

## РЕТРОСПЕКТИВНЫЕ И ТЕКУЩИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О МИКОРИЗНОСТИ ВИДОВ РОДА *CAREX* L.

Ретроспективно проанализированы сведения из 60 публикаций 1926–2012 гг. о наличии или отсутствии арбускулярных микориз у видов рода *Carex* L. (Cyperaceae). Из 173 видов осок, в отношении которых имеется информация о микоризном статусе, у 98 видов (57%) микориза не найдена, у 23 видов (13%) микоризы обнаруживались всегда; 52 вида (30%) могут как образовывать, так и не образовывать микоризы. По мере увеличения числа исследований растет доля видов *Carex*, в отношении которых показана способность к формированию микориз.

**Ключевые слова:** осока, *Carex*, микориза, арбускулярная микориза, микоризность, микотрофность.

Микоризность, или микотрофность – фундаментальное биоэкологическое свойство подавляющего большинства растений. 80% видов и 92% семейств сосудистых растений образуют микоризы разного строения [1], [5]. С учетом широкого распространения микориз, которые в некоторых растительных сообществах представлены тотально, исключением из правил, т. е. относительно редким случаем, является немикоризное состояние. Примерами преимущественно немикоризных семейств двудольных являются Brassicaceae, Chenopodiaceae, Polygonaceae, однодольных – Cyperaceae. и, в частности, виды рода *Carex* L. Мнение о безмикоризности осок достаточно прочно закреплено в отечественной традиции. Однако в последние десятилетия появилось значительное число свидетельств наличия у осок арбускулярных микориз – симбиотических приспособлений для осуществления минерального питания [4], [5]. Это побудило нас целенаправленно проанализировать имеющиеся данные о взаимодействии видов рода *Carex* с микоризными грибами, чтобы скорректировать общее представление о микоризности осок в соответствии с накопленной информацией. Ниже излагаются результаты такого анализа с особым вниманием к рассмотрению изменения представлений о микоризности *Carex* в ретроспективе.

### Материал и методы

Проанализированы сведения из 60 работ, содержащих как оригинальные оценки, так и обзорных, опубликованных с 1926 по 2012 г. Всего удалось собрать 517 оценок микориз-

ного статуса для 173 видов *Carex*. В среднем каждый вид был протестирован на наличие микориз 3 раза (медиана распределения – также 3 раза, абсолютный размах числа оценок для одного вида – 1–10 раз). В тех случаях, когда в публикации присутствовало прямое указание на то, микоризным или немикоризным является вид, использовали оценку авторов. Если авторы привели сведения о наличии в корнях разных грибных структур (арбускулы, везикулы, мицелий, споры), но не дали заключительной оценки статуса (например: [2], [6]), микоризными считали те виды, в отношении которых было указано присутствие арбускул или везикул. Не считали указанием на микоризный статус упоминания о присутствии в корнях темных септированных эндифитов или псевдомикоризных структур. Если в отношении вида имелись оценки и положительного (микоризный вид) и отрицательного (немикоризный вид), характера, для обозначения такого вида использовали термин «факультативно микоризный». Не анализируются случаи наличия у осок каких-либо иных типов микориз кроме арбускулярных (везикулярно-арбускулярных или зигомицетных тамнискофаговых эндомикориз по [1]).

### Результаты и обсуждение

Из 173 исследованных на микоризность видов *Carex* 98 видов (или 57%) являются немикоризными – у них микориза никогда не была обнаружена (рис. 1). 23 вида (13%) микоризны – у них не описаны случаи отсутствия микориз. 52 вида (30%) являются факультативно микоризными, т. е. могут и обра-

зовывать, и не образовывать микоризы. Итого, 43% изученных видов осок всегда или время от времени образуют арбускулярные микоризы. Это заключение приводит к необходимости коррекции представления о роде *Carex* как о группе однозначно немикоризной. Правильнее считать осоки группой с низкой или средней распространенностью арбускулярных микориз.

Интересным является установленный отчетливый временной тренд изменения представлений о микоризности осок (см. рис. 1 а). В начальный период исследований, окончанием которого приняли 1987 г. (по выходу первого известного нам крупного обобщения, содержащего список видов [3]), явно преобладали оценки отрицательного микоризного статуса. Позднее, т. е. в работах, опубликованных в интервалах 1988–2000 и 2001–2012 гг., все большие доли видов получали статус «микоризные» или «факультативно микоризные». В частности, среди 124 видов, обследованных в 2001–2012 гг., 25% формируют микоризы постоянно, и 21% – время от времени. Соответственно только у 54% обследованных в этот период осок микориза не обнаружена. В силу значительности объемов видовых списков, анализируемых в каждом временном интервале, различия между интервалами по соотношению осок разной микоризности значимы (критерий  $\chi^2$ , в большинстве случаев  $P < 0,01$ , в одном –

$P < 0,05$ ), т. е. обсуждаемые временные тренды надежны.

К близкому заключению об увеличении по мере накопления новых данных доли видов осок, способных формировать микоризы, приводит и анализ массивов, опубликованных в отдельных сводках (см. рис. 1 б). Сопоставление четырех крупных сводок [1], [3]–[5], расположенных в хронологическом порядке, со всей очевидностью на высоких и средних уровнях значимости демонстрирует закономерность увеличения доли определений осок как микоризных или факультативно микоризных растений.

Каковы могут быть причины того, что по мере увеличения числа исследований растет доля видов, в отношении которых оказывается установленной способность к формированию микориз? Предположений для объяснения этой закономерности может быть выдвинуто по меньшей мере два.

Первое предположение состоит в том, что, возможно, при повторных исследованиях одних и тех же видов *Carex* микориза обнаруживается у видов, у которых она первоначально не была найдена. Это предположение весьма правдоподобно, так как вероятность обнаружения редкого события возрастает с ростом числа наблюдений. Обнаружение микоризных структур (арбускул) в корнях осок, обычно формирующих микоризу с невысокой ин-

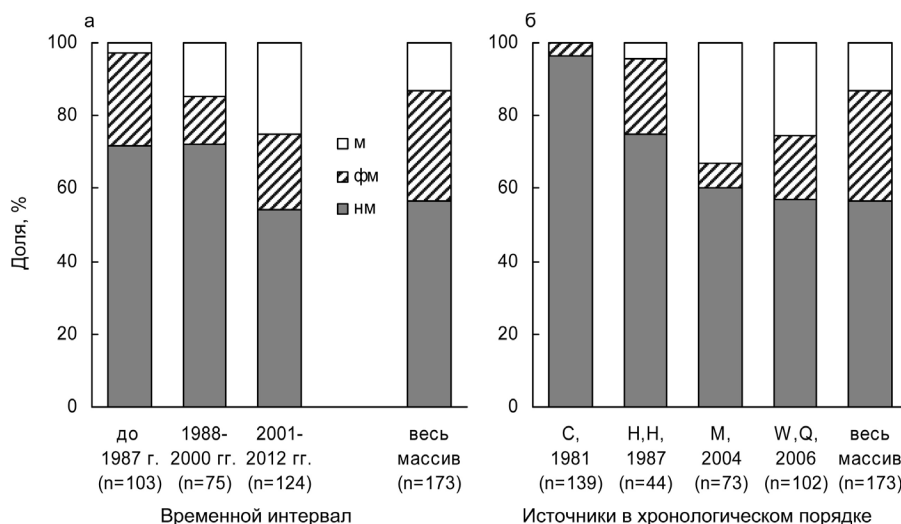


Рисунок 1. Хронологическое изменение соотношения долей немикоризных (нм), факультативно микоризных (фм) и микоризных (м) видов р. *Carex* в разные временные интервалы по сформированному массиву оценок (а) и в нескольких сводках (б; источники: «С, 1981» – [1] (в целом для *Carex*); «Н, Н, 1987» – [3]; «М, 2004» – [4]; «W, Q, 2006» – [5]). В скобках указано число проанализированных видов.

тенсивностью, можно с некоторыми оговорками считать редким событием. Имеются красноречивые примеры, подтверждающие это предположение. Так, сведения об обследовании *C. aquatilis* Wahlenb. содержатся в 6 публикациях, при этом в пяти хронологически первых случаях микориза не была найдена, а в последнем обнаружена. В 8 исследованиях *C. hirta* L. микориза найдена только в последнем; в 9 исследованиях *C. rostrata* Stokes. микориза найдена только в двух последних. Однако имеются и противоположные примеры. У *C. elongata* L. микориза была найдена в хронологически первом исследовании, а в трех более поздних – нет. У *C. limosa* L. микориза также указана при первом обследовании, но не при пяти последующих.

Но в целом, по-видимому, частоты случаев повторного нахождения или не нахождения микориз при последовательных обследованиях одного и того же вида уравнивают друг друга. Мы проанализировали сведения об оценках микоризного статуса 63 видов осок, каждый из которых был обследован в отношении микоризного статуса в каждом из двух временных интервалов: во-первых, в 1926–1987 гг. и, во-вторых, в 1988–2012 гг. Оказалось, что распределение видов по группам немикоризных, факультативно микоризных и микоризных в оба временные интервала было близким (рис. 2 а) и статистически не различимым ( $n_1=n_2=63$ ;  $dF=2$ ;  $\chi^2=3,35$ ;  $P=0,187$ ). Это свидетельствует, что изменения микоризного статуса видов при их повторных обследованиях не являются решающей причиной наблюдаемой временной динамики представлений о микоризности видов р. *Carex*.

Второе предположение, способное объяснить возрастание доли видов с положительным микоризным статусом при приближении к современности, состоит в том, что с течением времени расширяется круг обследованных видов, и виды, впервые обследуемые позже, по каким-то причинам отличаются от тех, которые были изучены в ранний период наблюдений. Это предположение по результатам анализа сформированного массива оценок получило хорошую поддержку. Мы сравнили распространенность микориз у 40 видов осок, которые были обследованы до 1987 г. и позднее не изучались, с распространенностью мико-

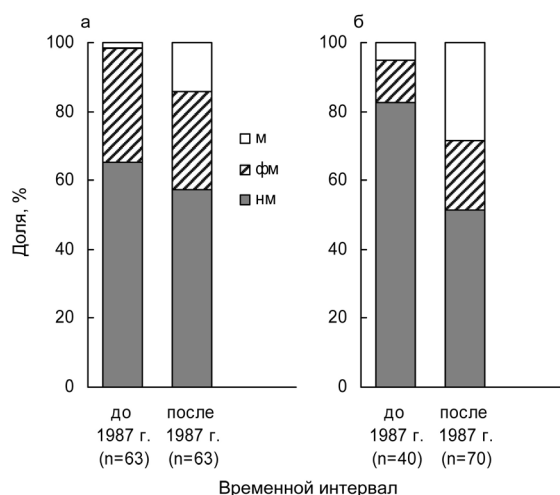


Рисунок 2. Хронологическое изменение соотношения долей оценок немикоризного (нм), факультативно микоризного (фм) и микоризного (м) статуса видов р. *Carex*. а – сравнение результатов повторного обследования 63 видов, изученных в периоды до и после 1987 г.; б – сравнение результатов обследования уникальных видов, изученных или только в период до 1987 г., или только после 1987 г. В скобках указано число проанализированных видов.

риз у 70 видов, которые впервые были обследованы в период после 1987 г. (рис. 2 б). Оказалось, что эти группы видов очень заметно различаются по представленности способов взаимодействия с микоризными грибами. Среди видов, изученных исключительно в начальный период, немикоризными являются 83%, а среди видов, обследованных в последующий период, – только 51%. Обсуждаемые особенности высоко значимы ( $n_1=40$ ;  $n_2=70$ ;  $dF=2$ ;  $\chi^2=11,82$ ;  $P=0,003$ ), что дает основания считать их надежными.

### Заключение

Предпринятый на основании массива литературных сведений анализ встречаемости арбускулярных микориз у видов р. *Carex* свидетельствует, что представление об осоках как об однозначно немикоризных растениях не отвечает действительности. В совокупности 43% когда-либо обследованных на наличие микориз видов р. *Carex* могут их формировать. Таким образом, едва ли объяснением низкого уровня распространения микориз у осок может служить прямая апелляция к какой-либо специфике таксономической группы в целом. В литературе отсутствуют указания на морфологические особенности арбускулярных микориз осок,

по сравнению с другими группами растений, за исключением констатации обычно низкого обилия гриба в корнях. Закономерность увеличения со временем доли видов осок, определяемых как микоризные или факультативно микориз-

ные, объясняется, во-первых, вовлечением в анализ новых видов *Carex* и, во-вторых, пересмотром микоризного статуса повторно исследуемых видов. Первая причина, по нашим оценкам, заметно весомее второй.

18.09.2012

**Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект 12-04-32055-а) и гранта Президента РФ по поддержке ведущих научных школ (НШ-5325.2012.4)**

**Список литературы:**

1. Селиванов, И. А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза / И. А. Селиванов ; под ред. Т. А. Работного. – М. : Наука, 1981. – 232 с.
2. Gai, J. P. Arbuscular mycorrhizal fungi associated with sedges on the Tibetan plateau / J. P. Gai [et al] // Mycorrhiza. – 2006. – V. 16, № 3. – P. 151–157.
3. Harley, J. L. A check-list of mycorrhiza in the British flora / J. L. Harley, E. L. Harley // New Phytologist. – 1987. – V. 105. – P. 1–102.
4. Muthukumar, T. Mycorrhiza in sedges – an overview / T. Muthukumar, K. Udaiyan, P. Shanmughavel // Mycorrhiza. – 2004. – V. 14, № 2. – P. 65–77.
5. Wang, B. Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants / B. Wang, Y.-L. Qiu // Mycorrhiza. – 2006. – V. 16, № 5. – P. 299–363.
6. Weishampel, P. A. Wetland dicots and monocots differ in colonization by arbuscular mycorrhizal fungi and dark septate endophytes / P. A. Weishampel, B. L. Bedford // 2006. – V. 16, № 7. – P. 495–502.

Сведения об авторах:

**Конопленко М.А.**, студент кафедры экологии Центра классического образования ФГАОУ ВПО «Уральский федеральный университет им. первого Президента России Б.Н. Ельцина»

**Бетехтина А.А.**, доцент кафедры экологии Центра классического образования ФГАОУ ВПО «Уральский федеральный университет им. первого Президента России Б.Н. Ельцина», кандидат биологических наук, e-mail: betechtina@mail.ru

620083, г. Екатеринбург, пр. Ленина, 51, тел. (343) 2617495, e-mail: O-41-68@yandex.ru

**Веселкин Д.В.**, старший научный сотрудник лаборатории биоразнообразия растительного мира и микобиоты Института экологии растений и животных УрО РАН, кандидат биологических наук 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202, тел. 8(343)2103858, e-mail: denis\_v@ipae.uran.ru

**UDC 582.542.12–155.724**

**Konoplenko M.A.<sup>1</sup>, Veselkin D.V.<sup>1,2</sup>, Betechtina A.A.<sup>1</sup>**

<sup>1</sup>Ural Federal University named after the first president of Russia B.N. Yeltsin

<sup>2</sup>Institute of plant and animal ecology, Ural Division RAS

E-mail: O-41-68@yandex.ru, betechtina@mail.ru, denis\_v@ipae.uran.ru

**RETROSPECTIVE AND CURRENT VIEW ABOUT THE GENUS CAREX L. MYCORRHIZATION**

Retrospectively analyzed data from 60 publications 1926-2012 about the presence or absence of arbuscular mycorrhizas in species of the genus *Carex* L. (Cyperaceae). There are 173 species sedges, in relation to which there is information about mycorrhizal status. In 98 species (57%) mycorrhiza is not found; the 23 species (13%) mycorrhiza is found always; 52 species (30%) may form or do not form mycorrhiza. The share of *Carex* species, in respect of which shows the ability to form mycorrhiza, increases with the increase of the number of research.

Key words: sedge, *Carex*, mycorrhiza, arbuscular mycorrhiza, mycorrhization, mycotrophy.

**Bibliography:**

1. Selivanov, I. A. Mikosimbiotrofizm as a form consorts connection in the vegetation of the Soviet Union / I. A. Selivanov ; ed. T. A. Rabotnyy. – Moscow : Nauka, 1981. – 232 p.
2. Gai, J. P. Arbuscular mycorrhizal fungi associated with sedges on the Tibetan plateau / J. P. Gai [et al] // Mycorrhiza. – 2006. – V. 16, № 3. – P. 151–157.
3. Harley, J. L. A check-list of mycorrhiza in the British flora / J. L. Harley, E. L. Harley // New Phytologist. – 1987. – V. 105. – P. 1–102.
4. Muthukumar, T. Mycorrhiza in sedges – an overview / T. Muthukumar, K. Udaiyan, P. Shanmughavel // Mycorrhiza. – 2004. – V. 14, № 2. – P. 65–77.
5. Wang, B. Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants / B. Wang, Y.-L. Qiu // Mycorrhiza. – 2006. – V. 16, № 5. – P. 299–363.
6. Weishampel, P. A. Wetland dicots and monocots differ in colonization by arbuscular mycorrhizal fungi and dark septate endophytes / P. A. Weishampel, B. L. Bedford // 2006. – V. 16, № 7. – P. 495–502.