

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 <sup>1</sup>	Экологическая стратегия <sup>2</sup>		Микоризный статус <sup>3</sup>		Признаки строения корней <sup>4</sup>		
	стратегия	источник <sup>5</sup>	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.	– <sup>6</sup>	–	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 <sup>7</sup>	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 <sup>1</sup>	Экологическая стратегия <sup>2</sup>		Микоризный статус <sup>3</sup>		Признаки строения корней <sup>4</sup>		
	стратегия	источник <sup>5</sup>	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: <sup>1</sup> названия видов даны по С.К. Черепанову (1995), а в случае отсутствия вида в этой сводке, – по источнику, из которого взята информация; <sup>2</sup> 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); <sup>3</sup> noM – немикоризный вид; AM – микоризный вид; <sup>4</sup> D – диаметр корня (мкм); pCог – доля коры (%); <sup>5</sup> 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; <sup>6</sup> прочерк обозначает отсутствие информации; <sup>7</sup> 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

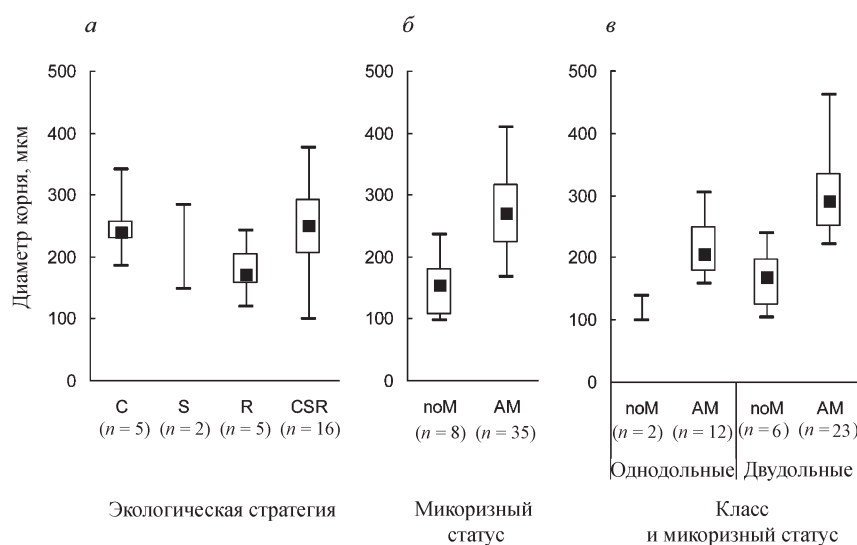


Рис. 1. Диаметр корней первичного строения у растений разных экологических стратегий (а), разного микорризового статуса (б) и раздельно у двудольных и однодольных разного микорризового статуса (в) (залитый квадрат – медиана, прямоугольник – интерквартильный размах, вертикальные линии – размах между 5 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	$dF$ <sup>1</sup>	Диаметр корня ( $n = 28$ ) <sup>2</sup>		Доля коры ( $n = 34$ )	
		AIC (ранг) <sup>3</sup>	$P$ <sup>4</sup>	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: <sup>1</sup> число степеней свободы; <sup>2</sup> число наблюдений; <sup>3</sup> значение информационного критерия Акаике и его ранг; <sup>4</sup> уровень значимости описательной модели.

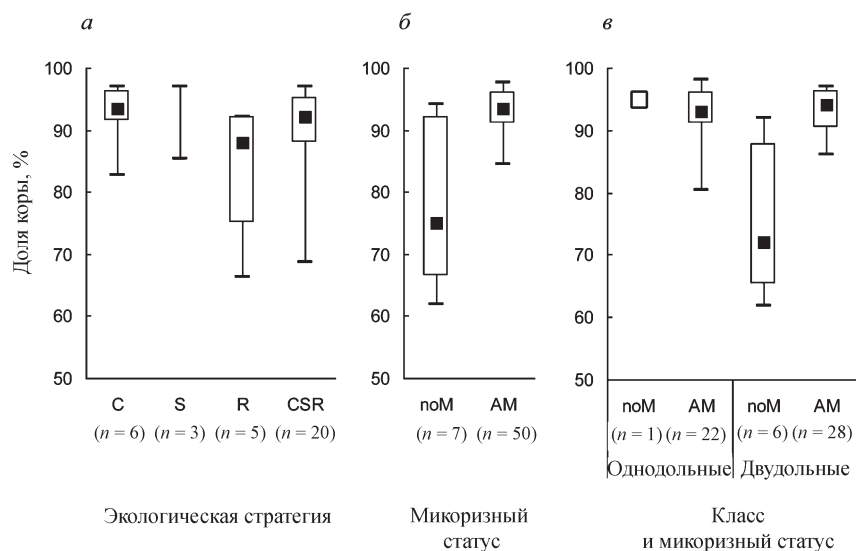


Рис. 2. Доля коры в корнях первичного строения у растений разных экологических стратегий (а), разного микоризного статуса (б) и отдельно у двудольных и однодольных разного микоризного статуса (в; незалитый квадрат – единственная оценка). Обозначения см. в подписи к рис. 1

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 согласовано 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  $\mu$  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:** *Вeselkin 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).