

СПОСОБНОСТЬ К МИКОРИЗООБРАЗОВАНИЮ ВИДОВ РОДА *CAREX* (*CYPERACEAE*): АНАЛИЗ ОПУБЛИКОВАННЫХ ДАННЫХ

Д.В. Веселкин¹, М.А. Конопленко², А.А. Бетехтина²

¹Институт экологии растений и животных УрО РАН,
620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202, e-mail: denis_v@ipae.uran.ru

²Уральский федеральный университет им. первого Президента России Б.Н. Ельцина,
620083, Екатеринбург, просп. Ленина, 51, e-mail: O-41-68@yandex.ru

Проанализированы сведения о микоризности видов рода *Carex* L. (*Cyperaceae*), аккумулярованные из 60 источников. Из 172 видов, когда-либо исследованных на наличие арбускулярных микориз, у 97 видов (56.5 %) микориза не найдена; 23 вида (13.5 %) постоянно микоризны; 52 вида (30 %) могут как образовывать, так и не образовывать микоризы. С ростом количества исследований доля видов *Carex*, в отношении которых установлена способность к формированию микориз, увеличивается.

Ключевые слова: *Cyperaceae*, род *Carex*, осока, арбускулярная микориза.

THE ABILITY TO FORM MYCORRHIZA IN THE GENUS *CAREX* (*CYPERACEAE*): THE PUBLISHED DATA ANALYSIS

D.V. Veselkin¹, M.A. Konoplenko², A.A. Betekhtina²

¹Institute of Plant and Animal Ecology, UrD RAS,
620144, Ekaterinburg, Vos'mogo Marta str., 202, e-mail: denis_v@ipae.uran.ru

²Ural Federal University Named After the first President of Russia B.N. Yeltsin,
620083, Yekaterinburg, Lenina str., 51, e-mail: O-41-68@yandex.ru

Information about the mycorrhization species of *Carex* L. (*Cyperaceae*) were accumulated from 60 sources and were analyzed. There are 172 species of sedges that have ever been studied for the presence of arbuscular mycorrhiza. In 97 species (56.5 %) mycorrhiza is not found; the 23 species (13.5 %) mycorrhiza is found always; 52 species (30 %) may form or do not form mycorrhiza. The share of species of *Carex*, in respect of which shows the ability to form mycorrhiza, increases with the increase of the number of research.

Key words: *Cyperaceae*, genus *Carex*, sedge, arbuscular mycorrhiza.

ВВЕДЕНИЕ

Способность вступать в симбиоз с микоризными грибами – важное свойство большинства растений. Микоризы разного строения образуют 80 % видов и 92 % семейств сосудистых растений (Селиванов, 1981; Wang, Qiu, 2006). Микоризообразование идентифицируется по морфологическим или анатомическим признакам проникновения и поселения мицелия микоризных грибов, образования специализированных гифальных структур внутри (интер- или интрацеллюлярно) или на поверхности корней. В некоторых растительных сообществах микоризные растения представлены тотально и исключением из правил, т. е. относительно редким случаем является немикоризное состояние. В связи с этим анализу распространения немикоризных растений уделяется специальное внимание (Olsson, Tyler, 2004; Lambers et al., 2008).

Способность к микоризообразованию отчасти детерминирована филогенетически (Селиванов, 1981;

Wang, Qiu, 2006). Примерами семейств, рассматриваемыми как преимущественно немикоризные, являются из двудольных *Brassicaceae*, *Chenopodiaceae* и *Polygonaceae*, из однодольных – *Cyperaceae* и, в частности, виды рода *Carex* L. Наиболее однозначно оценку осоковых как группы с низкой встречаемостью микоризных видов высказал И.А. Селиванов (1981: с. 144): “Преобладающее большинство других осоковых (134 вида из 139 исследованных) микоризы не имеет”. Эта оценка и возникшее на ее основании мнение о немикоризности осоковых или редкости микоризы у этой группы достаточно прочно закрепились в отечественной традиции. Однако все чаще упоминается о наличии у осок симбиотических приспособлений для осуществления почвенного питания: арбускулярных микориз (Muthukumar et al., 2004; Wang, Qiu, 2006; Андреева, 2007; Гладышева, 2007), возможно, азотфиксирующих симбиозов (Родынюк, Клевенская, 1971) и необычных для травянистых расте-

ний эктомикоризоподобных структур (Harrington, Mitchell, 2002). Регулярное появление подобных данных способствует повторению анализа накопленных сведений о микоризах осок. Первая такая сводка сделана, по-видимому, И.А. Селивановым и Л.Д. Утемовой (1969). Известны также более поздние обобщения (Селиванов, 1981; Miller et al., 1999; Muthukumar et al., 2004). Необходимость предпринимаемого анализа связана с двумя обстоятельствами. Во-первых, с тем, что в известных публикациях (Miller et al., 1999;

Muthukumar et al., 2004) не учтены работы, вышедшие на русском языке, хотя нам известно как минимум 25 таких публикаций, содержащих 207 оценок микоризности для 89 видов осок. Во-вторых, с момента выхода в свет обзора (Muthukumar et al., 2004) нам известно 19 работ, в которых даны 144 оценки микоризности для 119 видов. Актуализация представлений о тесноте взаимодействия видов *Carex* с грибами арбускулярной микоризы с учетом результатов, не отраженных в ранее сделанных обзорах, вполне обоснована.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Проанализированы сведения из 60 работ, опубликованных с 1926 по 2012 г., одна часть которых содержит оригинальные оценки, а другая является обзорами. Хронологии появления публикаций, накопления количества описаний и проанализированных видов охарактеризованы на рис. 1. При приближении к современности увеличивается количество публикаций с результатами тестирования наличия микориз у осок. Также повышается количество отдельных описаний микоризности и новых видов осок.

Проанализированы 517 оценок микоризного статуса для 172 видов рода *Carex* (см. таблицу). В среднем каждый вид протестирован на наличие микориз 3 раза (размах количества оценок для одного вида от 1 до 10 раз). Такая структура данных позволяет делать выводы с приемлемой надежностью. В связи с необходимостью использования сведений из достаточно давно опубликованных работ номенклатура, по возможности, приведена в соответствии с системой, использованной Т.В. Егоровой (1999).

В тех случаях, когда в публикации присутствовало прямое указание на микоризность или немикоризность вида, использовали оценку авторов. Если же сведения были о наличии в корнях разных грибных структур (арбускулы, везикулы, мицелий, споры), но не было заключительной оценки статуса (например: Gai et al., 2006; Weishampel, Bedford, 2006), то к микоризным относили только те виды, у которых присутствовали арбускулы или везикулы. Не считали указанием на микоризный статус упоминания о присутствии в корнях темных септированных эндофитов или псевдомикоризных структур. Если в отношении вида имелись оценки и положительного (микоризный вид), и отрицательного (немикоризный вид) характера, то для обозначения такого вида использовали термин “факультативно микоризный”. Не анализируются случаи наличия у осок каких-либо иных типов микориз, кроме арбускулярных или везикулярно-арбускулярных, или зигомицетных тамнискофаговых эндомикориз, по терминологии И.А. Селиванова (1981).

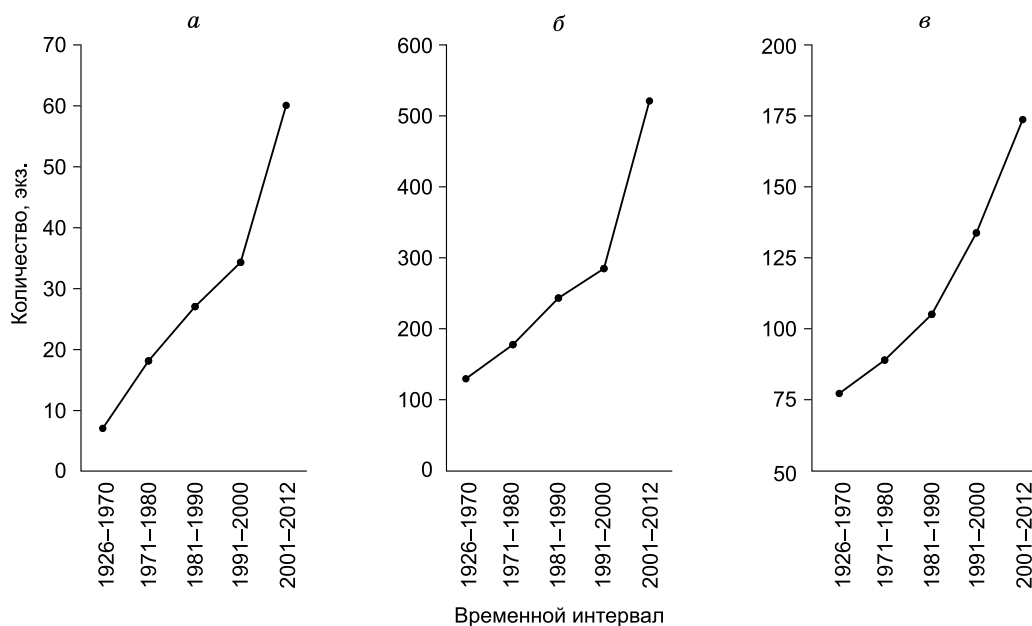


Рис. 1. Кумулятивные кривые увеличения количества публикаций (а), описаний микоризности (б) и видовых характеристик микоризности (в) видов рода *Carex* в сформированном массиве оценок.

Список видов осок, исследованных на наличие арбускулярных микориз

Вид	Статус	Номера источников	Вид	Статус	Номера источников
<i>C. acuta</i> L.	фм	2, 6, 17, 23, 50, 53	<i>C. filifolia</i> Nutt.*	нм	42, 50
<i>C. acutiformis</i> Ehrh.	нм	23, 50	<i>C. firma</i> Host	нм	6
<i>C. aematorrhyncha</i> Desv.*	м	60	<i>C. flacca</i> Schreb.	фм	9, 15, 23, 36, 40, 42, 50
<i>C. alba</i> Scop.	нм	6, 17, 41, 47	<i>C. flava</i> L.	фм	9, 23, 29, 42, 50, 51, 57
<i>C. albonigra</i> Mack.*	нм	42, 50	<i>C. fuliginosa</i> Schkur	нм	5, 6, 42, 50
<i>C. amphibola</i> Steud.*	нм	33, 42, 50	<i>C. fuscula</i> d'Urv.	м	35, 42, 50
<i>C. annectens</i> (E.P. Bicknell) E.P. Bicknell*	м	33, 42, 50	<i>C. gayana</i> Desv.	нм	35, 42, 50
<i>C. aphylla</i> Kunth.*	нм	42, 50	<i>C. globularis</i> L.	фм	2, 5–8, 53
<i>C. appropinquata</i> Schum.	фм	2	<i>C. goodenoughii</i> J. Gay	фм	2, 6
<i>C. aquatilis</i> Wahlenb.	фм	5, 6, 8, 42, 50, 59	<i>C. granularis</i> Muhl. ex Willd.*	м	33, 42, 50
<i>C. arenaria</i> L.	фм	2, 23, 36, 50, 56	<i>C. gravida</i> L.H. Bailey*	фм	33, 42, 50
<i>C. aterrima</i> Hoppe	нм	4, 6, 20, 24	<i>C. griffithii</i> Boott	нм	14
<i>C. atherodes</i> Spreng.	фм	2, 6, 7, 33, 42, 50	<i>C. halleriana</i> Asso	нм	50
<i>C. baccans</i> Nees	фм	34, 42, 50	<i>C. heleonastes</i> Ehrh. ex L. f.	нм	2
<i>C. bicknellii</i> Britton*	м	33, 42, 50	<i>C. hirta</i> L.	фм	2, 4, 6, 18, 23, 28, 42, 50
<i>C. bigelowii</i> Torr. ex Schwein.	нм	5, 6, 8, 20, 32, 42, 50	<i>C. hostiana</i> DC.	нм	23, 50
<i>C. blanda</i> Dew.*	м	33, 42, 50	<i>C. huetiana</i> Boiss.	нм	4, 6
<i>C. boelckeiana</i> Barros*	нм	42, 50	<i>C. humilis</i> Leysser	фм	4, 6, 23, 25, 50
<i>C. bostrichostigma</i> Maxim.	нм	6	<i>C. hystricina</i> Muehl.	фм	42, 50, 51, 52, 57
<i>C. brevior</i> (Dew.) Mack. ex Lunell*	м	33, 42, 50	<i>C. interior</i> L. H. Bailey*	нм	33, 42, 50
<i>C. brizoides</i> L.	нм	42, 50	<i>C. korshinskyi</i> Kom.	нм	12
<i>C. brunescens</i> (Pers.) Poir.	фм	11, 37, 50	<i>C. lachenalii</i> Schkuhr	нм	23, 42, 50
<i>C. buxbaumii</i> Wahlenb.	фм	23, 33, 42, 50	<i>C. lasiocarpa</i> Ehrn.	фм	2, 6, 23, 42, 50, 51
<i>C. canescens</i> L.	нм	2, 6, 7, 17, 21, 23, 42, 50	<i>C. laxa</i> Wahlenb.	нм	6
<i>C. capillacea</i> Y.C. Yang*	м	48	<i>C. ledebouriana</i> C.A. May. ex Trev.	нм	20
<i>C. capitata</i> L.	нм	4, 6	<i>C. lepidocarpa</i> Tausch	нм	23, 50
<i>C. caryophyllea</i> Latourr.	нм	6, 23, 28, 41, 42, 47, 50	<i>C. leporina</i> L.	фм	2, 3, 6, 53, 55
<i>C. cephalophora</i> Muhl. ex Willd.*	фм	33, 42, 50	<i>C. leptalea</i> Wahlenb.*	нм	51
<i>C. cespitosa</i> L.	фм	2, 6, 7, 17, 54	<i>C. limosa</i> L.	фм	2, 6, 7, 17, 23, 50
<i>C. chordorrhiza</i> Ehrh. ex L. f.	фм	2, 6, 17, 23, 50	<i>C. limosa</i> L.	фм	2, 6, 7, 17, 23, 50
<i>C. colchica</i> J. Gay	нм	2	<i>C. lindleyana</i> Nees*	фм	34, 42, 50
<i>C. compressus</i> **	м	48	<i>C. loliacea</i> L.	фм	2, 6, 7
<i>C. concinmoides</i> Mackenzie	м	22	<i>C. lurida</i> Wahlenb.*	м	29, 42, 50
<i>C. coriacea</i> Hamlin	нм	27	<i>C. macloviana</i> d'Urv.	нм	35, 42, 50
<i>C. crawei</i> Dew.*	фм	33, 42, 50	<i>C. maritima</i> Gunn.	нм	35, 42, 50
<i>C. cristatella</i> Britton*	м	33, 42, 50	<i>C. media</i> R. Br.	нм	20
<i>C. curvula</i> All.	нм	5, 6, 8	<i>C. melanantha</i> C.A. Mey.	нм	14
<i>C. davalliana</i> Smith.	фм	6, 9, 18, 23, 50	<i>C. melanostachya</i> Bieb. ex Willd.	фм	6, 25
<i>C. diandra</i> Schrank	фм	2	<i>C. membranacea</i> Hook.	нм	42, 50
<i>C. digitata</i> L.	нм	2, 6, 23, 50	<i>C. mertensii</i> Prescott	нм	30, 42, 50
<i>C. diluta</i> Bieb.	нм	14	<i>C. meyenii</i> Nees*	м	42, 50
<i>C. dioica</i> L.	фм	2, 6, 23, 50	<i>C. microchaeta</i> Holm	нм	42, 50
<i>C. distans</i> L.	нм	6, 23, 50	<i>C. micropodioides</i> V. Krecz.	нм	24
<i>C. disticha</i> Huds.	фм	23, 50	<i>C. mollissima</i> Christ	нм	6
<i>C. divulsa</i> Stokes	м	23, 50	<i>C. montana</i> L.	нм	23, 50
<i>C. duriuscula</i> C.A. May.	нм	42, 50	<i>C. moorcroftii</i> Falc. ex Bott	нм	48
<i>C. ebenea</i> Rydb.*	нм	42, 50	<i>C. muricata</i> L.	фм	2, 6, 18, 23, 42, 50
<i>C. echinata</i> Murr.	нм	2, 23, 50	<i>C. myosurus</i> Nees*	м	34, 42, 50
<i>C. elata</i> All.	нм	2	<i>C. nardina</i> Fries	нм	42, 50
<i>C. elongata</i> L.	фм	2, 6, 23, 50	<i>C. nigra</i> (L.) Reichard	фм	1, 2, 6, 23, 29, 37, 42,
<i>C. enervis</i> C.A. Mey.	нм	12	<i>C. nigricans</i> C.A. Mey	фм	44
<i>C. ericetorum</i> Poll.	фм	6, 13, 17, 23, 28, 42, 50	<i>C. obtusata</i> Liljebl.	нм	2, 5, 6, 8
			<i>C. orbicularis</i> Boott.	нм	14
			<i>C. oreophila</i> C.A. Mey.	нм	4, 6, 24

Вид	Статус	Номера источников	Вид	Статус	Номера источников
<i>C. otrubae</i> Podp.	нм	6, 23, 50	<i>C. scoparia</i> Schkuhr ex Willd.*	фм	29, 33, 42, 50, 57
<i>C. oxyandra</i> (Franch. et Savat.) Kudo	фм	39, 46, 50	<i>C. scopulorum</i> Holm*	нм	44
<i>C. pachystylis</i> J. Gay	нм	6, 10	<i>C. sempervirens</i> Vill.	нм	6
<i>C. pallescens</i> L.	фм	2, 3, 6, 7, 11, 23, 37, 50	<i>C. serotina</i> Mérat	нм	23, 50
<i>C. panicea</i> L.	фм	2, 4, 6, 9, 23, 37, 50	<i>C. songorica</i> Kar. et Kir.	нм	6
<i>C. paniculata</i> L.	нм	2, 23, 50	<i>C. speciosa</i> Kunth*	фм	34, 42, 50
<i>C. parallela</i> (Laest.) Sommerf	нм	58	<i>C. sprengelii</i> Dew. ex Spreng.*	нм	33, 42, 50
<i>C. pauciflora</i> Lightf.	фм	2, 6, 17	<i>C. stenophylla</i> Wahlenb.	нм	6, 14
<i>C. pediformis</i> C.A. Mey	нм	6	<i>C. sterilis</i> Willd.*	фм	42, 50, 51, 52
<i>C. pellita</i> Willd.*	нм	33, 42, 50	<i>C. stipata</i> Muhl. ex Willd.	м	29, 33, 42, 50
<i>C. pendula</i> Huds	нм	6, 16, 23, 50	<i>C. stricta</i> Lam.	фм	29, 31, 33, 42, 50
<i>C. pennsylvanica</i> Lam.	фм	33, 42, 45, 50	<i>C. subantarctica</i> Speg.*	нм	35, 42, 50
<i>C. physodes</i> Bieb.	фм	6, 8, 10, 18, 49	<i>C. subspathacea</i> Wormsk. ex Hornem.	нм	42, 50
<i>C. pilosa</i> Scop.	м	2	<i>C. supina</i> Willd. ex Wahlenb.	фм	6, 25
<i>C. pilulifera</i> L.	нм	6, 12, 23, 43, 50	<i>C. sylvatica</i> Huds.	нм	6, 16, 18, 23, 42, 50
<i>C. podocarpa</i> R. Br.	нм	42, 50	<i>C. tenera</i> Dew.*	нм	33, 42, 50
<i>C. polyphylla</i> Kar. et Kir.	нм	6	<i>C. tenuiflora</i> Wahlenb.	нм	6, 7
<i>C. praecox</i> Schreb.	нм	2, 6, 41, 47	<i>C. tetanica</i> Schkuhr	м	33, 42, 50
<i>C. prairea</i> Dew.	нм	51	<i>C. tibetica</i> Franch.	м	48
<i>C. pseudocyperus</i> L.	нм	2, 6	<i>C. tolmiei</i> Boott	нм	44
<i>C. pseudofoetida</i> Kük.	нм	14	<i>C. tomentosa</i> L.	фм	6, 7, 25
<i>C. pulicaris</i> L.	нм	23, 50	<i>C. tribuloides</i> Wahlenb.*	м	29, 42, 50
<i>C. pumila</i> Thunb.	нм	26, 42	<i>C. trichocarpa</i> Willd.*	м	50
<i>C. remota</i> L.	фм	2, 23, 50	<i>C. trifida</i> Cav.	нм	42, 50
<i>C. rhizina</i> Blytt. ex Lindblom.	нм	6, 17	<i>C. tristis</i> Bieb.	нм	4, 6, 19, 20, 24
<i>C. rhynchophysa</i> C.A. Mey.	нм	7, 11, 42	<i>C. turkestanica</i> Regel	нм	6
<i>C. riparia</i> Curt.	нм	2, 23, 50	<i>C. umbrosa</i> Host	фм	2, 19, 24
<i>C. rosea</i> Schkuhr ex Willd.*	м	33, 42, 50	<i>C. ursina</i> Dew.	нм	42, 50
<i>C. rostrata</i> Stokes	фм	2, 6, 11, 17, 21, 23, 42, 53, 54	<i>C. urticulata</i> Boott	нм	42, 50
<i>C. rotundata</i> Wahlenb.	нм	5, 6, 8	<i>C. vaginata</i> Tausch	нм	23, 38, 50, 58
<i>C. rupestris</i> All.	нм	4–6, 42	<i>C. vesicaria</i> L.	фм	2, 6, 12, 21, 23, 42, 50
<i>C. schmidti</i> Meinsh.	нм	12	<i>C. vulpina</i> L.	нм	2, 6, 23, 50
<i>C. scirpoidea</i> Michx.*	нм	42	<i>C. vulpinoidea</i> Michx.	м	29, 33, 42, 50
			<i>C. wahuensis</i> C.A. Mey.*	фм	42, 50

Примечание. Источники: 1 – Rayner, 1926; 2 – Вильямс, 1949; 3 – Селиванов и др., 1966а; 4 – Селиванов и др., 1966б; 5 – Селиванов, 1969; 6 – Селиванов, Утёмова, 1969; 7 – Селиванов, Шкараба, 1969; 8 – Катенин, 1972; 9 – Mejstrik, 1972; 10 – Елусенова, Селиванов, 1973; 11 – Селиванов, Шавкунова, 1973; 12 – Утёмова, 1973; 13 – Крюгер, 1974; 14 – Логинова, Селиванов, 1975; 15 – Read et al., 1976; 16 – Крюгер, Селиванов, 1977; 17 – Логинова, 1980; 18 – Селиванов, 1980; 19 – Байкалова, 1985; 20 – Максимова, 1985; 21 – Переведенцева, 1985; 22 – Fitter, 1986; 23 – Harley J., Harley E., 1987; 24 – Байкалова, Онопченко, 1988; 25 – Нозадзе, 1989; 26 – Logan et al., 1989; 27 – Brundrett, 1991; 28 – Pawlowska et al., 1996; 29 – Cooke, Lefor, 1998; 30 – Titus, del Moral, 1998; 31 – Wetzel, van der Valk, 1998; 32 – Brooker et al., 1999; 33 – Miller et al., 1999; 34 – Muthukumar, Udaiyan, 2000; 35 – Fontenla et al., 2001; 36 – van de Staij et al., 2001; 37 – Eriksen et al., 2002; 38 – Ruotsalainen et al., 2002; 39 – Titus, Tsuyuzaki, 2002; 40 – Johnson et al., 2003; 41 – Бетехтина, 2004; 42 – Muthukumar et al., 2004; 43 – Olsson, Tyler, 2004; 44 – Cázares et al., 2005; 45 – Landis et al., 2005; 46 – Tsuyuzaki et al., 2005; 47 – Мухин, Бетехтина, 2006; 48 – Gai et al., 2006; 49 – Shi et al., 2006; 50 – Wang, Qiu, 2006; 51 – Weishampel, Bedford, 2006; 52 – Wolfe et al., 2006; 53 – Андреева, 2007; 54 – Гладышева, 2007; 55 – Глазырина и др., 2007; 56 – Drigo et al., 2007; 57 – Wolfe et al., 2007; 58 – Andresen et al., 2008; 59 – Edwards, Jefferies, 2010; 60 – Cuassolo et al., 2012.

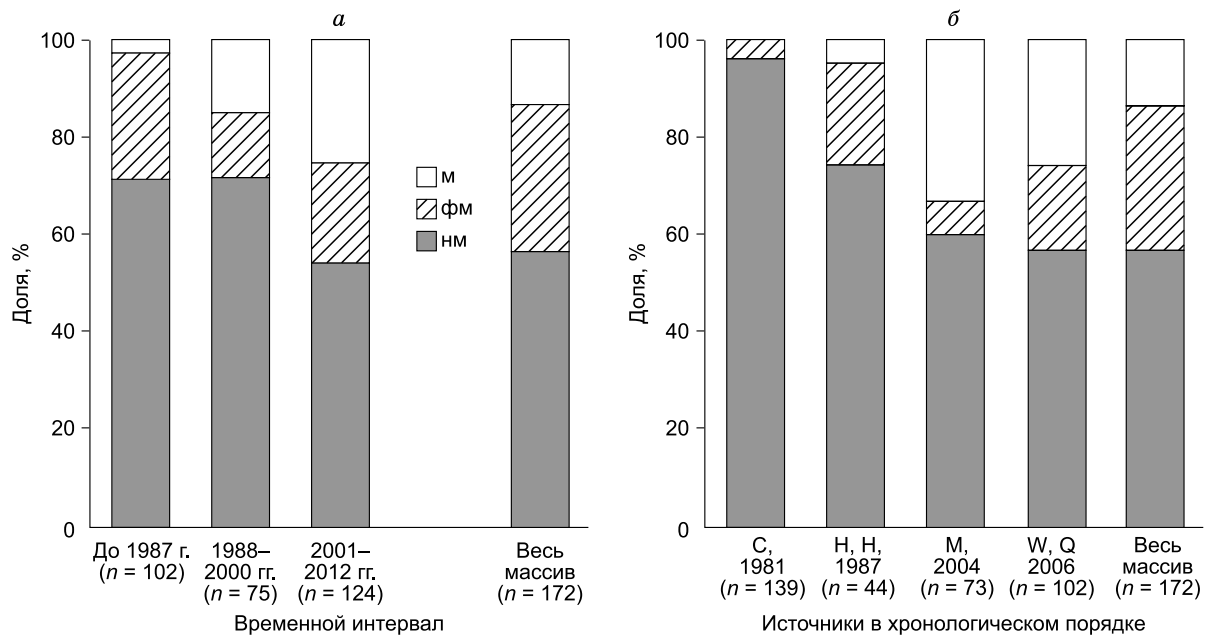
* Виды отсутствуют в сводке Т.В. Егоровой (1999) и их номенклатура дается по данным электронных ресурсов: GRIN Taxonomy for Plants (URL: http://www.ars-grin.gov/cgi-bin/npgs/html/tax_search.pl); Natural Resources Conservation Service (URL: <http://plants.usda.gov/java/nameSearch>).

** Авторы видового описания не указаны в исходной публикации (Gai et al., 2006) и их не удалось идентифицировать доступными способами.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Из 172 исследованных на микоризность видов рода *Carex* 97 (или 56.5 %) являются немикоризными – у них микориза никогда не была обнаружена (рис. 2); 23 вида (13.5 %) микоризны – относительно их известны только положительные результаты тестов на наличие арбускулярных микориз; 52 вида (30 %) факультативно микоризны, т. е. могут и образовывать, и не образовывать микоризы. В результате, 43.5 % изученных видов осок способны к микоризообразованию и всегда или, чаще, время от времени образуют арбускулярные микоризы. Это свидетельствует о том, что род *Carex* не должен рассматриваться как немикоризный. Осоки – группа со средней, но отнюдь не единичной распространенностью арбускулярных микориз.

В проанализированных источниках не упоминается, что грибные структуры в корнях осок имеют какие-либо морфологические особенности, что позволяет считать микоризу рода *Carex* типичной арбускулярной. Это подтверждают и прямые указания на обнаружение у осок микоризы *Arum*-типа с гифами, распространяющимися по межклетникам, и выраженными арбускулами (Андреева, 2007), хотя иногда арбускулы у осок отсутствовали (Miller et al., 1999). Другие упоминания об отличительности микоризообразования у рода *Carex* относятся к характеристике интенсивности развития мицелия в корнях (Нозадзе, 1989; Miller et al., 1999; Андреева, 2007; Гладышева, 2007). Обилие грибных структур в корнях осок обыч-



Значимость различий: над диагональю – значение критерия χ^2 ;
под диагональю – уровень значимости различий (P)

	До 1987 г.	1988–2000 гг.	2001–2012 гг.	Весь массив
До 1987 г.		10.67	21.65	10.31
1988–2000 гг.	0.005		6.35	7.94
2001–2012 гг.	<0.001	0.042		7.80
Весь массив	0.006	0.019	0.020	

	С, 1981	Н, Н, 1987	М, 2004	W, Q, 2006	Весь массив
С, 1981		19.19	46.40	56.78	63.89
Н, Н, 1987	<0.001		15.06	8.78	5.44
М, 2004	<0.001	<0.001		4.67	22.35
W, Q, 2006	<0.001	0.012	0.097		9.24
Весь массив	<0.001	0.066	<0.001	0.010	

Рис. 2. Хронологическое изменение соотношения долей немикоризных (нм), факультативно микоризных (фм) и микоризных (м) видов рода *Carex* в анализируемом массиве оценок (а) и в нескольких сводках (б; источники: “С, 1981” – Селиванов, 1981 (в целом для *Superaceae*); “Н, Н, 1987” – Harley J., Harley E., 1987; “М, 2004” – Muthukumar et al., 2004; “W, Q, 2006” – Wang, Qiu, 2006).

В скобках указано число видов. В нижней части приведены значимости различий между разными временными интервалами и источниками по соотношению видов разного микоризного статуса.

но низкое, в связи с чем их считали слабомикоризными растениями.

Установлен отчетливый временной тренд изменения представлений о микоризности осок (см. рис. 2, а). В начальный период (окончание – 1987 г., по выходу сводки: Harley J., Harley E., 1987) явно преобладали оценки отрицательного микоризного статуса. Позднее, т. е. в интервалах 1988–2000 и 2001–2012 гг. все большие и большие доли видов идентифицировались как микоризные или факультативно микоризные. Например, среди 124 видов, исследованных в 2001–2012 гг., 25 % формируют микоризы постоянно и 21 % – время от времени. Только у 54 % обследованных в этот период осок микориза не обнаружена. В силу больших объемов видовых списков различия между временными интервалами по встречаемости осок разной микоризности статистически значимы, т. е. обсуждаемый временной тренд надежен. Закономерность увеличения со временем доли видов осок, способных формировать микоризы, видна также при анализе списков из отдельных монографических сводок (Селиванов, 1981; Harley J., Harley E., 1987; Muthukumar et al., 2004; Wang, Qiu, 2006) (см. рис. 2, б). При их расположении в хронологическом порядке однозначно просматривается увеличение доли определений осок как микоризных или факультативно микоризных растений.

Полный объем оценок, включающий сведения из всех доступных источников, закономерно дает самую высокую долю факультативно микоризных видов, поскольку интегрирует наибольшее число описаний микоризности в отношении каждого конкретного вида как положительных, так и отрицательных.

Интересно обсудить причины, которые могут быть ответственны за регистрируемый рост свидетельств микоризности осок со временем. Прежде всего можно допустить, что при повторных исследованиях одних и тех же видов микоризу рано или поздно находят у осок, у которых она первоначально не обнаруживалась. Это предположение подтверждается примерами. Так, сведения об обследовании *C. aquatilis* содержатся в шести публикациях, при этом в пяти хронологически первых случаях микориза не была найдена, а в последнем обнаружена. У *C. hirta* из восьми исследований микориза выявлена только в последнем. У *C. rostrata* из девяти исследований микориза имеется в двух последних. Существуют, однако, и противоположные примеры. У *C. elongata* микориза обнаружена в хронологически первом исследовании, а в трех более поздних – нет. У *C. limosa* микориза также указана при первом обследовании, но не при пяти последующих. В целом с увеличением числа повторных обследований одного вида вероятность обнаружить микоризу закономерно возрастает (рис. 3) и в среднем преодолевает 50%-й порог при 4-кратном независимом обследовании одного и того же вида. Среди 30 видов осок, которые обследованы

4–5 раз, доля видов, у которых микориза обнаружена хотя бы единожды, составляет 60 %, а среди 19 видов, обследованных более 5 раз, – 80 %(!). Лишь четыре многократно обследованных вида (*C. bigelowii* (7 обследований); *C. canescens* (8 обследований); *C. caryophyllea* (7 обследований); *C. sylvatica* (6 обследований)) с большой вероятностью немикоризны.

Второе объяснение возрастания доли микоризных видов при приближении к современности состоит в том, что с течением времени расширяется круг обследованных видов, и виды, впервые исследуемые позже, по каким-либо причинам отличаются от тех, которые были изучены в ранний период. Это предположение также подтверждается. Мы сравнили распространенность микориз у 40 видов осок, которые обследовались до 1987 г. и позднее не изучались, с распространенностью микориз у 70 видов, которые впервые были обследованы после 1987 г. (рис. 4). Оказалось, что эти группы заметно различаются по взаимодействию с микоризными грибами. Среди осок, изученных в начальный период, немикоризны 83 %, а среди видов, обследованных в последующий период, – только 51 %. Различия этих пропорций высокозначимы ($n_1 = 40$; $n_2 = 70$; $dF = 2$; $\chi^2 = 11.82$; $P = 0.003$), объяснить это можно тем, что со временем менялась география исследований и что осоки в разных регионах по-разному взаимодействуют с микоризными грибами. Мы частично проверили последнее предположение, исследовав связь между периодом публикации работы и местом ее проведения. На этом этапе сведения из обзорных публикаций не использовали. Анализируемые районы определили на уровне частей

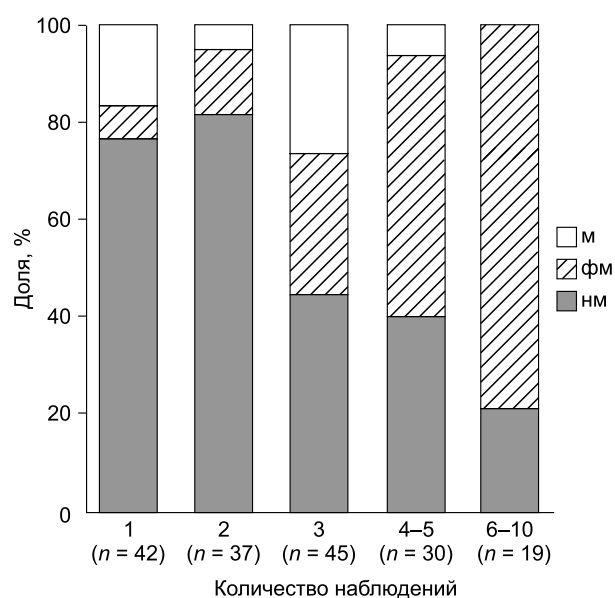


Рис. 3. Рост вероятности обнаружения микоризы у видов рода *Carex* при увеличении числа повторных обследований.

По оси ординат – доли немикоризных (нм), факультативно микоризных (фм) и микоризных (м) видов. В скобках – число проанализированных видов.

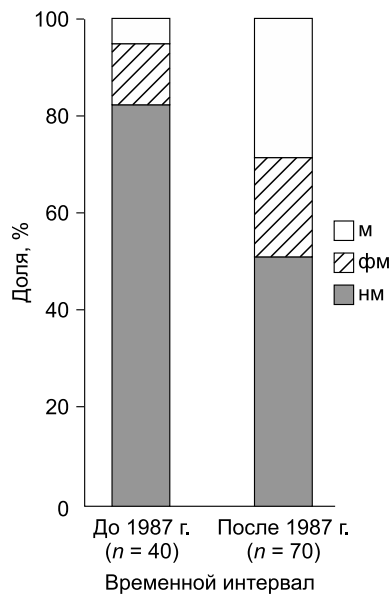


Рис. 4. Соотношение долей видов рода *Carex* немикоризного (нм), факультативно микоризного (фм) и микоризного (м) статуса обследованных или только до 1987 г., или только после 1987 г.

В скобках – число проанализированных видов.

света: Азия и Австралия (Азия – 10 публикаций, 40 видов; Австралия – 1 публикация, 1 вид); Европа (17 публикаций, 64 вида); Северная и Южная Америка (Северная Америка – 7 публикаций, 36 видов; Южная Америка – 1 публикация, 5 видов). Оказалось, что до 1987 г. явно преобладали исследования, выполненные в Европе или Азии, а в 1998–2012 гг. большинство новых видов были исследованы в Америке. При этом доля микоризных видов, относя к ним и факультативно микоризные, минимальна среди осок Азии и Австралии (20 %), а максимальна – в Северной и Южной Америке (44 %), и эти различия значимы ($n_1 = n_2 = 41$; $dF = 1$; $\chi^2 = 5.63$; $P = 0.018$). Таким образом, не исключено, что географическое положение может быть фактором, связанным с наблюдаемым временным трендом изменения представлений о микоризности рода *Carex*. Каким образом произрастание осок в той или иной части света может быть связано с микоризообразованием, в настоящее время неизвестно.

Одно из традиционных рассуждений, объясняющее причины немикоризности осок, заключалось в том, что многие осоки гигрофитны и произрастают в

условиях анаэробноза в почве, что неблагоприятно для аэробных микоризных грибов (Селиванов, 1981). Грубая разбивка осок на группы, предпочитающих разные условия увлажнения (гидрофитно-гигрофитные, гигрофитно-мезофитные и мезофитно-ксерофитные местообитания), не выявила какой-либо специфики распространенности микориз в этих группах. Помимо собственно режима влажности, в качестве причины немикоризности растений, не только видов рода *Carex*, но *Carex* в том числе, дискутируется уровень богатства почвы элементами минерального питания. Например, В.Р. Вильямс (1949) считал, что микоризность некоторых представителей *Carex*, особенно кочкообразующих, является приспособлением к перенесению низких концентраций почвенных ресурсов. В то же время в соответствии с современными представлениями специализированное немикоризное состояние, т. е. устойчивый немикоризный статус, скорее, рассматривается как указание на приуроченность к эдафически бедным местообитаниям (Olsson, Tyler, 2004; Lambers et al., 2008).

В целом справедливо замечание А.Е. Катенина (1972) о том, что немикоризность осок не может объясняться исключительно свойствами их местообитаний. Поэтому помимо внешних причин можно, вероятно, обсуждать причины внутреннего структурного порядка, способные в некоторой степени детерминировать микоризный статус осок. К таковым можно отнести два обстоятельства. Это малый поперечный размер корней последнего порядка у многих осок (Селиванов, Утёмова, 1969) и высокое обилие у многих видов корневых волосков, часто длинных (Селиванов, Утёмова, 1969; Алексеев, 1996; Miller et al., 1999). Такое сочетание признаков обычно характерно для немикоризных видов и отражает специализацию корней в направлении реализации автономной стратегии почвенного питания (John, 1980; Brundrett, 1991; Eisenstat, 1992; Веселкин, Бетехтина, 2013). Помимо таких общих составляющих автономной стратегии, у некоторых видов осок есть специальные приспособления для осуществления почвенного питания, легко морфологически идентифицируемые: моркововидные корни (dauciform roots) и выпуклые корневые волоски (bulbous root hairs), которые рассматриваются в качестве альтернативы микоризе в различных условиях среды (Miller et al., 1999; Shane et al., 2006; Конопленко, 2012).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ встречаемости арбускулярных микориз у видов рода *Carex*, выполненный на основании имеющихся литературных сведений, показал, что представление об осоках как о немикоризных растениях не соответствует накопленным данным. У многих осок, по нашим оценкам у 43.5 % обследованных видов, имеется возможность формировать арбускуляр-

ные микоризы. Это означает, что однозначная специфика взаимодействия с микоризными грибами в целом для рода *Carex* отсутствует. Устойчивые особенности тесноты взаимодействия с микоризными грибами могут обсуждаться, по-видимому, только для отдельных видов, среди которых есть виды, немикоризный или, напротив, микоризный статус ко-

торых устанавливается довольно надежно. С течением времени, т. е. по мере накопления числа независимых оценок, постепенно увеличивается доля видов осок, классифицируемых как факультативно микоризные. Это связано, по-видимому, с вовлече-

нием в анализ новых видов рода *Carex* и с пересмотром микоризного статуса повторно исследуемых видов.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 12-04-32055-а.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев Ю.Е.** Осоки (морфология, биология, онтогенез, эволюция). М., 1996. 251 с.
- Андреева Е.И.** Микоризы злаков и осок пойменных лугов // Актуальные проблемы биологии и экологии. Сыктывкар, 2007. С. 9–11.
- Байкалова А.С.** Микосимбиотрофизм растений альпийских пустошей Северо-Западного Кавказа // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1985. Т. 90, № 5. С. 87–90.
- Байкалова А.С., Онипченко В.Г.** Микосимбиотрофизм альпийских растений Тебердинского заповедника // Опыт исследования растительных сообществ в заповедниках. М., 1988. С. 93–107.
- Бетехтина А.А.** Биоэкологические особенности микотрофных и немикотрофных видов растений // Экологические механизмы динамики и устойчивости биоты. Екатеринбург, 2004. С. 29–35.
- Веселкин Д.В., Бетехтина А.А.** Проверка гипотез о различии размеров корней в связи с типом экологической стратегии и микотрофным статусом видов растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2013. Т. 118, № 1. С. 42–49.
- Вильямс В.Р.** Собрание сочинений: в 12 т. М., 1949. Т. 4. 502 с.
- Гладышева В.С.** Микосимбиотическая характеристика растений пойменных лугов // Актуальные проблемы биологии и экологии. Сыктывкар, 2007. С. 57–59.
- Глазырина М.А., Лукина Н.В., Чибрик Т.С.** К вопросу восстановления фиторазнообразия на террикониках угольных шахт // Биологическая рекультивация и мониторинг нарушенных земель. Екатеринбург, 2007. С. 149–168.
- Егорова Т.В.** Осоки (*Carex* L.) России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР) / Под ред. А.Л. Тахтаджяна. СПб.; Сент-Луис, 1999. 772 с.
- Елеусенова Н.Г., Селиванов И.А.** Микотрофность растений во флоре северных пустынь Казахстана // Уч. зап. Перм. гос. пед. ин-та. Пермь, 1973. Т. 112. С. 100–111.
- Катенин А.Е.** Микориза растений северо-востока европейской части СССР. Л., 1972. 140 с.
- Конопленко М.А.** Микориза и альтернативные приспособления для осуществления почвенного питания в роде *Carex* L. // Биология будущего: традиции и новации. Екатеринбург, 2012. С. 73–75.
- Крюгер Л.В.** Микориза лесных раннецветущих растений // Уч. зап. Перм. гос. пед. ин-та. Пермь, 1974. Т. 133. С. 24–27.
- Крюгер Л.В., Селиванов И.А.** Микотрофизм растений в некоторых растительных сообществах нижнего лесного пояса Кавказа // Уч. зап. Перм. гос. пед. ин-та. Пермь, 1977. Т. 133. С. 27–33.
- Логинова В.Г.** Микосимбиотрофизм в сосновых лесах Центрального Предуралья // Микориза и другие формы консортивных связей в природе. Пермь, 1980. С. 36–43.
- Логинова В.Г., Селиванов И.А.** Микотрофность растений в некоторых высокогорных растительных сообществах Гиссарского хребта // Уч. зап. Перм. гос. пед. ин-та. Пермь, 1975. Т. 142. С. 124–142.
- Максимова Т.А.** Микоризы горно-тундровых растений Хакасии // Микориза и другие формы консортивных связей в природе. Пермь, 1985. С. 16–26.
- Мухин В.А., Бетехтина А.А.** Адаптивное значение эндомикориз травянистых растений // Экология. 2006. Т. 37, № 1. С. 1–6.
- Нозадзе Л.М.** Микориза растений некоторых пустынных и степных фитоценозов Восточной Грузии // Микориза и другие формы консортивных связей в природе. Пермь, 1989. С. 44–49.
- Переведенцева Л.Г.** Микоризные грибы и микосимбиотрофизм растений в сосновых лесах центрального Прикамья // Там же. Пермь, 1985. С. 59–66.
- Родынюк И.С., Клевенская И.С.** Клубеньковые образования на корнях *Carex enervis* // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1971. № 10, вып. 2. С. 43–48.
- Селиванов И.А.** Материалы к характеристике микориз тундровых растений // Уч. зап. Перм. гос. пед. ин-та. Пермь, 1969. Т. 68. С. 32–44.
- Селиванов И.А.** Микориза и систематическое положение растения-хозяина // Микориза и другие формы консортивных связей в природе. Пермь, 1980. С. 3–13.
- Селиванов И.А.** Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза / Под ред. Т.А. Работного. М., 1981. 232 с.
- Селиванов И.А., Казанцева Л.К., Лекомцева Л.В.** Материалы к характеристике микосимбиотрофных связей в некоторых фитоценозах Колво-Вишерского междуречья // Уч. зап. Перм. гос. пед. ин-та. Пермь, 1966а. Т. 39. С. 33–47.
- Селиванов И.А., Калина Р.Г., Пашкова А.Ф., Подстанницкая К.В., Шачкова Н.Г.** Материалы к инвентаризации микотрофных растений склонов Эльбруса // Уч. зап. Перм. гос. ун-та. Пермь, 1966б. Т. 130. С. 98–112.
- Селиванов И.А., Утёмова Л.Д.** К анатомии корней осок в связи с изучением их микотрофности // Уч. зап. Перм. гос. пед. ин-та. Пермь, 1969. Т. 68. С. 45–55.

- Селиванов И.А., Шавкунова В.Ф.** Микотрофность растений во флоре и растительном покрове горы Иремель // Там же. Пермь, 1973. Т. 112. С. 72–93.
- Селиванов И.А., Шкараба Е.М.** Микосимбиотрофные связи в еловых лесах Северо-Западного Предуралья // Там же. Пермь, 1969. Т. 68. С. 19–31.
- Утёмова Л.Д.** О микотрофности некоторых растений юга Красноярского края // Там же. Пермь, 1973. Т. 112. С. 94–99.
- Andresen L.C., Jonasson S., Ström L., Michelsen A.** Uptake of pulse injected nitrogen by soil microbes and mycorrhizal and non-mycorrhizal plants in a speciesdiverse subarctic heath ecosystem // *Plant and Soil*. 2008. V. 313, No. 1–2. P. 283–295.
- Brooker R.W., Callaghan T.V., Jonasson S.** Nitrogen uptake by rhizomes of the clonal sedge *Carex bigelowii*: a previously overlooked nutritional benefit of rhizomatous growth // *New Phytol.* 1999. V. 142, No. 1. P. 35–48.
- Brundrett M.** Mycorrhizas in natural ecosystems // *Advances Ecol. Res.* 1991. V. 21. P. 171–313.
- Cázares E., Trappe J.M., Jumpponen A.** Mycorrhiza-plant colonization patterns on a subalpine glacier forefront as a model system of primary succession // *Mycorrhiza*. 2005. V. 15, No. 6. P. 405–416.
- Cooke J.C., Lefor M.W.** The mycorrhizal status of selected plant species from Connecticut wetlands and transition zones // *Restoration Ecol.* 1998. V. 6, No. 2. P. 214–222.
- Cuassolo F., Balseiro E., Modenutti B.** Alien vs. native plants in a Patagonian wetland: elemental ratios and ecosystem stoichiometric impacts // *Biol. Invasions*. 2012. V. 14, No. 1. P. 179–189.
- Drigo B., Kowalchuk G.A., Yergeau E. et al.** Impact of elevated carbon dioxide on the rhizosphere communities of *Carex arenaria* and *Festuca rubra* // *Global Change Biol.* 2007. V. 13, No. 11. P. 2396–2410.
- Edwards K.A., Jefferies R.L.** Nitrogen uptake by *Carex aquatilis* during the winter–spring transition in a low Arctic wet meadow // *J. Ecol.* 2010. V. 98, No. 4. P. 737–744.
- Eissenstat D.M.** Costs and benefits of constructing roots of small diameter // *J. Plant Nutr.* 1992. V. 15, No. 6–7. P. 763–782.
- Eriksen M., Bjureke K.E., Dhillion S.S.** Mycorrhizal plants of traditionally managed boreal grasslands in Norway // *Mycorrhiza*. 2002. V. 12, No. 3. P. 117–123.
- Fitter A.H.** Effect of benomyl on leaf phosphorus concentration in alpine grasslands: a test of mycorrhizal benefit // *New Phytol.* 1986. V. 103, No. 4. P. 767–776.
- Fontenla S., Puntieri J., Ocampo J.A.** Mycorrhizal associations in the Patagonian steppe, Argentina // *Plant and Soil*. 2001. V. 233, No. 1. P. 13–29.
- Gai J.P., Cai X.B., Feng G. et al.** Arbuscular mycorrhizal fungi associated with sedges on the Tibetan Plateau // *Mycorrhiza*. 2006. V. 16, No. 3. P. 151–157.
- Harley J.L., Harley E.L.** A check-list of mycorrhiza in the British flora // *New Phytol.* 1987. V. 105, No. S1. P. 1–102.
- Harrington T.J., Mitchell D.T.** Colonization of root systems of *Carex flacca* and *C. pilulifera* by *Cortinari* (*Dermocybe*) *cinnamomeus* // *Mycol. Res.* 2002. V. 106, No. 4. P. 452–459.
- John St T.V.** Root size, root hairs and mycorrhizal infection: a re-examination of Baylis's hypothesis with tropical trees // *New Phytol.* 1980. V. 84, No. 3. P. 483–487.
- Johnson D., Vandenkoornhuysen P.J., Leake J.R. et al.** Plant communities affect arbuscular mycorrhizal fungal diversity and community composition in grassland microcosms // *New Phytol.* 2003. V. 161, No. 2. P. 503–515.
- Lambers H., Raven J.A., Shaver G.R., Smith S.E.** Plant nutrient-acquisition strategies change with soil age // *Trends Ecol. Evol.* 2008. V. 23, No. 2. P. 95–103.
- Landis F.C., Gargas A., Givnish T.J.** The influence of arbuscular mycorrhizae and light on Wisconsin (USA) sand savanna understories 2. Plant competition // *Mycorrhiza*. 2005. V. 15, No. 7. P. 555–562.
- Logan V.S., Clarke P.J., Allaway W.G.** Mycorrhizas and root attributes of plants of coastal sand-dunes of New South Wales // *Aust. J. Plant Physiol.* 1989. No. 16. P. 141–146.
- Mejstrik V.K.** Vesicular-arbuscular mycorrhizas of the species of a Molinietum coeruleae L.I. association: the ecology // *New Phytol.* 1972. V. 71, No. 5. P. 883–890.
- Miller R.M., Smith C.I., Jastrow J.D., Bever J.D.** Mycorrhizal status of the genus *Carex* (*Cyperaceae*) // *Am. J. Bot.* 1999. V. 86, No. 4. P. 547–553.
- Muthukumar T., Udaiyan K.** Arbuscular mycorrhizas of plants growing in the Western Ghats region, Southern India // *Mycorrhiza*. 2000. V. 9, No. 6. P. 297–313.
- Muthukumar T., Udaiyan K., Shanmughavel P.** Mycorrhiza in sedges – an overview // *Ibid.* 2004. V. 14, No. 2. P. 65–77.
- Olsson P.A., Tyler G.** Occurrence of non-mycorrhizal plant species in south Swedish rocky habitats is related to exchangeable soil phosphate // *J. Ecol.* 2004. V. 92, No. 5. P. 808–815.
- Pawlowska T.E., Błaszowski J., Rühling Å.** The mycorrhizal status of plants colonizing a calamine spoil mound in southern Poland // *Mycorrhiza*. 1996. V. 6, No. 6. P. 499–505.
- Rayner M.C.** Mycorrhiza // *New Phytol.* 1926. V. 25, No. 1. P. 1–51.
- Read D.J., Koucheki H.K., Hodgson J.** Vesicular-arbuscular mycorrhiza in natural vegetation system // *Ibid.* 1976. V. 77, No. 3. P. 641–653.
- Ruotsalainen A.L., Väre H., Vestberg M.** Seasonality of root fungal colonization in low-alpine herbs // *Mycorrhiza*. 2002. V. 12, No. 1. P. 29–36.
- Shane M.W., Cawthray G.R., Cramer M.D., Kuo J., Lambers H.** Specialized 'dauciform' roots of *Cyperaceae* are structurally distinct, but functionally analogous with 'cluster' roots // *Plant Cell Environ.* 2006. V. 29, No. 10. P. 1989–1999.

- Shi Z.Y., Feng G., Christie P., Li X.L.** Arbuscular mycorrhizal status of spring ephemerals in the desert ecosystem of Junggar Basin, China // *Mycorrhiza*. 2006. V. 16, No. 4. P. 269–275.
- Titus J.H., del Moral R.** Vesicular-arbuscular mycorrhizae influence Mount St. Helens pioneer species in greenhouse experiments // *Oikos*. 1998. V. 81, No. 3. P. 495–510.
- Titus J.H., Tsuyuzaki S.** Arbuscular mycorrhizal distribution in relation to microsites on recent volcanic substrates of Mt. Koma, Hokkaido, Japan // *Mycorrhiza*. 2002. V. 12, No. 6. P. 271–275.
- Tsuyuzaki S., Hase A., Niinuma H.** Distribution of different mycorrhizal classes on Mount Koma, northern Japan // *Ibid.* 2005. V. 15, No. 2. P. 93–100.
- Van de Staaij J., Rozema J., van Beem A., Aerts R.** Increased solar UV-B radiation may reduce infection by arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) in dune grassland plants: evidence from five years of field exposure // *Plant Ecol.* 2001. V. 154, No. 1–2. P. 171–177.
- Wang B., Qiu Y.-L.** Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants // *Mycorrhiza*. 2006. V. 16, No. 5. P. 299–363.
- Weishampel P.A., Bedford B.L.** Wetland dicots and monocots differ in colonization by arbuscular mycorrhizal fungi and dark septate endophytes // *Ibid.* 2006. V. 16, No. 7. P. 495–502.
- Wetzel P.R., van der Valk A.G.** Effects of nutrient and soil moisture on competition between *Carex stricta*, *Phalaris arundinacea*, and *Typha latifolia* // *Plant Ecol.* 1998. V. 138, No. 2. P. 179–190.
- Wolfe B.E., Mummey D.L., Rillig M.C., Klironomos J.N.** Small-scale spatial heterogeneity of arbuscular mycorrhizal fungal abundance and community composition in a wetland plant community // *Mycorrhiza*. 2007. V. 17, No. 3. P. 175–183.
- Wolfe B.E., Weishampel P.A., Klironomos J.N.** Arbuscular mycorrhizal fungi and water table affect wetland plant community composition // *J. Ecol.* 2006. V. 94, No. 5. P. 905–914.