и раздельно у двудольных и однодольных разного микорризового статуса (в) (залитый квадрат – медиана, прямоугольник – интерквартильный размах, вертикальные линии – размах между 5 и 95 перцентилями; в скобках указано количество наблюдений (видов); обозначения экологических стратегий: С – конкурентная, S – стресс-толерантная, R – рудеральная, CSR – промежуточные; обозначения микотрофности: noM – немикорризовый вид; AM – микорризовый вид)

однодольных ($H_{(1, N=14)} = 4,43, P = 0,0354$), так и среди двудольных ($H_{(1, N=29)} = 10,45; P = 0,0012$) (рис. 1, в). Это свидетельствует об универсальности обсуждаемых различий, их независимости от таксономического положения вида.

Наряду с большими абсолютными размерами, корни микорризовых видов, по сравнению с немикорризовыми, характеризуются увеличенной долей коры. Медиана распределения этого признака у 50 микорризовых видов равна 94%, а у 7 немикорризовых видов – 75% при соответствующих размахах варьирования (рис. 2, б) и достаточной высокой значимости различий ($H_{(1, N=57)} = 6,96; P = 0,0083$). Принадлежность к той или иной экологической стратегии значимым образом не связана с пропорциями между стелой и корой ($H_{(3, N=34)} = 4,03, P = 0,2582$), хотя можно отметить несколько повышенную долю коры у видов-конкурентов, по сравнению с рудералами (рис. 2, а).

В редуцированном массиве данных, в который включены оценки только для видов с известным микорризовым статусом и типом стратегии, изменчивость диаметра корней лучше всего описывается комбинацией двух переменных: микорризовым статусом и таксономическим (на уровне класса) положением (табл. 2). Для приемлемого объяснения изменчивости доли коры достаточно всего одной переменной – микорризового статуса; использование других переменных и их комбинаций оказывается неоправданным, так как приводит к формированию описательных моделей

или более сложных или с меньшими оценками правдоподобия.

Итак, в соответствии с проанализированным массивом оценок не получено доказательств тезиса о сопряженности типа экологической стратегии вида с размером корней и соотношением стелы и коры. Другими словами, мы не видим поддержки гипотезы о прямой детерминации проанализированных признаков строения корней типом экологической стратегии видов. Напротив, тезис о положительной корреляции микорризового статуса и толщины корней (John, 1980; Eissenstat, 1992) представленные данные иллюстрируют очень показательно. Любопытно, однако, что обсуждаемая И.Ю. Усмановым (1987) закономерность снижения размеров корней и доли коры в них при нарастании свойств рудеральности воспроизводится, хотя и незначимо, в проанализированном нами массиве оценок (рис. 1, а и 2, а). Однако эта закономерность по отношению собственно к типам стратегий вторична, так как обусловлена повышенной встречаемостью немикорризовых видов среди R-стратегов, а микорризовых – среди С- и CSR-стратегов (Grime et al., 1998; Бетехтина, Веселкин, 2011). В частности, в настоящем сообщении из 5 анализируемых видов-рудералов образует микорризму лишь один (*Lepidotheca suaveolens*), в то время как микорризы характерны для всех (7 из 7) конкурентов и для 18 из 21 стресс-толерантов.

Резюмируя изложенное, мы считаем, что утверждение об уменьшении размеров корней и коры в них

Таблица 2

Результаты отбора информативных комбинаций предикторов, описывающих изменчивость признаков строения корней растений в редуцированном массиве данных

Источник изменчивости	dF ¹	Диаметр корня ($n = 28$) ²		Доля коры ($n = 34$)	
		AIC (ранг) ³	P ⁴	AIC (ранг)	P
1, Микоризный статус [1]	1	323,7 (2)	0,0007	239,0 (1)	0,0002
2, Класс [2]	1	324,5 (3)	0,0023	252,9 (5)	0,5939
3, Экологическая стратегия [3]	3	336,1 (7)	0,3804	253,3 (6)	0,2803
4, [1] + [2]	2	321,0 (1)	0,0003	240,9 (2)	0,0008
5, [1] + [3]	4	328,9 (5)	0,0161	244,8 (3)	0,0062
6, [2] + [3]	4	332,9 (6)	0,0828	255,3 (7)	0,4245
7, [1] + [2] + [3]	5	324,5 (4)	0,0023	246,8 (4)	0,0133

Примечания: ¹ число степеней свободы; ² число наблюдений; ³ значение информационного критерия Акаике и его ранг; ⁴ уровень значимости описательной модели.

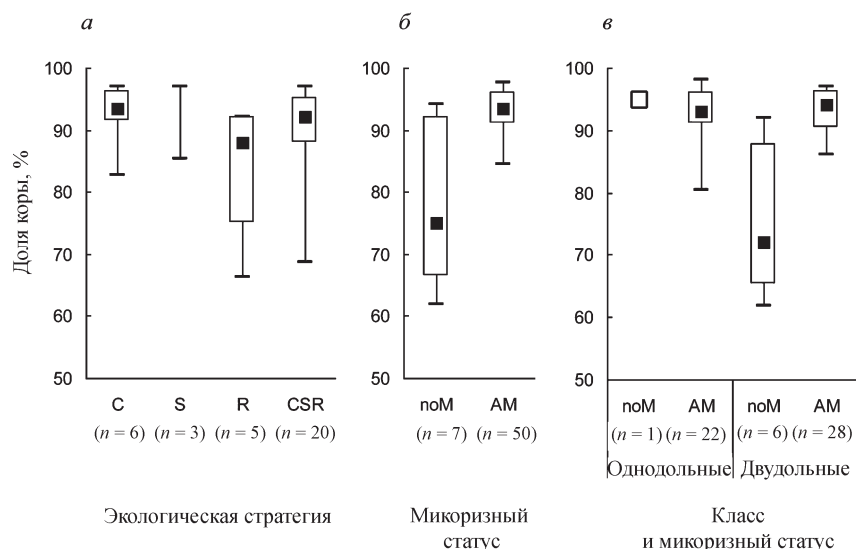


Рис. 2. Доля коры в корнях первичного строения у растений разных экологических стратегий (а), разного микоризного статуса (б) и отдельно у двудольных и однодольных разного микоризного статуса (в; незалитый квадрат – единственная оценка). Обозначения см. в подписи к рис. 1

при переходе от С- к R-стратегам является ненадежным, но не принципиально неверным. Причина такого уменьшения, если согласится с его существованием, заключается не в прямых различиях между растениями разных стратегий, а в специфике строения корней растений, склонных и не склонных к микоризообразованию. Таким образом, между проверяемыми гипотезами нет непреодолимого противопоставления и они обе справедливы, описывая разные стороны одного явления. При этом первичными или причинными являются различия между микоризными и немикоризными видами, а различия между представителями разных стратегий вторичны и возникают вследствие разной распространенности микотрофии в группах

С-, S- и R-стратегов. Экологический смысл формирования толстых корней с мощной корой у микоризных растений понятен, поскольку поддержание размещающихся в коре микобионтов – одна из базовых функций корней (Brundert, 1991; Barker et al., 1998). Эта закономерность, возможно, распространяема и на некоторые другие типы корневых симбиозов. Например, размеры грибных чехлов и размеры собственно корней в составе эктомикоризных корней, с одной стороны, обычно изменяются согласованно и на более толстых корнях представлены более толстые чехлы (Веселкин, 2004, 2009). С другой стороны, между проявлением признаков, обеспечивающих автономную поглотительную и корнеродную

активность корней, и признаками, направленными на поддержание симбионтов, существуют и отрицательные корреляции (Baylis, 1975; Brundert, 1991; Barker et al., 1998). Например, у всходов сосны в разных местообитаниях наблюдается отрицательная сопряженность между размером корневых систем и уровнем их микоризации (Веселкин, 2008; Veselkin et al., 2010).

Рассмотренные данные не позволяют ответить на важный вопрос, определяются ли размеры корней их потенциальной способностью взаимодействовать с арбускулярными грибами, или их актуальной микоризностью, т.е. заселенностью или незаселенностью конкретных корней мицелием грибов. Другими словами, остается не ясным, считать ли большой размер корней и толстую кору приспособлениями для успешного формирования микориз или следствием их формирования. Для корректного устранения этой неясности в дальнейшем необходим анализ размеров микоризных и немикоризных корней одних и тех же видов или особей. Небезынтересно было бы также

оценить характерные величины внутривидовой индивидуальной и экологической изменчивости строения корней разных видов и сопоставить их с межвидовой изменчивостью, обсужденной выше.

Таким образом, в результате анализа опубликованных данных нам удалось достаточно надежно подтвердить гипотезу о различии некоторых размерных признаков корней первичного строения у микоризных и немикоризных видов травянистых растений. У микоризных видов по сравнению с немикоризными корни имеют больший поперечный размер и увеличенную долю коры. Предположение о различии строения корней у видов разных экологических стратегий Раменского–Грайма статистически не подтвердилось. Но общий тренд снижения поперечных размеров корней от С-стратегов к R-стратегам, намеченный в работах И.Ю. Усманова (1986, 1987), имеет место и объясняется разной встречаемостью микоризных и немикоризных видов в группах растений разных экологических стратегий.

Работа проводилась при поддержке программы развития ведущих научных школ (НШ-3260.2010.4 и НШ-5325.2012.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бетехтина А.А., Веселкин Д.В. Распространенность и интенсивность микоризообразования у травянистых растений Среднего Урала с разными типами экологических стратегий // Экология. 2011. № 3. С. 176–182.
- Бетехтина А.А., Кондратков П.В., Медведева Н.В. Строение корневых окончаний микотрофных и немикотрофных травянистых растений // Грибы в природных и антропогенных экосистемах. Тр. Междунар. конф., посвящ. 100-летию начала работы проф. А.С. Бондарцева в БИН РАН. Т. 1. СПб., 2005. С. 58–59.
- Вахмистров Д.Б. Ионный режим растений: эволюция проблемы // Новые направления в физиологии растений. М., 1985. С. 214–230.
- Веселкин Д.В. Оценка объемной доли грибного симбионта в эктомикоризных окончаниях *Picea obovata* Ledeb., *Abies sibirica* Ledeb., *Pinus sylvestris* L. // Тр. ин-та биоресурсов и прикладной экологии. Оренбург, Вып.4. 2004. С. 5–11.
- Веселкин Д.В. Возрастные изменения эктомикоризных корней *Abies sibirica* // Вестн. ТГУ. Сер. Биол. и экол. 2009. № 37. С. 119–126.
- Веселкин Д.В. Физиологическая и экологическая сопряженность между морфологическими признаками и уровнем микоризации корневых систем всходов сосны обыкновенной // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века: мат-лы Всерос. конф. Ч. 1. Структурная ботаника. Эмбриология и репродуктивная биология. Петрозаводск, 2008. С. 168–171.
- Ивашкина Л.А. Анатомическое исследование *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh // Вопросы ботаники, экологии и физиологии растений. Уч. зап. Пермского гос. пед. ин-та. Т. 141. Пермь, 1975. С. 56–62.
- Крюгер Л.В., Селиванов И.А. Микориза интродуцированных растений // Микориза и другие формы консортивных отношений в природе. Пермь, 1989. С. 29–43.
- Книязев И.А. Информационные критерии и их приложение в анализе экологических данных // Ученые записки Нижнетагильской гос. соц.-пед. акад. Естественные науки. Нижний Тагил, 2009. С. 157–166.
- Миркин Б.М., Усманов И.Ю., Наумова Л.Г. Типы стратегий растений: место в системах видовых классификаций и тенденции развития // Журн. общ. биол. 1999. Т. 60. № 6. С. 581–594.
- Мухин В.А., Бетехтина А.А. Адаптивное значение эндомикориз травянистых растений // Экология. 2006. № 1. С. 3–8.
- Пьянков В.И., Иванов Л.А. Структура биомассы у растений бореальной зоны с разными типами экологических стратегий // Экология. 2000. № 1. С. 3–10.
- Пьянков В.И., Иванов Л.А., Ламберс Х. Характеристика химического состава листьев растений бореальной зоны с разными типами экологических стратегий // Экология. 2001. № 4. С. 243–251.
- Работнов Т.А. О типах стратегии растений // Экология. 1985. № 3. С. 3–12.
- Раменский Л.Г. Избранные работы. Л., 1971. 334 с.
- Селиванов И.А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М., 1981. 232 с.
- Селиванов И.А., Бейрах Э.А., Мельникова С.Л., Саламатова Н.Г. К инвентаризации микотрофных растений лесостепного Зауралья // Уч. зап. Пермского гос. ун-та. Т. 114. Биология. 1964. С. 63–78.

- Селиванов И.А., Верещагина В.А., Мельникова С.Л., Саламатова Н.Г. Материалы к изучению микориз некоторых злаков, произрастающих в степной полосе // Уч. зап. Пермского гос. ун-та. Т. 18. Вып. 3. Биология. Пермь, 1961. С. 3–10.
- Селиванов И.А., Гаврилюк С.Л. О микотрофности галофитов в условиях лесостепного Зауралья // Некоторые вопросы биологии, физиологии и экологии растений. Уч. зап. Пермского гос. пед. ин-та. Т. 39. Пермь, 1966. С. 23–31.
- Селиванов И.А., Калина Р.Г., Пащикова А.Ф., Подстаницкая К.В., Шачкова Н.Г. Материалы к инвентаризации микотрофных растений склонов Эльбруса // Уч. зап. Пермского гос. ун-та. Т. 130. Биология. Пермь, 1966а. С. 98–112.
- Селиванов И.А., Крюгер Л.В., Хацкелевич Л.К. О микотрофности некоторых дикорастущих и возделываемых бобовых // Некоторые вопросы биологии, физиологии и экологии растений. Уч. зап. Пермского гос. пед. ин-та. Т. 39. Пермь, 1966б. С. 49–62.
- Селиванов И.А., Утемова Л.Д. К анатомии корней осоковых в связи с изучением их микотрофности // Некоторые вопросы геоботаники, биологии, физиологии и экологии растений. Уч. зап. Пермского гос. пед. ин-та. Т. 68. Пермь, 1969. С. 45–55.
- Таршис Л.Г. Анатомия подземных органов высших сосудистых растений. Екатеринбург: УрО РАН, 2007. 221 с.
- Толмачев А.И. Введение в географию растений. Л., 1974. 244 с.
- Усманов И.Ю. Эколого-физиологические характеристики некоторых видов растений с разными типами стратегий из сообществ, подвергающихся антропогенному воздействию // Биологические науки. 1986. № 10. С. 66–70.
- Усманов И.Ю. Аутэкологические адаптации растений к изменениям азотного питания. Уфа: Изд-во БФ АН СССР, 1987. 148 с.
- Усманов И.Ю., Мартынова А.В. Распределение материально-энергетических ресурсов в корнях растений с разными типами адаптивных стратегий // ДАН СССР. 1987. Т. 297. № 3. С. 754–757.
- Усманов И.Ю., Мартынова А.В. Физиологические реакции растений с разными типами эколого-ценотических стратегий на изменение условий выращивания // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1990. № 3. С. 427–433.
- Усманов И.Ю., Рахманкулова З.Ф., Кулагин А.Ю. Экологическая физиология растений. М., 2001. 224 с.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб.: Мир и семья, 1995. 990 с.
- Barker S.J., Tagu D., Delp G. Regulation of root and fungal morphogenesis in mycorrhizal symbioses // Plant physiology. 1998. Vol. 116. N 4. P. 1201–1207.
- Brundert M. Mycorrhizas in natural ecosystems // Advances Ecol. Res. 1991. Vol. 21. P. 171–313.
- Eissenstat D.M. Costs and benefits of constructing roots of small diameter // J. Plant Nutr. 1992. Vol. 15. N 6–7. P. 763–782.
- Grime J.P., Hodson J.G., Hunt R. Comparative plant ecology: a functional approach to common British. London: Unwin Hyman, 1988. 742 p.
- Harley J.L., Harley E.L. A check-list of mycorrhiza in the British flora // New Phytol. 1987. Vol. 105 (Suppl.) P. 1–102.
- John St T.V. Root size, root hairs and mycorrhizal infection: a re-examination of Baylis's hypothesis with tropical trees // New Phytol. 1980. Vol. 84. N 3. P. 483–487.
- Klotz S., Kühn I., Durka W. 2002 (eds.). BIOLFLOR – Eine Datenbank zu biologisch-ökologischen Merkmalen der Gefäßpflanzen in Deutschland / Schriftenreihe für Vegetationskunde 38. Bonn: Bundesamt für Naturschutz, 2002. 334 s. (www.biolflo.de)
- Veselkin D.V., Sannikov S.N., Sannikova N.S. Specific features of root system morphology and mycorrhiza formation in Scots pine seedlings from burned-out areas // Rus. J. Ecol. 2010. Vol. 41. N 2. P. 139–146.
- Wang B., Qiu Y.-L. Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants // Mycorrhiza. 2006. Vol. 16. N 5. P. 299–363.

Поступила в редакцию 14.06.11

HYPOTHESIS CHECKING OF ROOTS SIZE DIFFERENCES WITH THE TYPE OF ECOLOGICAL STRATEGY AND THE MYCORRHIZAL STATUS OF PLANS SPECIES

D. V. Veselkin, A.A. Betekhtina

On the basis of estimations of 61 species of herbaceous angiosperms the hypothesis of size features connections with the type of Ramensky-Grime ecological strategy and with mycorrhizal status are checked. Peculiarities of root structure significantly depend on plant mycorrhizal status and is not connected with Ramensky-Grime ecological strategy. Mycorrhizal plants, have root diameter 1.7–2.0 times bigger (quartiles of distributions are 220–315 and 105–180 μ respectively) and the portion of cortex 1.2–1.3 bigger (91-96 and 67-92 % respectively).

Key words: arbuscular mycorrhiza, herbaceous plants, ecological strategies.

Сведения об авторах: *Веселкин Денис Васильевич* – ст. науч. сотр. Института экологии растений и животных УрО РАН, канд. биол. наук (denis_v@iraе.uran.ru); *Бетехтина Анна Анатольевна* – доцент кафедры экологии Уральского федерального университета им. первого Президента России Б.Н. Ельцина, канд. биол. наук (betekhtina@mail.ru).