

Рис. УДК 582.594.2:281

Особенности симбиотических отношений некоторых видов орхидей с грибами-микоризообразователями

Шейко Елена Анатольевна¹, Сытников Денис Михайлович²

¹ Медицинская академия имени С.И. Георгиевского
ФГАОУ ВО «КФУ им. В.И. Вернадского», г. Симферополь, Россия;

lenasheyko_@_mail_._ru

²Одесский национальный университет имени И.И. Мечникова (ОНУ), г.
Одесса, Украина

Аннотация:

Проведены исследования анатомо-морфологических, симбиотических и аллелопатических особенностей четырех представителей семейства *Orchidaceae* Juss., относящихся к группе геофитов флоры Крыма: *Epipactis helleborine* (L.) Crantz s. l., *Dactylorhiza iberica* (M. Bieb. ex Willd.) Soó, *Epipactis persica* (Soó) Nannf. s. l., *Ophrys mammosa* Desf. subsp. *taurica* (Aggeenko) Soó. Использовались биохимические, физиологические, микроскопические методы исследования и методы статистического анализа. В результате проведенных исследований выявлены особенности локализации эндомикотрофного компонента, динамика симбиотических и аллелопатических отношений в различные стадии онтогенеза, влияние эдафических факторов на степень микотрофности. Установлено, что у корневищных видов орхидей степень микотрофности ниже, чем у корнеклубневых. Динамика симбиотических отношений меняется по фазам онтогенеза. Частота встречаемости микоризной инфекции уменьшается от ювенильной к генеративной стадии у исследованных видов. С увеличением степени микотрофности возрастает количество семязачатков и семян в коробочке. С помощью качественных гистохимических реакций установлено, что динамика аллелопатических взаимодействий обусловлена накоплением лигнина, пектина и фенольных соединений в тканях первичной коры корневища орхидей. При изучении гормонального комплекса грибов, ассоциированных с орхидными, выявлена способность выделять во внешнюю среду ауксины и цитокинины, что открывает возможность воздействия микроорганизмов на общий гормональный баланс растений, стимулируя дополнительное корнеобразование орхидей, а также влиять на прорастание их семян. Определено, что репродуктивная стратегия исследуемых видов орхидей определяется степенью взаимодействия с грибом-микоризообразователем, особенностями условий произрастания и характером опыления изучаемых видов.

Ключевые слова: *Orchidaceae*, симбиоз, микориза, микотрофность

Eng. *Specifics of some orchid species` symbiotic relationship with mycorrhizal fungi*

Sheyko Elena A.¹, Sytnikov Denis M.²

¹ S.I. Georgievsky Medical Academy
of Vernadsky CFU, Simferopol, Russian Federation; lenasheyko@mail.ru

² Odessa I.I Mechnikov National University, Odessa, Ukraine

Abstract:

Anatomy-morphological, symbiotic and allelopathic peculiarities of four representatives of the Orchidaceae Juss., the Crimea geophyte species: *Epipactis helleborine* (L.) Crantz s. l., *Dactylorhiza iberica* (M. Bieb. ex Willd.) Soó, *Epipactis persica* (Soó) Nannf. s. l., *Ophrys mammosa* Desf. subsp. *taurica* (Aggeenko) Soó were studied. Biochemical, physiological, microscopic methods of research and methods of statistic analysis were used.

As a result of the conducted researches, the features of the localization of the endomycotrophic component, the dynamics of symbiotic and allelopathic relations at various stages of ontogenesis, the influence of edaphic factors on the degree of mycotrophy were revealed.

It was established that in the rhizomatous orchid species the degree of mycotrophy is lower than in the fleshy root species. The dynamics of symbiotic relationships varied according to ontogenesis phases.

Occurrence of the mycorrhizal infection decreases from juvenile to a generative stage in the studied species. As the degree of mycotrophy increases, the number of ovules and seeds in the capsule increases. By the means of qualitative histochemical reactions it was established that the dynamics of allelopathic interactions is due to the accumulation of lignin, pectin and phenolic compounds in the tissues of the primary cortex of the orchids` rhizome. When studying the hormonal complex of fungi associated with orchids, the ability to excrete auxins and cytokinins into the external environment was revealed. It opens the possibility of microorganisms impact on overall hormonal balance of plants, stimulating additional rooting of orchids, as well as to influence the germination of their seeds. It was defined that the reproductive strategy of the investigated species of orchids is determined by the degree of interaction with the mycorrhizal fungi, the peculiarities of the growing conditions and the nature of the studied species pollination.

Key words: *Orchidaceae, symbiosis, mycorrhiza, mycotrophy*

Введение

Семейство *Orchidaceae* Juss. является крупнейшим в классе однодольных растений. По разным оценкам, оно насчитывает 25–35 тысяч видов, и в настоящее время в нем ежегодно описывают по несколько новых видов. Это семейство является одним из наиболее активно изучаемых. Список литературы, посвященной одним только западно-европейским орхидеям, насчитывает более 11 тысяч наименований [2, 5]. Вместе с тем, семейство орхидных остается недостаточно изученным, что объясняется многочисленностью его представителей и преимущественно тропическим распространением. Биология видов, их микоризные и другие консортивные связи, начальные стадии онтогенеза, а также особенности функционирования их природных популяций исследованы лишь у нескольких десятков орхидей [4, 7, 8]. Чрезвычайно широкий спектр экологических условий их произрастания служит причиной большого разнообразия их жизненных форм. Экологическая группа наземных орхидных наиболее распространена в регионах с умеренным климатом, где орхидные встречаются в лесах, на лугах, болотах, в тундре, в горах, в нарушенных местообитаниях и даже по окраинам пустынь. Подавляющее большинство орхидных в тропических регионах составляют экологические группы эпифитов и литофитов. Ведущая роль в формообразовании у наземных орхидных принадлежит микоризным симбионтам, которые в процессе длительной коэволюции привели к модификации побегов и корней, изменению скорости онтоморфогенетических преобразований и продолжительности жизни побегово-корневых модулей. Возникновение и развитие микосимбиотрофизма у орхидных привело к крайней редукции в семенах зародышей с последующим их развитием через стадию протокорма, образованию первичных побегов в виде микоризомов, утрате зародышевого корешка, а в некоторых случаях – к утрате корневой системы в целом [9, 10, 12].

Грибы обеспечивают питательными веществами развивающиеся зародыши и молодые растения вплоть до момента перехода особей к автотрофному питанию. Этот период может занимать от нескольких месяцев до нескольких лет [15]. Более или менее интенсивные связи с симбионтами сохраняются у большинства видов орхидных на протяжении всего жизненного цикла. Вероятность встречи гриба и семени орхидеи в природе чрезвычайно низка, что значительно ограничивает не только число прорастающих семян, но также и расселение орхидных в новые местообитания [6, 14]. Опыты, проводимые по экзогенному обеспечению фенолами, показали, что под их влиянием происходит установление

симбиотического взаимодействия, наращивание вегетативной массы высшего растения, стимулируется расселение микоризы [11, 12]. Далеко не всегда гриб, выделенный из корней растения определенного вида, стимулирует прорастание семян этого же вида. Некоторые грибы родов *Trichoderma*, *Fusarium*, *Phoma*, *Dendrobium* ингибируют развитие семян орхидей [17, 19]. Так как между орхидеей и грибом происходит обмен веществами различной природы, то можно предположить наличие аллелопатических взаимоотношений. Эти и другие особенности микоризы обуславливают так называемую биологическую редкость орхидных [18]. В начале XX века были проведены первые специальные работы по изучению микоризообразующих грибов орхидных. За прошедшие 100 лет были исследованы различные стороны взаимодействия симбионтов в физиологическом, экологическом и таксономическом аспектах, на клеточном, организменном и популяционном уровнях, однако, многие вопросы остаются недостаточно изученными по сей день.

Цель наших исследований состояла в изучении анатомо-морфологических, симбиотических и аллелопатических особенностей орхидей.

Материалы и методы исследования

Материалом исследования служили геофиты флоры Крыма: *Epipactis helleborine* (L.) Crantz s. l., *Dactylorhiza iberica* (M. Bieb. ex Willd.) Soó, *Epipactis persica* (Soó) Nannf. s. l., *Ophrys mammosa* Desf. subsp. *taurica* (Aggeenko) Soó [2].

Анатомические препараты, качественные гистохимические реакции готовили по методике Барыкиной [1]. Потенциальную и реальную семенную продуктивность определяли по методике Назарова [3]. Качественная реакция на лигнин заключалась в обработке срезов флороглюцином (триоксибензол, $C_6H_3(OH)_3 \times 2H_2O$) в сочетании с концентрированной соляной кислотой. В результате реакции одревесневшие элементы приобретают малиново-красный цвет. Интенсивность цветной реакции зависит от степени одревеснения. Для выявления пектиновых веществ срезы обрабатывали жавелевой водой, затем промывали дистиллированной водой, нейтрализовали уксусной кислотой и окрашивали метиленовым синим. В результате пектиновые вещества приобретали сине-голубой цвет. При проведении качественной реакции на фенольные соединения срезы помещали в раствор, включающий в себя 10 мл 5% раствора нитрата натрия и две капли 50% серной кислоты. Затем добавляли каплю 5% едкого калия. Согласно

данному методу хлорогеновая кислота и другие фенольные соединения с орторасположенной гидроксильной группой, вступая в реакцию с азотистой кислотой, переходят в соединение, которое с едким калием дает красное или коричневое окрашивание. Эта реакция для хлорогеновой кислоты не строго специфична. Подобное окрашивание могут давать и другие фенольные соединения (пирокатехин, протокатеховая и кофейные кислоты), а также хиноны. [1].

В фиксированных образцах определяли количество индолилуксусной кислоты (ИУК) и цитокининов (ЦТК). Фракцию гормонов выделяли 80%-ным этанолом, спирт упаривали. Водный остаток промораживали, центрифугировали при 10000 g, супернатант экстрагировали диэтиловым эфиром при pH 2,5 (ИУК) и бутанолом при pH 8 (ЦТК). Фракции ИУК очищали с помощью кислотнo-щелочной переэкстракции и ТСХ на пластинах Silufol UV-254 (Kavalier, Чехия) в системе растворителей хлороформ:этилацетат:уксусная кислота (70:30:5). Очистку ЦТК проводили с помощью ионообменной хроматографии на колонке Дауэкс 50Wx8 (H⁺-форма, элюция аммиаком) и ТСХ в системе изопропанол:аммиак:вода (10:1:1). В качестве стандартов использовали препараты фитогормонов фирмы Sigma (США). Окончательный анализ качественного и количественного содержания фитогормонов проводился методом ВЭЖХ на жидкостном хроматографе Agilent 1200 LC с диодно-матричным детектором G 1315 B (США), колонка Eclipse XDB-C 18 2,1×150 мм, размер частиц 5 мм. Элюция проводилась в системе растворителей метанол:вода (37:63). Анализ и обработка хроматограмм проводилась с программным обеспечением Chem Station, версия B.03.01 в режиме *on line*.

Все полученные результаты обрабатывали статистически с помощью компьютерной статистической программы Excel лицензионного пакета Microsoft Office 2007. В таблицах и на рисунках приведены средние арифметические и их стандартные ошибки.

Результаты и их обсуждение

Для большинства исследованных видов автотрофных орхидей характерна эумицетная толипофаговая эндомикориза [13, 16, 20]. Локализация эндофитных грибов-микоризообразователей в клетках и тканях подземных вегетативных органов обусловлена их анатомо-морфологическими особенностями. В клетках эпиблемы корня гифы отсутствуют, но в корневых волосках выявлены коммуникационные гифы. В субэпидермальных слоях первичной коры корня расположены пелотоны. В мезодерме отмечено расщепление гиф. В эндодерме и центральном

цилиндре гифы не обнаружены. В корневищах грибы обнаружены преимущественно в эпидерме и в первичной коре. В клетках первичной коры, содержащих большое количество крахмальных зерен, пелотонов нет. Наибольшее количество клеток с гифами гриба наблюдали в зоне перехода расширенной части клубня в шнуровидное окончание.

Частота микоризной инфекции изученных видов орхидей варьирует от $3,6 \pm 0,2$ % – *E. persica*, до $9,6 \pm 0,7$ % *D. iberica* (таблица 1).

Таблица 1- Влияние эдафических факторов на репродуктивные показатели исследованных орхидных ($\bar{x} \pm Sx$)

Вид	Частота встречаемости микоризной инфекции, F	Количество семязачатков в завязи, шт	Количество семян в коробочке, шт	Содержание гумуса в почве, %
<i>Epipactis helleborine</i>	$3,9 \pm 0,5$	6128 ± 36	59635 ± 35	$2,12 \pm 0,03$
<i>Dactylorhiza iberica</i>	$9,6 \pm 0,7$	7656 ± 15	7110 ± 11	$1,98 \pm 0,04$
<i>Epipactis persica</i>	$3,6 \pm 0,2$	5831 ± 25	4598 ± 15	$2,23 \pm 0,02$
<i>Ophrys mammosa</i>	$6,8 \pm 0,2$	6280 ± 24	6024 ± 25	$1,87 \pm 0,02$

При этом четко прослеживается тенденция – у корневищных видов степень микотрофности ниже, чем у корнеклубневых орхидей. Корневищные автотрофные орхидеи в целом являются слабыми микотрофами. У изученных нами короткокорневых орхидных микориза формируется медленно, грибы не сразу появляются в новых, растущих корнях. У многих особей микориза выражена слабо или совсем отсутствует на автотрофной стадии. В молодых слабо инфицированных корнях грибок находится в форме гиф, которые проходят через клетки, не образуя пелотонов или формируя рыхлые клубки. В темноокрашенных участках старых корней, где микориза развита лучше всего, преобладают переваренные остатки гиф, что наблюдалось и другими исследователями. Грибы проникают в многолетние корни на 2–3-й год жизни корней и продолжают медленно распространяться по ним в течение нескольких лет. Этим объясняется отсутствие грибов в молодых корнях растений и увеличение инфицированности взрослых особей.

Корнеклубневые геофиты, имея максимальную степень микотрофности, характеризуются минимальным количеством семязачатков в завязи и семян в коробочке. С увеличением степени микотрофности возрастает количество семязачатков и семян в коробочке. Динамика симбиотических отношений меняется по фазам онтогенеза. Частота встречаемости микоризной инфекции уменьшается от ювенильной к генеративной стадии у исследованных видов. Степень микотрофности зависит от климатических и эдафических факторов. С увеличением содержания гумуса на 0,5% степень микотрофности уменьшается в 2,6 раза. Действие рН среды на показатель частоты встречаемости микоризной инфекции видоспецифично. У *D. iberica*, с максимальной степенью микотрофности, наибольшая площадь фотосинтетической поверхности и минимальное значение высоты растения, количества цветков в соцветии. Эти факторы, а также недоразвитие или повреждение соцветий, несинхронность и замедленность цветения, редкий специфический опылитель, высокий уровень гетерогенности семян и зародышей по линейным параметрам, асинхронность процесса формирования зародыша, по-видимому, являются причиной низкой численности популяций орхидей.

При проведении качественных гистохимических реакций были установлены аллелопатические взаимоотношения гриба-микоризообразователя с корневищными орхидеями. У растений, находившихся в генеративном периоде онтогенеза, отмечена начальная стадия лигнификации клеток паренхимы, прилегающей к центральному цилиндру, и более интенсивна лигнификация периферических участков ксилемы центрального цилиндра. Обнаружены многочисленные пелотоны в клетках первичной коры, которые дают слабую положительную реакцию на лигнин. При качественной реакции на пектин отмечалась яркая окраска сине-голубого цвета эпиблемы и некоторых проводящих элементов ксилемы у ювенильных растений. Ксилема генеративных растений отличалась более интенсивной окраской синего цвета, а также экзодермы и перицикла. При качественной реакции на фенольные соединения у ювенильных растений наблюдалось окрашивание эпиблемы и некоторых проводящих элементов ксилемы. У генеративных растений эпиблема практически не окрашена. В первичной коре пелотоны приобрели светло-желтую окраску, а некоторые элементы ксилемы коричневую. Пелотоны гриба, локализованные в первичной коре на всех срезах, дальше эндодермы не проникали.

При изучении гормонального баланса были выявлены различные фитогормоны, выделяемые грибом-симбионтом, которые усиливают рост орхидей. Исследования синтетической активности у грибов

исследованных наземных орхидей показали способность к синтезу индолил-3-уксусной кислоты (ИУК), зеатинглюкозида, изопентениладенина (табл. 2). Количество синтезируемой ИУК находилось в пределах от $93 \pm 2,1$ нг/г м.с.в. (*E. persica*) до $145 \pm 6,0$ нг/г м.с.в. (*D. iberica*) Количественные показатели зеатинглюкозида и изопентениладенина находились в более низких пределах – от $12,0 \pm 0,6$ и $14,7 \pm 0,5$ нг/г м.с.в. до $28,4 \pm 1,5$ и $20,4 \pm 0,7$ нг/г м.с.в. соответственно.

Таблица 2 - Спектр фитогормонов, выделяемых грибами-симбионтами наземных орхидей (нг/г массы сырого вещества)

Виды орхидей	Индолилуксусная кислота	Зеатинглюкозид	Изопентениладенин
<i>Epipactis helleborine</i>	$120 \pm 4,3$	$15,7 \pm 0,9$	$14,7 \pm 0,5$
<i>Dactylorhiza iberica</i>	$145 \pm 6,0$	$18,8 \pm 1,0$	$20,4 \pm 0,7$
<i>Epipactis persica</i>	$93 \pm 2,1$	$28,4 \pm 1,5$	$16,8 \pm 0,6$
<i>Ophrys mammosa</i>	$140 \pm 4,9$	$12,0 \pm 0,6$	$19,8 \pm 1,9$

Способность грибов, ассоциированных с орхидными, выделять во внешнюю среду ауксины и другие необходимые вещества открывает возможность воздействия микроорганизмов на общий гормональный баланс растений, стимулируя дополнительное корнеобразование орхидей, а также влиять на прорастание их семян.

Заключение

Таким образом, в результате проведенных исследований установлено, что репродуктивная стратегия исследуемых видов орхидей определяется степенью взаимодействия с грибом-микоризообразователем, особенностями условий произрастания. Согласно качественным гистохимическим реакциям можно отметить изменения накопления веществ лигнина, пектина и фенольных соединений в связи с изменением степени взаимодействия между высшим растением и грибом. Установлено, что динамика аллелопатических взаимодействий обусловлена накоплением лигнина, пектина и фенольных соединений в тканях первичной коры корневища орхидей. При изучении фитогормонального комплекса грибов-

симбионтов были выявлены индолил-3-уксусная кислота, зеатинглюкозид, изопентениладенин, которые воздействуют на общий гормональный баланс растений, стимулируя дополнительное корнеобразование орхидей, могут также влиять на прорастание их семян.

Список литературы

1. Барыкина Р.П., Веселова Т.Д. Основы микротехнических исследований в ботанике. М: МГУ, 2000. 125с.
2. Красная книга Республики Крым. Растения, водоросли и грибы / Отв. ред. д.б.н., проф. А.В. Ена и к.б.н. А.В. Фатерыга. Симферополь : ООО «ИТ «АРИАЛ», 2015. 480 с.
3. Назаров В.В. Репродуктивная биология орхидных Крыма: автореф. дисс. ... к.б.н.: СПб, 1995. 26 с.
4. Cruz D., Suarez J. P., Kottke I., Piepenbring M. Cryptic species revealed by molecular phylogenetic analysis of sequences obtained from basidiomata of *Tulasnella* // Mycologia. 2014. V.106. P. 708-722.
5. Delforge P. Orchids of Europe, North Africa and the Middle East. London: A&C Black, 2006. 640 p.
6. Herrera H., Valadares R., Contreras D., Bashan Y., Arriaga C. Mycorrhizal compatibility and symbiotic seed germination of orchids from the Coastal Range and Andes in south central Chile // Mycorrhiza. 2016. N 27. P. 175-188.
7. Jacquemyn H., Waud M., Lievena B. Differences in mycorrhizal communities between *Epipactis palustris*, *E. helleborine* and its presumed sister species *E. neerlandica* // Ann Bot. 2016. N 118. P. 105-114.
8. Jacquemyn H., Waud M., Merckx V. Habitat-driven variation in mycorrhizal communities in the terrestrial orchid genus *Dactylorhiza* // Sci Rep. 2016. N 6. P. 371-382.
9. Johnson N.C., Gehring C., Jansa J. Mycorrhizal Mediation of Soil: Fertility, Structure, and Carbon Storage. Elsevier, 2017. 526 p.
10. McCormick M.K., Whigham D.F., O'Neil J. Mycorrhizal diversity in photosynthetic terrestrial orchids // New Phytol. 2004. V. 163. P. 425–438.
11. Oliveira S.F., Bocayuva M.F., Veloso T.G. Endophytic and mycorrhizal fungi associated with roots of endangered native orchids from the Atlantic forest, Brasil // Mycorrhiza. 2014. N 24. P. 55-64.

12. Tatarenko I.V. Intensity of mycorrhizal infection in some orchid populations in Japan // Trends and fluctuations and underlying mechanisms in terrestrial orchid populations. 2002. N1. P. 167-183.
13. Tedersoo L. Biogeography of mycorrhizal symbiosis. Tartu, Estonia: Springer, 2017. 615 p.
14. Rasmussen, H. N. and Rasmussen, F. N. Seedling mycorrhiza: a discussion of origin and evolution in *Orchidaceae* // Botanical Journal of the Linnean Society, 2014. V. 175. P. 313-327.
15. Voyron S., Ercole E., Ghignone S. Fine-scale spatial distribution of orchid mycorrhizal fungi in the soil of host-rich grasslands // New Phytol. 2017. V. 213. P. 1428-1439.
16. Waud M., Busschaert P., Lievens B. Specificity and localized distribution of mycorrhizal fungi in the soil may contribute to co-existence of orchid species // Fungal Ecol. 2016. N 20. P. 155-165.
17. Waud M., Wiegand T., Brys R. Nonrandom seedling establishment corresponds with distance-dependent decline in mycorrhizal abundance in two terrestrial orchids // New Phytol. 2016. V. 211. P. 255-264.
18. Waud M., Brys R., Van Landuyt W. Mycorrhizal specificity does not limit the distribution of rare orchid species // Mol Ecol. 2017. N 26. P. 1687-1701.
19. Zhang L., Chen J., Lu Y. *Mycena* sp., a mycorrhizal fungus of the orchid *Dendrobium officinale* // Mycol Prog. 2012. N 11. P. 395-401.
20. Zhao, X-L., Yang, J-Z., Liu, S., Chen, C-L., Zhu, H-Y., and Cao, J-X. The colonization patterns of different fungi on roots of *Cymbidium hybridum* plantlets and their respective inoculation effects on growth and nutrient uptake of orchid plantlets // World Journal of Microbiology and Biotechnology. 2014. N 30. P. 1993-2003.

Spisok literatury

1. Barikina R.P., Veselova T.D. Osnovi microtehnicheskikh issledovaniy v botanike. M.: MGU, 2000. 125p.
2. Krasnaya kniga Respubliki Krim. Rasteniya, vodorosli i gribi / Otv. red. d.b.n, proph. A.V. Ena i k.b.n. A. V. Phateriga. Simpheropol : OOO «IT «ARIAL», 2015. 480 p.
3. Nazarov V.V. Reproduktivnaya biologiya orchidnih Krima: avtoreph. diss. ... k.b.n.: SPb, 1995. 26 p.

4. Cruz D., Suarez J. P., Kottke I., Piepenbring M. Cryptic species revealed by molecular phylogenetic analysis of sequences obtained from basidiomata of *Tulasnella* // *Mycologia*. 2014. V.106. P. 708-722.
5. Delforge P. Orchids of Europe, North Africa and the Middle East. London: A&C Black, 2006. 640 p.
6. Herrera H., Valadares R., Contreras D., Bashan Y., Arriaga C. Mycorrhizal compatibility and symbiotic seed germination of orchids from the Coastal Range and Andes in south central Chile // *Mycorrhiza*. 2016. N 27. P. 175-188.
7. Jacquemyn H., Waud M., Lievena B. Differences in mycorrhizal communities between *Epipactis palustris*, *E. helleborine* and its presumed sister species *E. neerlandica* // *Ann Bot.* 2016. N 118. P. 105-114.
8. Jacquemyn H., Waud M., Merckx V. Habitat-driven variation in mycorrhizal communities in the terrestrial orchid genus *Dactylorhiza* // *Sci Rep.* 2016. N 6. P. 371-382.
9. Johnson N.C., Gehring C., Jansa J. Mycorrhizal Mediation of Soil: Fertility, Structure, and Carbon Storage. Elsevier, 2017. 526 p.
10. McCormick M.K., Whigham D.F., O'Neil J. Mycorrhizal diversity in photosynthetic terrestrial orchids // *New Phytol.* 2004. V. 163. P. 425–438.
11. Oliveira S.F., Bocayuva M.F., Veloso T.G. Endophytic and mycorrhizal fungi associated with roots of endangered native orchids from the Atlantic forest, Brasil // *Mycorrhiza*. 2014. N 24. P. 55-64.
12. Tatarenko I.V. Intensity of mycorrhizal infection in some orchid populations in Japan // *Trends and fluctuations and underlying mechanisms in terrestrial orchid populations*. 2002. N1. P. 167-183.
13. Tedersoo L. Biogeography of mycorrhizal symbiosis. Tartu, Estonia: Springer, 2017. 615 p.
14. Rasmussen, H. N. and Rasmussen, F. N. Seedling mycorrhiza: a discussion of origin and evolution in *Orchidaceae* // *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2014. V. 175. P. 313-327.
15. Voyron S., Ercole E., Ghignone S. Fine-scale spatial distribution of orchid mycorrhizal fungi in the soil of host-rich grasslands // *New Phytol.* 2017. V. 213. P. 1428-1439.
16. Waud M., Busschaert P., Lievens B. Specificity and localized distribution of mycorrhizal fungi in the soil may contribute to co-existence of orchid species // *Fungal Ecol.* 2016. N 20. P. 155-165.
17. Waud M., Wiegand T., Brys R. Nonrandom seedling establishment corresponds with distance-dependent decline in mycorrhizal abundance in two terrestrial orchids // *New Phytol.* 2016. V. 211. P. 255-264.

18. Waud M., Brys R., Van Landuyt W. Mycorrhizal specificity does not limit the distribution of rare orchid species // *Mol Ecol*. 2017. N 26. P. 1687-1701.
19. Zhang L., Chen J., Lu Y. *Mycena* sp., a mycorrhizal fungus of the orchid *Dendrobium officinale* // *Mycol Prog*. 2012. N 11. P. 395-401.
20. Zhao, X-L., Yang, J-Z., Liu, S., Chen, C-L., Zhu, H-Y., and Cao, J-X. The colonization patterns of different fungi on roots of *Cymbidium hybridum* plantlets and their respective inoculation effects on growth and nutrient uptake of orchid plantlets // *World Journal of Microbiology and Biotechnology*. 2014. N 30. P. 1993-2003.