

УДК 581.557.24

**ДИНАМИКА РАЗВИТИЯ МИКОСИМБИОНТА  
В ПОДЗЕМНЫХ ОРГАНАХ *DACTYLORHIZA MACULATA* (L.) SOÓ  
(ORCHIDACEAE, MONOCOTYLEDONEAE)  
В ТЕЧЕНИЕ ПЕРИОДОВ ВЕГЕТАЦИИ И ПОКОЯ**

**О. А. Маракаев, С. В. Холмогоров**

*Ярославский государственный университет им. П. Г. Демидова  
Россия, 150000, Ярославль, Советская, 14  
E-mail: olemar@yandex.ru*

Поступила в редакцию 15.03.13 г.

**Динамика развития микосимбионта в подземных органах *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó (Orchidaceae, Monocotyledoneae) в течение периодов вегетации и покоя.** – Маракаев О. А., Холмогоров С. В. – Впервые выявлены особенности развития микосимбионта в подземных органах пальчатокоренника пятнистого *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó в течение периодов вегетации и покоя растения. В придаточных корнях и окончаниях стеблекорневых тубероидов показатели микосимбиотрофности меняются аналогично с момента их образования на растении, в течение периода покоя и до начала следующей вегетации, когда между ними начинают проявляться различия. Наибольшая степень микотрофности отмечена в период активного роста подземных органов (июнь – июль), наименьшая – в период покоя растения (январь – март). Преобладающими формами микосимбионта в течение вегетации являются пелотоны и гифы, во время зимнего покоя в клетках подземных органов в основном содержится зернистая масса, образующаяся в результате лизиса грибного эндофита.

*Ключевые слова:* Orchidaceae, *Dactylorhiza maculata*, микосимбиотрофия, микосимбионт, окончания стеблекорневых тубероидов, придаточные корни.

**Development dynamics of the mycosymbiont in the underground organs of *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó (Orchidaceae, Monocotyledoneae) during its vegetative and dormancy periods.** – Marakaev O. A. and Kholmogorov S. V. – Peculiarities of mycosymbiont development in the underground organs of *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó (Orchidaceae) during its vegetative and dormancy periods were discovered for the first time. The mycosymbiotrophic index in adventitious roots and tuberous stem-root ends changes similarly from their emergence on the plant, during the dormancy and up to the next vegetation period when these differences begin to show. The mycotrophicity was found to be at peak during the time of active growth of the underground organs (June – July), and it was lowest in the dormancy period (January – March). The prevailing forms of mycosymbionts during the vegetative period are pelotons and free hyphae, while granular mass formed as a result of mycosymbiont lysis is contained in the plant's underground organ cells during hibernation.

*Key words:* Orchidaceae, *Dactylorhiza maculata*, mycosymbiotrophy, mycosymbiont, tuberous stem-root ends, adventitious roots.

## **ВВЕДЕНИЕ**

Представители семейства Orchidaceae находятся в симбиозе с микоризным грибом в течение большинства этапов онтогенеза – с момента прорастания семени и до естественной гибели растения (Hadley, 1982; Rasmussen, 1995; Cameron et al., 2006). Взрослые орхидеи с развитым ассимиляционным аппаратом вступают в связь

с микосимбионтом, образуя эумицетную толипофаговую эндомикоризу (Селиванов, 1981; Татаренко, 1995). Этот процесс представляет собой облигатное условие нормального прохождения их жизненного цикла, обеспечивая успешный рост и развитие (Куликов, Филиппов, 2003; Rasmussen H., Rasmussen F., 2009). Как известно, орхидные являются уникальными представителями флоры и охраняются, в том числе на международном уровне (Ефимов, 2010; Варлыгина, 2011), а отношения с микосимбионтом могут выступать для них лимитирующим фактором (Татаренко, 1996; Phillips et al., 2011).

О взаимодействии орхидных и их микосимбионтов к настоящему времени известно крайне мало (Látr et al., 2008; Rasmussen H., Rasmussen F., 2009). Сложность этих отношений заключается в их зависимости от физиологического состояния растений, особенностей надземной и подземной сферы, фаз сезонного развития и времени года. Данные о таких аспектах микосимбиотрофии орхидных в литературе практически отсутствуют (Вахрамеева и др., 2004; Currah et al., 1990). Актуальным для понимания сути трофических отношений партнеров симбиоза является изучение взаимодействия орхидных с микосимбионтом в течение периода вегетации с учетом развития подземных органов, а также ассимиляционного аппарата, обуславливающего продуктивность фотосинтеза и, следовательно, образование органических веществ, используемых эндофитом (Татаренко, Варывдина, 2006; Rasmussen H., Rasmussen F., 2009). Отсутствуют данные о состоянии микосимбионта в период покоя растения, в том числе зимнего, когда автотрофный партнер симбиоза сохраняет возможность получать органические соединения исключительно гетеротрофным путем и в большей степени зависит от микоризного гриба. Однако изучение этих вопросов необходимо как для раскрытия особенностей микосимбиотрофии орхидных, являющейся ключевым вопросом их биологии (Куликов, Филиппов, 2003; Rasmussen, 1995), так и для решения важнейших общебиологических проблем взаимодействия в симбиотических системах различного уровня (Бухарин и др., 2011).

В связи с этим целью работы было выявление особенностей развития микосимбионта в подземных органах пальчатокоренника пятнистого *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó – одного из наиболее широко распространенных представителей орхидных умеренного климата центральной России – в течение периодов вегетации и покоя.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом исследования являлся пальчатокоренник пятнистый (*Dactylorhiza maculata* (L.) Soó), принадлежащий к жизненной форме орхидных со стеблекорневым тубероидом – органом, выполняющим запасающую функцию (Татаренко, 1996). В работе изучены генеративные особи *D. maculata*, произрастающие на территории Ярославской области (Даниловский район) в березняке разнотравном с примесью ольхи на дерново-подзолистой суглинистой почве с содержанием гумуса в корнеобитаемом слое – 1.4%, pH – 5.1. Глубина промерзания почвы в зоне исследований составляет 0.5 – 1.0 м. Подземные органы генеративных особей *D. maculata* отбирали в периоды вегетации (май – сентябрь) и зимнего покоя (ок-

тябрь – апрель) во вторую декаду каждого месяца. Отбор проб с мая по сентябрь проводили в природных условиях, с октября по апрель исследовали растения с модельного участка, на который они были перенесены в сентябре без разрушения земляного кома. При отборе проб растения аккуратно выкапывали вместе с земляным комом, подземные органы освобождали от почвы, отмывали водой и фиксировали в 70%-ном этиловом спирте. В зимний период извлеченные почвенные монолиты предварительно оттаивали при температуре 18 – 20°C в течение двух часов. Средняя проба включала 5 придаточных корней и 5 корневых окончаний тубероидов, взятых от разных экземпляров растений.

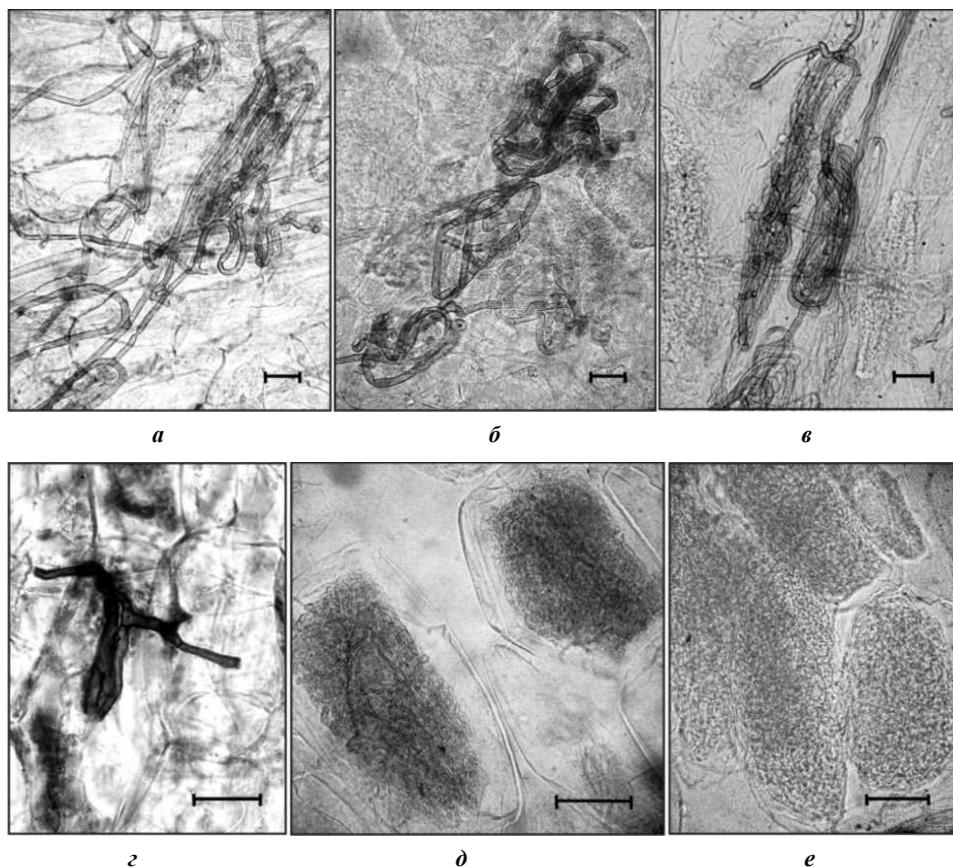
Исследование микосимбиотрофии проводили по методике И. А. Селиванова (1981). Подземные органы мацерировали и окрашивали анилиновой синью в 40%-ной молочной кислоте. Из каждого придаточного корня и корневого окончания тубероида готовили давленные препараты (Паушева, 1988). Изучали их равномерно по всей длине подземных органов, которая различалась в зависимости от периода годового цикла развития *D. maculata* и составляла от 1.5 до 7.5 см. Обилие микосимбионта в подземных органах оценивали по 5-балльной шкале под световым микроскопом при увеличении  $\times 100$ . Определение качественных характеристик микосимбионта проводили на давленных препаратах и на срезах, которые получали на микротоме с термоохлаждающим столиком ТОС-2 (Паушева, 1988). Состояние микосимбионта изучали при малом ( $\times 100$ ) и большом ( $\times 400$ ) увеличении, фотографирование и анализ полученных изображений проводили с использованием цифрового оборудования и программного обеспечения «Altam». На препаратах отмечали наличие гиф, рыхлых и плотных пелотонов (клубков гиф), зернистой массы.

В среднем для исследованных проб придаточных корней и корневых окончаний тубероидов оценивали по 230 полей зрения. Общее их число в работе составило 6756. Рассчитывали показатели обилия (степень микотрофности, интенсивность) и частоту встречаемости микоризной инфекции (Селиванов, 1981), а также долю выявленных состояний микосимбионта по отношению к общему числу просмотренных полей зрения для каждой пробы. Статистическую обработку полученных экспериментальных данных проводили по стандартным методикам (Плохинский, 1970; Зайцев, 1984) с использованием программы Excel'2007. В работе представлены средние величины параметров и их стандартные ошибки.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Подземные органы многолетнего растения *D. maculata* ежегодно замещаются (Татаренко, 1996; Vakhrameeva et al., 2008) и представляют собой удобную естественную модель для рассмотрения симбиотических отношений с микосимбионтом, поскольку позволяют проследить их становление в течение вегетации одновременно с ростом молодых придаточных корней и окончаний тубероидов, состояние в период зимнего покоя и развитие на следующий год, которое заканчивается отмиранием старых органов. Нами показано, что заселение подземных органов *D. maculata* микосимбионтом происходит по мере их формирования в течение вегетационного периода: корневых окончаний тубероидов – в июне, придаточных

корней – в июле. К этому моменту их длина, как правило, составляет 1.5 – 2.0 см. Гифы микосимбионта активно проникают через корневые волоски молодых подземных органов в клетки экзодермы и коровой паренхимы, где образуют «клубки» – пелотоны. Нами были выделены рыхлые и плотные пелотоны, различающиеся плотностью упаковки в них грибных гиф (рис. 1, б, в), что может свидетельствовать о разных стадиях развития симбиотических отношений. Как известно, грибные эндофиты, проникая в ткани растения-хозяина, получают специфическую среду обитания, обеспечивающую им возможность использования органических субстратов и избегания конкуренции с другими почвенными микроорганизмами (Brundrett, 2002).



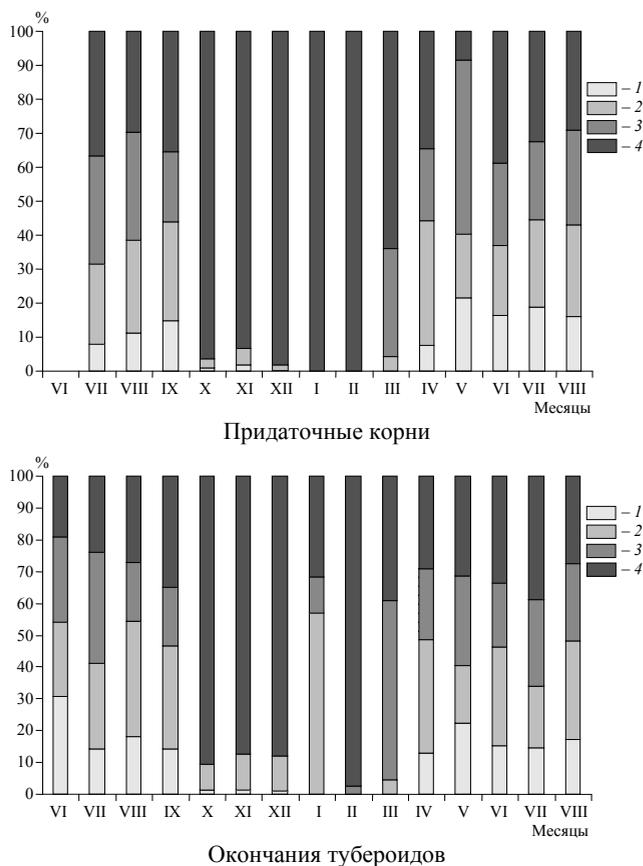
**Рис. 1.** Микосимбионт в подземных органах *D. maculata* в периоды вегетации (а – в) и покоя (г – е): а – гифы; б – рыхлые пелотоны (клубки гиф); в – плотные пелотоны; г – фрагмент утолщенной гифы; д – начало переваривания пелотонов; е – переваренные пелотоны (зернистая масса). Длина масштабной линейки составляет 10 мкм

## ДИНАМИКА РАЗВИТИЯ МИКОСИМБИОНТА

Диаметр грибных гиф, проникающих в подземные органы *D. maculata*, составляет около 2.5 мкм, длина их отдельных фрагментов может достигать 800 мкм. Длина формируемых гифами пелотонов варьирует от 71 до 125 мкм, ширина – от 20 до 58 мкм. В придаточных корнях количество гиф (рис. 1, а) постепенно увеличивается с июля по сентябрь (рис. 2). Для окончаний тубероидов их максимальное количество (31%) отмечено в июне и в течение дальнейшей вегетации (июль – сентябрь) снижается в 1.7 – 2.0 раза, что сопровождается увеличением количества пелотонов и зернистой массы (рис. 1, д, е), представляющей собой результат лизиса микосимбионта.

При переваривании микосимбионта продукты, содержащиеся в гифах, поступают в растительные клетки и используются автотрофным организмом в процессах роста и развития (Крюгер, Шардакова, 1980; Селиванов, 1981). Имеются данные, что микоризные грибы участвуют в обеспечении орхидных углеродом, азотом, фосфором, водой, жиром, гликогеном, белковыми веществами и витаминами (Burgeff, 1959; Rasmussen, 1995; Gebauer, Meyer, 2003).

В этом случае генеративные особи *D. maculata* сочетают два способа питания – автотрофный и гетеротрофный. Первый определяется продуктивностью фотосинтеза, второй – особенностями развития микосимбионта и его использования растением (Hadley, 1982; Rasmussen, Whigham, 2002; Radhika, Rodrigues, 2007). Микосимбионт может продолжительное время существовать в подземных органах орхидных до момента переваривания, а его полное разрушение в некоторых случаях приводит к замедлению развития и даже гибели растения (Hadley, 1982). Однако механизм лизиса



**Рис. 2.** Состояние микосимбионта в подземных органах *D. maculata*: 1 – гифы, 2 – рыхлые пелотоны, 3 – плотные пелотоны, 4 – зернистая масса

одновременно служит защитной реакцией растений от полной инвазии микоризным грибом. Для корней некоторых видов орхидных, например, *Calypso bulbosa*, в период вегетации отмечено преобладание полу- и переваренных пелотонов (Быченко, Есик, 2008).

О процессах проникновения и развития микосимбионта в подземных органах *D. maculata* свидетельствуют степень микотрофности и интенсивность микоризной инфекции (ИМИ), характеризующие обилие эндофита (таблица). Эти показатели

Степень микотрофности (баллы) и интенсивность микоризной инфекции (%) в подземных органах *D. maculata*

Месяцы	Придаточные корни		Окончания тубероидов	
	балл	%	балл	%
6	–		2.3±0.28	45.6
7	2.5±0.16	50.0	2.1±0.13	41.8
8	1.5±0.18	30.5	1.6±0.15	32.9
9	2.1±0.10	41.2	1.9±0.11	38.3
10	2.0±0.04	39.0	2.0±0.05	40.1
11	2.2±0.04	44.7	2.0±0.05	40.6
12	2.2±0.04	44.0	2.3±0.06	46.5
1	1.2±0.07	24.5	0.9±0.11	18.7
2	1.0±0.08	20.7	1.0±0.07	20.7
3	1.2±0.05	24.5	1.0±0.09	20.8
4	1.7±0.10	34.2	1.7±0.27	34.6
5	1.9±0.07	38.6	2.5±0.18	49.7
6	2.1±0.10	42.7	2.1±0.09	42.3
7	2.4±0.07	48.9	1.9±0.13	37.9
8	1.7±0.10	34.5	1.5±0.21	30.7

являются наиболее высокими в придаточных корнях и окончаниях тубероидов в начальный период становления симбиотических отношений – июне – июле. Затем они уменьшаются на 10 – 20%, оставаясь на достаточно высоком уровне в осенний период, и достигает минимальных значений в период покоя *D. maculata* (январь – март). В это время ИМИ ниже в 2 раза, чем в начальный момент проникновения микосимбионта в подземные органы (июнь – июль). Ранее для *Dactylorhiza fuchsii*, вида близкого с *D. maculata*, в июне в при-

даточных корнях отмечалась ИМИ от 32 до 52%, а в окончаниях старого тубероида – от 26 до 33% (Татаренко, Варывдина, 2006). Максимальное значение ИМИ в корнях, так же как и в нашей работе, было выявлено в июле, однако ее уровень оказывался выше и составлял 80%.

Следует отметить, что с момента формирования придаточных корней и корневых окончаний тубероидов (июнь – июль) и до начала следующего периода вегетации (май) динамика показателей обилия в этих органах имеет сходный характер (см. таблицу). При этом количество микосимбионта в придаточных корнях, как правило, выше по сравнению с таковым в окончаниях тубероидов в соответствующие месяцы. В течение вегетационного периода обилие микосимбионта в зимовавших подземных органах меняется по-разному. В придаточных корнях оно увеличивается до июля, когда на растении образуются молодые корни, в окончаниях тубероидов – снижается при одновременном активном росте на растении молодых стеблекорневых тубероидов.

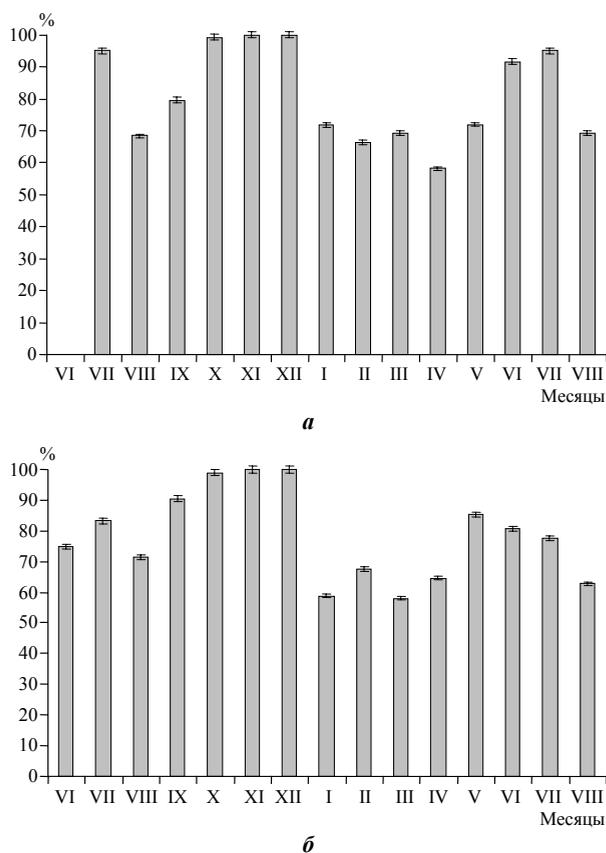
Увеличение обилия микосимбионта в зимовавших придаточных корнях в течение вегетации может быть связано с повторным его проникновением, что согласуется с одновременным возрастанием в них доли гиф и пелотонов (см. рис. 2). О

## ДИНАМИКА РАЗВИТИЯ МИКОСИМБИОНТА

возможности повторного заселения корней орхидных микосимбионтом ранее сообщалось в литературе (Татаренко, Варьвдина, 2006; Федченко и др., 2008). Уменьшение количества микосимбионта в зимовавших окончаниях тубероида, по-видимому, свидетельствует об его активном лизисе, что подтверждается относительно высоким уровнем зернистой массой (см. рис. 2). Процесс переваривания эндофита связывают с активностью гидролаз и окислительных ферментов, поглощением кислорода и синтезом кислой фосфатазы в клетках растения и грибной плазме (Маракаев, Титова, 2000; Williamson, Hadley, 1970; Arditti, 1979). Кроме того, в регуляции развития микосимбионта принимают участие фитоалексины фенольной природы, обладающие фунгистатическим и фунгицидным действиями (Arditti, 1979; Hadley, 1982; Rasmussen, 2002).

Частота встречаемости микоризной инфекции (ЧВМИ) свидетельствует о соотношении между огрибненными и неогрибненными участками подземных органов *D. maculata* (рис. 3). В формирующихся придаточных корнях этот показатель уменьшается на 15 – 30% во второй половине вегетации (август – сентябрь) по отношению к моменту их образования (июль). Растущие окончания тубероидов *D. maculata* характеризуются незначительными изменениями ЧВМИ с июня по август (около 10%) и ее увеличением на 20% в сентябре по отношению к августу. По данным Е. А. Федченко с соавторами (2008), растущие придаточные корни другого тубероидного вида орхидных – *Platanthera bifolia* – также отличаются высокой ЧВМИ, которая составляет 60 – 85%.

Максимальные значения ЧВМИ в придаточных корнях и окончаниях тубероидов *D. maculata* за весь годовой цикл развития отмечены в октябре – декабре (см. рис. 3), когда в них в основном представлена зер-



**Рис. 3.** Частота встречаемости микоризной инфекции в подземных органах *D. maculata*: а – придаточные корни, б – окончания тубероидов

нистая масса (см. рис. 2). Лизированное состояние эндофита становится единственным в придаточных корнях в январе – феврале и существенно преобладает (более 90%) в окончаниях тубероидов в феврале. Выявленная картина на фоне одновременного снижения ЧВМИ в эти месяцы (см. рис. 3) свидетельствует об активном метаболическом контроле над развитием микосимбионта со стороны растения, находящегося в состоянии естественного (глубокого) покоя. Кроме того, накопление зернистой массы в течение осенне-зимнего периода может быть обусловлено недостаточной активностью систем ее утилизации в растительных клетках.

В весенний период ЧВМИ в подземных органах *D. maculata* увеличивается (см. рис. 3). Особенностью этого является появление в апреле, перед началом вегетации, гиф и увеличение их количества к маю: в придаточных корнях – в 2.7 раза, в окончаниях тубероидов – в 1.5 раза (см. рис. 2). Выявленные изменения, также как и увеличение количества микосимбионта в эти месяцы, свидетельствуют о его повторном активном проникновении в подземные органы. Далее в течение летнего периода динамика ЧВМИ повторяет отмеченную ранее для показателей обилия (см. таблицу, рис. 3), подтверждая различия между зимовавшими органами. Кроме того, ЧВМИ, как правило, выше в придаточных корнях, чем в окончаниях тубероидов. Это может быть следствием наибольшей подверженности корней *D. maculata* вторичному проникновению микосимбионта вследствие их структурных и физиолого-биохимических особенностей. Вероятность их заселения повышается и расположение в более верхнем гумусированном слое почвы, где больше присутствие потенциальных микоризных грибов.

Состояние микосимбионта в подземных органах *D. maculata* в период зимнего покоя заслуживает отдельного внимания как особый этап жизненного цикла партнеров симбиоза, когда отсутствуют процессы их активного роста и развития. В этот период многие биохимические процессы протекают во много раз медленнее, чем в растущем растении, особенно распад сложных органических веществ до более простых соединений (крахмала до сахаров, белков до аминокислот и др.). В подземных органах *D. maculata* с октября по февраль наряду с зернистой массой обнаруживаются гифы и пелотоны, доля которых, как правило, незначительна и составляет до 1.5 и 10% соответственно (см. рис. 2). Гифы в это время представляют собой небольшие, длиной 70 – 90 мкм, утолщенные фрагменты (см. рис. 1, 2), локализованные в межклетниках коровой паренхимы. Все это указывает на угнетенное состояние микосимбионта в подземных органах *D. maculata* в период зимнего покоя.

В весенние месяцы (март – апрель) в клетках подземных органов *D. maculata* доля зернистой массы уменьшается на 40 – 70% при одновременном увеличении количества пелотонов (см. рис. 2). В это время растение выходит из состояния покоя, в нем активируются процессы метаболизма, что может приводить к использованию продуктов лизиса микосимбионта в растительных клетках. Одновременно, по-видимому, меняется стратегия контроля растения над грибным партнером симбиоза, вследствие чего происходит рост и развитие эндофита «зимовавшего» в подземных органах, а также активное проникновение в них новых гиф микоризно-

## ДИНАМИКА РАЗВИТИЯ МИКОСИМБИОНТА

го гриба из почвы. Этим процессам способствуют и меняющиеся внешние условия – освобождение почвы от снежного покрова, ее прогревание, высокий уровень увлажнения и др.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Развитие микосимбионта в подземных органах *D. maculata* существенно различается в периоды вегетации и покоя. Наибольшие значения показателей обилия свойственны для них в период активного роста (июнь – июль) и низкие – в период покоя (январь – март). ЧВМИ максимальна в подземных органах зимующего растения (октябрь – декабрь), когда в основном преобладает зернистая масса, оставшаяся после лизиса микосимбионта. Отдельные гифы в период покоя встречаются в виде небольших утолщенных фрагментов и локализованы в межклетниках коровой паренхимы. В период вегетации микосимбионт в подземных органах *D. maculata* представлен в большей части пелотонами и гифами. Различия в динамике показателей обилия и ЧВМИ между подземными органами *D. maculata* проявляются после зимнего периода: в придаточных корнях показатели микосимбиотрофности увеличиваются до июля, а затем уменьшаются к августу; в окончаниях тубероидов – постепенно снижаются в течение периода вегетации. При этом значения показателей микоризной инфекции в окончаниях тубероидов в большинстве случаев ниже, чем в придаточных корнях в соответствующие месяцы.

Выявленные особенности развития микосимбионта во многом обусловлены физиологическим состоянием генеративных особей *D. maculata* и их подземных органов. У растения, по-видимому, меняется потребность в микосимбионте, который участвует в его обеспечении неорганическими и органическими веществами (Burgeff, 1959; Gebauer, Meyer, 2003), различается активность переваривания гиф и скорость использования продуктов, полученных в результате лизиса, в процессах роста и развития. Фактором высокой микосимбиотрофности *D. maculata* в течение летних месяцев может быть повышение уровня углеводов в подземных органах, активно оттекаемых в них от листьев (Маракаев, Титова, 2009), поскольку продукты фотосинтеза используются гетеротрофным партнером симбиоза. Подтверждением этой зависимости может быть уменьшение показателей микоризной инфекции в подземных органах *D. maculata* в августе, которое происходит на фоне отмирания ассимиляционного аппарата, а следовательно, снижения общей фотосинтетической продуктивности растения.

Таким образом, проведенное исследование впервые показало высокую активность развития микосимбионта в придаточных корнях и окончаниях тубероидов генеративных особей *D. maculata* в течение вегетации и угнетенное состояние грибного эндофита в период покоя растения, что может быть связано с физиолого-биохимическими изменениями в подземных органах.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бухарин О. В., Лобакова Е. С., Перунова Н. Б., Усвяцов Б. Я., Черкасов С. В. Симбиоз и его роль в инфекции. Екатеринбург : Изд-во УрО РАН, 2011. 300 с.

Быченко Т. М., Есик А. С. Особенности экологии и микоризообразования редкого вида *Calypso bulbosa* (Orchidaceae) в Прибайкалье // Изв. Иркутск. гос. ун-та. 2008. Т. 1, № 1. С. 34 – 37.

Варлыгина Т. И. Охрана орхидных России на государственном и региональном уровнях // Охрана и культивирование орхидей. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2011. С. 76 – 80.

Вахрамеева М. Г., Татаренко И. В., Варлыгина Т. И. Основные направления изучения дикорастущих орхидных (Orchidaceae Juss.) на территории России и сопредельных государств // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2004. Т. 109, вып. 2. С. 37 – 56.

Ефимов П. Г. Сохранение орхидных (Orchidaceae Juss.) как одна из задач охраны биоразнообразия // Биосфера. 2010. Т. 2, № 1. С. 50 – 58.

Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М. : Наука, 1984. 424 с.

Крюгер Л. В., Шардакова О. Н. Микосимбиотрофизм орхидных и некоторые вопросы их биологии // Микориза и другие формы консортивных связей в природе. Пермь : Изд-во Перм. гос. пед. ин-та, 1980. С. 20 – 28.

Куликов П. В., Филиппов Е. Г. Особенности микоризообразования в онтогенезе орхидных умеренной зоны в природе и культуре *in vitro* // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2003. Т. 108, вып. 1. С. 51 – 59.

Маракаев О. А., Тутова О. В. Активность окислительных ферментов и особенности развития микоризы в подземных органах *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó на разных этапах онтогенеза // Бюл. Главного бот. сада. 2000. Вып. 180. С. 77 – 84.

Маракаев О. А., Тутова О. В. Динамика содержания углеводов в вегетативных органах *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó (Orchidaceae) разных возрастных состояний в зависимости от погодных условий // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2009. Т. 114, вып. 4. С. 20 – 26.

Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. М. : Агропромиздат, 1988. 255 с.

Плохинский Н. А. Биометрия. М. : Изд-во МГУ, 1970. 367 с.

Селиванов И. А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М. : Наука, 1981. 231 с.

Татаренко И. В. Орхидные России : жизненные формы, биология, вопросы охраны. М. : Агрус, 1996. 206 с.

Татаренко И. В. Микориза орхидных (Orchidaceae) Приморского края // Бот. журн. 1995. Т. 80, № 8. С. 64 – 72.

Татаренко И. В., Варывдина И. В. Экспериментальное изучение микоризы и морфогенеза побегов *Dactylorhiza fuchsii* (Orchidaceae) в зависимости от интенсивности фотосинтеза // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2006. Т. 111, вып. 4. С. 46 – 51.

Федченко Е. А., Боме Н. А., Колоколова Н. Н. Изучение микоризы *Platanthera bifolia* (L.) Rich. в лесных сообществах Тюменской области // Успехи современного естествознания. 2008. № 6. С. 130 – 131.

Arditti J. Aspect of orchid physiology // Advances in Bot. Research. 1979. Vol. 7. P. 421 – 465.

Brundrett M. C. Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants // New Phytologist. 2002. Vol. 154. P. 275 – 304.

Burgeff H. Mycorrhiza of orchids // The orchids – a scientific survey / ed. C. L. Withner. N. Y. : Ronald Press, 1959. P. 361 – 395.

Cameron D. D., Leake J. R., Read D. J. Mutualistic mycorrhiza in orchids : evidence from plant-fungus carbon and nitrogen transfers in the green-leaved terrestrial orchid *Goodyera repens* // New Phytologist. 2006. Vol. 171. P. 405 – 416.

Currah R. S., Smreciu E. A., Hambleton S. Mycorrhizae and mycorrhizal fungi of boreal species of *Platanthera* and *Coeloglossum* (Orchidaceae) // Canadian J. of Botany. 1990. Vol. 68. P. 1171 – 1181.

## ДИНАМИКА РАЗВИТИЯ МИКОСИМБИОНТА

Gebauer G., Meyer M.  $^{15}\text{N}$  and  $^{13}\text{C}$  natural abundance of autotrophic and mycoheterotrophic orchids provides insight into nitrogen and carbon gain from fungal association // *New Phytologist*. 2003. Vol. 160. P. 209 – 216.

Hadley G. Orchid mycorrhiza // *Orchid biology – reviews and perspectives* / ed. J. Arditti. N.Y. : Cornell Univ. Press, 1982. Vol. 2. P. 83 – 118.

Látr A., Čuřiková M., Baláž M., Jurčák J. Mycorrhizas of *Cephalanthera longifolia* and *Dactylorhiza majalis*, two terrestrial orchids // *Ann. Bot. Fennici*. 2008. Vol. 45. P. 281 – 289.

Phillips R. D., Barrett M. D., Dixon K. W., Hopper S. D. Do mycorrhizal symbioses cause rarity in orchids? // *J. of Ecology*. 2011. Vol. 99. P. 858 – 869.

Radhika K. P., Rodrigues B. F. Orchid mycorrhizal colonization in *Rhyncostylis retusa* (L.) Blume // *Mycorrhiza News*. 2007. Vol. 19, № 3. P. 22 – 23.

Rasmussen H. N. Terrestrial orchids from seed to mycotrophic plant. Cambridge : Cambridge University Press, 1995. 444 p.

Rasmussen H. N. Recent developments in the study of orchid mycorrhiza // *Plant and Soil*. 2002. Vol. 244. P. 149 – 163.

Rasmussen H. N., Rasmussen F. N. Orchid mycorrhiza : implications of a mycophagous life style // *Oikos*. 2009. Vol. 118. P. 334 – 345.

Rasmussen H. N., Whigham D. F. Phenology of roots and mycorrhizas in orchid species differing in phototrophic strategy // *New Phytologist*. 2002. Vol. 154. P. 797 – 807.

Vakhrameeva M. G., Tatarenko I. V., Varlygina T. I., Torosyan G. K., Zagulskii M. N. Orchids of Russia and adjacent countries (within the borders of the former USSR). Konigstein : A.R.G. Gantner Verlag K.G., 2008. 690 p.

Williamson B., Hadley G. Penetration and infection of orchid protocorms by *Thanatephorus cucumeris* and other *Rhizoctonia* isolates // *Phytopathology*. 1970. Vol. 60, № 9. P. 1092 – 1096.