

УДК 633.31

UDC 633.31

03.00.00 Биологические науки

Biological sciences

**ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ СИМБИОГЕННОГО РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ В СЛОЖНЫХ ТРАВСТОЯХ****ECOLOGICAL BASES OF SIMBIOGENIC DEVELOPMENT OF PLANT AT COMPLEX SOWINGS**

Белюченко Иван Степанович

Belyuchenko Ivan Stepanovich

д.б.н., профессор

Dr.Sci.Biol., professor

РИНЦ SPIN-код=[3768-8950](#)

Russian Science Citation Index RSCI SPIN-code =

*ФГБОУ «Кубанский государственный аграрный университет», Краснодар, Россия*

3768-8950

*Kuban State Agrarian University, Krasnodar, Russia*

Развитие растений в смешанных или совмещенных посевах базируется на симбиотической ассоциации, в основе которой снижение значимости полового процесса и его механизма генетического обмена у эндосимбионтов и стимулирование генетического обмена и расширение многообразия видов у экзосимбионтов. Исключением является симбиоз орхидных и грибов – возбудителей орхидной микоризы с развитой мицелиарной системой, легко переходящей на сапротрофный вариант. Коэволюция растительных организмов с участием грибов указывает на специфику симбиогенной сопряженной эволюции, являющейся примером эволюции небольшого сообщества при разном контактировании с внешней средой. Явление симбиогенеза имеет давнюю историю и проявилась в многообразии разнотипных организмов. Сегодня зависимость существования одних организмов от других отмечена примерно у 75 % высших растений и у 90 % животных в разной степени симбиогенной зависимости от других видов и таксонов. Своеобразие симбиогенеза проанализировано академиком А.А. Тахтаджяном (1973) при рассмотрении им происхождения эукариотной клетки как процесса «сборки» сложной системы. В истории изучения симбиоза известны разные подходы к определению биологической сущности этого явления. В целом явление симбиоза относится к категории взаимоотношений организмов разных филогенетических групп

Development of plants in mixed or combined sowings is based on the symbiotic association in the basis of which we have decreased sexual process and its mechanism of genetic exchange among endosymbionts and stimulating of genetic exchange and expansion of the diversity of species among exosymbionts. The exception is the symbiosis of orchids and fungi - activators of orchids mycorrhiza with developed micellar system easily passing on saprophytic option. Coevolution of plant organisms with fungi indicates the specifics symbiogenic conjugate evolution, showing an example of the evolution of a small community with different contact with the external environment. The phenomenon of symbiogenesis has a long history and was manifested in a variety of different types of organisms. Today, some dependence of existence of one species from other organisms is observed at approximately 75% of higher plants and 90% of the animals in varying degrees of symbiogenic dependence from other species and taxa. Originality of symbiogenesis was analyzed by Academician A.A. Takhtadzhyan (1973) during its consideration of origin of eukaryotic cells as process of "assembly" of a complex system. Different approaches to determining the biological essence of symbiosis are known in the history of study of this phenomenon. On the whole phenomenon of symbiosis belongs to the category mutual relations of organisms of different phylogenetic groups

Ключевые слова: СИМБИОГЕННАЯ ЭВОЛЮЦИЯ, ЭНДОСИМБИОНТЫ, ЭКЗОБИОНТЫ, МИКОРИЗА, СИМБИОЗ

Keywords: SYMBIOGENIC EVOLUTION, ENDO-SYMBIONTS, EXOBIONTS, MYCORRHIZA, SYMBIOSIS

*Основы симбиогенной эволюции.* Особенности симбиогенной эволюции живых организмов характеризуются спецификой длительного тесного сожительства разных видов, когда оба вида (симбионта) приносят пользу друг другу. Под симбиозом понимается длительное сожительство двух организмов, в том числе паразитизм и комменсализм [37]. В процессе про-

должительного развития организмов выработалась для них полезная форма отношений и отмечается взаимное использование продуктов обмена веществ, создание жилища, защита организма и др. Определить границы симбиоза весьма трудно поскольку невозможно оценить пользу одного организма для другого. Мутуалистическая коэволюция базируется на влиянии селектирующих сил на симбиотическую ассоциацию организмов с подавлением полового процесса и механизма генетического обмена при сокращении биоразнообразия эндосимбионтов; у экзосимбионтов селектирующие силы, наоборот, стимулируют генетический обмен и многообразие видов [39]. В общем, у эндобионтов степень дифференциации таксонов, как правило, ниже, чем у экзобионтов. У высших растений селективные процессы при симбиотической эволюции с грибами более эффективны, чем те же процессы у грибов-симбионтов; у грибов-экзобионтов разнообразие выше, чем у водорослей в лишайниковом симбиозе, при значительном ингибировании половых процессов у обоих компонентов [1,2,3,5].

Примерно 5 тысяч видов грибов развивается на высших растениях и такое же число грибных видов развивается по типу симбионтов. Грибы находятся частично в контакте с корнями высших растений, а их основная масса формируется в свободной среде, селективные механизмы которой сильно воздействуют на них и способствуют их таксономическому разнообразию. Эндомикоризные грибы обычно находятся под покровом растения-хозяина, и селективные механизмы на них воздействуют меньше, а потому таксономическое многообразие существенно отстает от эктомикоризных форм [6,7,8,13].

Некоторым исключением является симбиоз орхидных и грибов – возбудителей орхидной микоризы с хорошо развитой мицелиарной системой, свойственной базидиомицетам, способным легко переходить на сапрофитный вариант жизнедеятельности. Закономерность коэволюции различных жизненных форм организмов с участием грибов указывает на специ-

фичность симбиогенной сопряженной эволюции, регуляция отношений между видами при которой касается корректировки интенсивности полового размножения. В качестве примера можно привести эволюцию не отдельного организма, а небольшого сообщества при разной степени контакта всех участников с внешней средой: организмы, постоянно контактирующие с окружающей средой, эволюционировали интенсивнее, чем те организмы, которые размножались в тканях хозяина или под его покровом [10,15,16,17].

Проблема прогрессивного развития органического мира (арогенез) является одной из важных. Изучены критерии прогрессивной эволюции, основные ее формы и закономерности, внешние и внутренние условия осуществления, особенности её движущих сил и т. д. Особое место в проблеме прогресса принадлежит усложнению организации, обсуждению причин и факторов, его вызывающих, занимающих значительное место в истории эволюционной биологии в последарвиновский период [3,4].

Явление симбиогенеза, очевидно, имеет давнюю историю и проявилось с возникновением уже в океане разнотипных организмов. Весьма активно и широко процесс симбиогенеза развивался с выходом растений и животных на сушу. С появлением млекопитающих животных и покрытосеменных растений этот процесс усилился и ускорился, чем объясняется сегодня зависимость существования одних организмов от других, которая проявляется в той или иной степени: примерно 75 % видов высших растений и 90 % видов животных находятся в разной степени симбиогенной зависимости от других таксонов [9].

Достаточно хорошо обосновано представление об усложнении организации в ходе исторического развития различных видов организмов, которое осуществляется путем постепенного накопления в них мелких, наследственно закрепленных изменений. Продолжительный аккумулятивный процесс таких изменений приводит к дифференциации и расчленению

ранее единой системы, части которой в дальнейшем все более обособляются друг от друга. Селективным накоплением множества мельчайших наследственных изменений достаточно убедительно объясняется возникновение таких сверхсложных систем, как организмы высших растений и животных [14,18].

Для эволюционного развития организмов важно было бы показать, что чаще всего существует весьма простой и эффективный путь усложнения организации отдельных видов. В течение долгого времени обсуждается возможность эволюции путем внезапных макромутаций или системных мутаций, но реальность этого пути до сих пор не только не доказана, но и становится все менее вероятной (поскольку накапливается всё больше данных о повреждающем действии таких мутаций, которые делают их носителей слабожизнеспособными). Путем симбиогенеза происходит усложнение организации через объединение уже готовых "блоков" в процессе нарастающей связи и интеграции организмов – компонентов симбиотической системы. Специфичность такого способа эволюции между отдельными таксонами была проанализирована А.Л. Тахтаджяном (1973) при рассмотрении происхождения эукариотной клетки в качестве процесса «сборки» усложняющейся системы из уже готовых «деталей».

Возможность постепенного соединения нескольких симбионтов в единую, более сложную систему организменного уровня, весьма заманчива, поскольку каждый из таких компонентов уже доказал свою приспособленность за период прошедшей истории. Выясняется, насколько распространен данный способ усложнения в природе – является ли он частным фактором эволюции, действующим при образовании отдельных таксонов (например, лишайников), или же представляет общий фактор, связанный с возникновением целых стволов эволюции (например, эукариотов) [5,24].

Преобразование системы путем объединения её составляющих включает два основных типа интеграции форм. Весьма распространенным и

значительным в эволюционном плане является синтезогенез, развивающийся на основе полового процесса, роль которого в эволюции глубоко изучена и обоснована. Эволюционное значение объединения организмов, которое осуществляется без их скрещивания и гибридизации, пока изучено слабо. В такие формы могут объединяться таксоны одного вида или разных, но в основном филогенетически далеких. В первом случае, при гомоморфном объединении, образуются колонии, формирующиеся путем недоразвития до конца размножения и нерасхождения дочерних организмов. При возрастании морфофункциональной целостности колонии и параллельном ослаблении индивидуальности ее членов могут возникнуть особи достаточно высокого ранга среди многоклеточных животных. Гетероморфное объединение ведет иногда к возникновению таких симбиотических ассоциаций, которые при отборе на усиление полезной для особей связи между компонентами и целостности всей системы могут образовать сложный комплексный орган [19,25].

Процесс развития живых организмов, находящихся в симбиотических отношениях, идущий в сторону более глубокой их связи, нередко приводит к образованию весьма тесного их объединения, так что возникает необходимость характеристики его как сложной комплексной формы, обладающей свойствами единого морфофизиологического целого, может быть определен как «симбиогенез». Иными словами, симбиогенез представляет особый тип эволюции, в основе которого лежит явление нарастающей степени интеграции симбионтов, и симбиоз в некоторых случаях выступает в качестве фактора усложнения организации эволюционного процесса [20,22].

Прогрессирующая связь и интеграция компонентов симбиотических ассоциаций не всегда приводит к такой форме объединения, когда возникает единая организменная система. Очень часто запреты на такой ход развития бывают весьма жесткими, и даже длительное сосуществование не

приводит к возникновению нового комплексного организма [1,31,32]. Приспособления разнородных организмов и их причины обусловлены различными формами сожительства; их распространение в растительном и животном мире, характер взаимоотношений между компонентами симбиотических ассоциаций и адаптаций в строении и функциях симбионтов давно интересовали и продолжают интересовать представителей разных биологических специальностей. В истории изучения симбиоза известно множество подходов к определению биологической сущности такого явления. В небольшой работе трудно показать существующие толкования симбиоза разных организмов и мы ограничимся лишь общим подходом к его анализу [31,33].

Для начала отметим, что явление симбиоза относится к категории взаимоотношений организмов, складывающихся между представителями самых разных филогенетических групп, и представляет такую форму взаимодействия между разнородными организмами, когда совместное существование обеспечивает основным участникам значительное селективное преимущество. Адаптивная ценность симбиоза определяется тем, что, вступая в сожительство, организм оказывается лучше приспособленным к среде благодаря использованию особенностей, которые уже имеются у его партнера, и потому симбиоз представляет собой эффективный способ приспособления организмов к окружающей среде. При симбиозе организм «как бы пополняет отсутствующие у него способности, необходимой для приспособления к данным условиям существования, путем объединения с другим организмом, у которого эти особенности имеются». Симбиоз в одних случаях имеет значение для лучшего приспособления к питанию, в других – усиливает интенсивность дыхания или для усиления энергетических процессов, передвижения, защиты и т.д. [32].

Изучены весьма многообразные формы симбиоза, и для всех случаев симбиотических отношений характерна одна общая черта – наличие опре-

деленной связи между партнерами. Сравнение форм сосуществований по степени связи между партнерами симбиоза показывает, что может быть выделен ряд основных ступеней объединения организмов: во-первых, случаи ассоциаций, отличающихся слабой степенью объединения партнеров (например, взаимоотношения между муравьями-листорезами и культивируемыми ими кормовыми грибами *Septobasidium*, между цветковыми растениями и насекомыми-опылителями или другие случаи подобного рода связи между консортами обычно одной консорции) [2,33,37,38].

Довольно заметная связь между членами ассоциации организмов характеризуется значительной связью между компонентами, и такие симбиозы представляют собой более тесное и прочное их объединение. Хорошими примерами подобного типа сожительства может быть симбиоз рака-отшельника (*Pagurus arrosus*) и актинии (*Calliactis parasitica*), некоторые виды из многочисленной группы растений-эпифитов, внеклеточный эндосимбиоз колониальной синезеленой водоросли *Woronichinia naegeliana*, в слизи которой обитают другие синезеленые водоросли (*Lyngbya endophytica* или *Synechocystis endobiotica*). У таких симбиозов, несмотря на их тесную связь, отсутствуют еще какие-либо признаки морфофизиологического единства, никак не проявляется организменная целостность симбиоза и соподчиненность его составляющих [36,38].

Более продвинутыми по объединению партнеров являются ассоциации, в которых один из них преобразуется так, что функционально становится звеном в обмене веществ другого партнера. Например, симбиоз жгутиконосцев и термитов, в кишечнике которых обитают эти простейшие, обладающие необходимым набором ферментов для расщепления клетчатки, которой питаются термиты, а жгутиконосцы выполняют основную функцию ассоциированного с ними организма и их симбиотическая связь становится объединенной частью единой системы. Такая связь приводит к образованию специального механизма, поддерживающего существование

и непрерывность всей системы, в основе которой лежит особая форма инстинктивного поведения термитов – инстинкт слизывания. Другим примером установления физиологической связи могут служить взаимоотношения между инфузориями из семейства *Ophryoscolecidae* и жвачными животными, в рубце которых обитают эти компоненты [39].

Один из организмов-симбионтов становится иногда конструктивной частью организации своего партнера (например, цитоплазматические включения простейших, кишечнополостных и других организмов). Завершающая стадия симбиогенеза организмов охватывает сожительства, дающие возможность отнести их к этапам становления нового комплексного организма, жизнь которого регулируется единым физиологическим механизмом и обслуживается вновь возникшими органами (например, представители таксона лишайников). Симбиоморфоз как явление эволюционного образования путем формирования замкнутой живой системы, имеющей свою внутреннюю среду с характерным обменом веществ и способной размножаться как единое целое, благоприятствует признанию реальности процесса симбиогенетического развития [36,40].

Установление последовательных ступеней развития от рыхлых ассоциаций, компоненты которых связаны биоценотическими взаимоотношениями, до глубоко и тесно связанным сожительствам и далее к целостным биологическим системам организменного типа с физиологическими связями между частями – симбионтами позволяет представить эволюцию путем симбиогенеза. Такой процесс возможен, поскольку каждая ступень объединения разнородных организмов является формой приспособления к условиям жизни и биологически может быть полезной в борьбе за существование. Основным механизмом такой эволюции в ассоциации должен быть групповой отбор, повышающий степень связи в симбиотическом развитии [36,37]. Признание реальности процесса симбиогенеза позволяет дать сравнительный анализ изменений в организации некоторых сожи-



тельств в пределах определенной группы организмов. К сожалению, еще отсутствуют достаточные данные, позволяющие представить полный ряд переходных форм. Однако за последнее столетие после серьезных исследований в этой области положение существенно изменилось.

Наиболее изученной моделью процесса симбиогенеза могут служить группы слизистых лишайников, которые как объект для исследований путей эволюции впервые были отмечены примерно около 100 лет тому назад А.А. Еленкиным (1912), отметившим, что эволюционный переход от взаимоотношений гриба и водоросли как компонентов биоценоза в качественно отличное состояние – организм лишайника – отмечался последовательным совершенствованием связи между этими компонентами [36,37]. Примером симбиоза являются лишайники, в которых сумчатые грибы и синезеленые либо зеленые водоросли, в тропиках базидиальные грибы и синезеленые водоросли находятся в очень тесных взаимоотношениях, и образуется новый организм. Водоросли образуют в процессе фотосинтеза углеводы, которые используются грибом, а тот в свою очередь обеспечивает водоросль водой с растворенными минеральными веществами, особенно фосфором.

Слизистые лишайники интересны тем, что объединяют формы с разной степенью связи между партнерами. Сравнительно-морфологическое изучение преобразования внешнего облика слоевища и характера взаимоотношений компонентов в пределах этой группы четко характеризуют последовательные ступени интеграции синезеленых водорослей из семейства *Nostocaceae* с гифами грибов, эндофитирующих в слизи этих водорослей. Нередко связь между этими организмами имеет характер случайного соответствия и внедрения гриба в слизь водорослей, и не всегда можно установить поэтому появление настоящего слизистого лишайника. В таких случаях взаимоотношения организмов, вступивших в контакт, по существу

ничем не отличаются от факультативных взаимосвязей между популяциями грибов и водорослей как компонентов экосистемы [36].

Обычно в слизистых лишайниках, с усложняющимися постепенно связями между компонентами, наиболее примитивной формой является лишайник *Leptogium issatschenkoi*, у которого связь между составляющими настолько слаба, что она не влияет на формирование морфологического облика симбиотического слоевища. Такой лишайник сохраняет слоевище в форме пластинчатых колоний, характерных для некоторых форм *Nostoc commune*, одна из которых принимает участие в образовании этого лишайника; гриб, эндофитирующий в слизи ностока, не вызывает существенных изменений в его строении; клетки ностока здесь собраны в цепочковидные трихомы, как у свободно живущих форм этих водорослей, а соредии у этого лишайника весьма несовершенны и возникают в толще слоевища путем обособления слизи вокруг нескольких трихомов ностока, которые, разрастаясь, образуют изолированные колонии, а его распад и восстановление говорят о его примитивности [38,39,40].

Несколько продвинутым, но все же еще очень примитивным типом является подводный слизистый лишайник *Collema ramenskii* Elenk. Несмотря на то, что водоросль (*Nostoc zetterstedtii*) в этом лишайнике остается преобладающей в сожительстве, влияние гриба остается весьма сильным. Углубление связи между участниками этого симбиоза проявляется во внешней организации слоевища лишайника, которая вместо дольчато-шаровидной формы, характерной для колоний водоросли, приобретает вид глубоко изрезанной на узкие ветвящиеся лопасти пластинки с загнутыми вверх и вниз краями; дезорганизуются трихомы: клетки ностока обособлены друг от друга и имеют вид кокков, собранных в конгломераты по периферии слоевища. В ряду постепенно нарастающей интеграции компонентов примером может служить гомеомерный лишайник *Synalissa (Pyrenopsis) conferta*. У этого вида установление более тесной связи происходит

благодаря внедрению гиф микобионта в толстые слизистые покровы синезеленых водорослей из рода *Gloeocapsa* и прикрепления их к протопласту, и гриб является эндосапрофитом [36].

Более продвинутым с точки зрения формирования слоевища, но отличающимся примитивным типом отношений между компонентами, выступает лишайник *Saccomorpha arenicola*. Черное накипное слоевище этого лишайника состоит из септированных ветвящихся гиф гриба и плотных темно-коричневых склероциеобразных тел, окружающих нити синезеленой водоросли из рода *Stigonema*. Взаимоотношения между его компонентами весьма примитивны: они далеки от состояния длительного эндопаразитосапрофитизма, поскольку здесь имеет место резко выраженный паразитизм гриба, приводящий к дезорганизации и отмиранию водоросли. Для поддержания своего существования этот лишайник постоянно должен включать новые особи стигонемы. Относительно усложнившийся тип отношений между симбионтами наблюдается у лишайника *Pseudoperitheca murmanica*, для которого характерна смягченная форма паразитизма, выражающаяся в образовании особых «питающих» очагов, внутри которых водоросли потребляются грибом. За пределами «питающих» очагов дезорганизации и отмирания клеток водоросли не происходит. Здесь осуществляется еще один шаг к установлению наиболее совершенных взаимоотношений между компонентами – к длительному эндопаразитосапрофитизму [37,39].

Сравнительное изучение типов симбиоза в пределах слизистых лишайников хорошо показывает, что возникновение настоящего лишайника – это сложный эволюционный процесс, в котором ведущую роль играет усиление и усложнение взаимосвязи между составляющими компонентами; такой процесс находит отражение прежде всего в структурных преобразованиях лишайникового слоевища и изменениях характера питания симбионтов. Достаточно изученным фактом, свидетельствующим о реальности процесса симбиогенеза, является возникновение новой сложной

жизненной единицы – микоризы – через соединение в симбиозе корней высших растений с гифами грибов. О реальности симбиогенеза говорит факт существования у растений и животных симбиотканей и симбиорганов, т. е. разнообразных по строению и функциям тканей и органов, возникновение которых обусловлено присутствием и жизнедеятельностью организмов-симбионтов. К числу данных, свидетельствующих в пользу реальности симбиогенеза, но имеющих меньшую степень доказательности, могут быть отнесены результаты исследований морфологических преобразований и функциональной специализации компонентов в ряду таких эндоцианозов, как *Geosiphon pyriforme* – *Glaucocystis nostochinearum* – *Cyanophora paradoxa*. Кроме этого, экспериментальный анализ специфических особенностей важнейших органелл клетки (автономность поведения, наличие собственной ДНК и белоксинтезирующей системы) – хлоропластов и митохондрий, а также результаты сравнительного анализа их признаков и свойств с признаками и свойствами синезеленых водорослей и бактерий подтвердили глубокое сходство между ними. С целью глубокой разработки фактической аргументации в пользу симбиогенеза исключительный интерес представляют материалы о природе плазмид и механизмах переноса ими генетической информации в мире прокариот, данные о природе цитоплазматических, генетически контролируемых включений у простейших (каппа-частицы, частицы мю, лямбда и др.). Большое значение имеет изучение функциональной активности хлоропластов в клетках беспозвоночных животных, а также анализ первичной структуры ДНК у представителей разных систематических групп растений и животных.

Подводя анализ вышеизложенному можно сделать следующий вывод: в процессе эволюции степень связи между симбиотирующими организмами может изменяться. В эволюции множества экосистем эти изменения происходят все время на биоценоотическом уровне. В отдельных же случаях эволюционные преобразования симбиотических связей заходят столь

далеко, а интеграция компонентов становится такой глубокой, что биоценотические отношения перерастают в физиологические, а компоненты становятся частями (тканями, органами) нового комплексного индивида, т.е. происходит симбиоз и образование нового организма [32,33].

*Симбиоз разнотипных организмов.* Форма взаимоотношений асимбиоза автотрофов с бактериями, грибами и актиномицетами имеет мутуалистическую основу: гетеротрофы снабжают растения азотом (азотфиксаторы), фосфором и другими веществами (микоризообразователи), а растения обеспечивают гетеротрофных симбионтов энергией. Вполне допустимо, что симбиотрофия как явление имеет большое значение в развитии экосистем. Так, микоризные грибы в силу специфики своих физиологических особенностей повышают долю растворимых форм фосфора и ряда других веществ из минеральных соединений и при разложении органических остатков, что способствует поддержанию уровня концентрации отдельных элементов в растительных тканях и гетеротрофах, использующих своего рода их энергию и вещества [11,12].

Накопление отдельных элементов в различных звеньях экосистемы способствует усилению круговорота этих веществ, ускоряет разложение органических остатков, существенно влияя на развитие экосистем в целом. Расширение симбиотрофии автотрофов с грибами и бактериями является результатом их сопряженной эволюции, что, по всей видимости, не имело столь глобального размаха в древние времена, когда конкурентные отношения были менее выражены, а вышедшие на сушу организмы, имея малоэффективную трофику, существовали, очевидно, какое-то время отдельными таксонами. Распространение конкуренции среди высших растений повышало количество таких форм симбионтов, которые усиливали их конкурентоспособность за условия жизни [6,7,8].

Широкое распространение в природе получило развитие симбиотических мутуалистических взаимоотношений между высшими растениями, с

одной стороны, бактериями, грибами и актиномицетами – с другой. Между высшими растениями, копытными животными и насекомыми формируются и развиваются жизненно важные энергетико-вещественные отношения. Значение таких форм отношений и роль функциональных групп организмов и их соотношений оказали немаловажное влияние на становление отдельных ландшафтных систем в прошлом и их развитие в настоящем [4,5].

Получено много данных, подтверждающих положительное влияние грибных эндо- и экзосимбионтов на особенности развития и продуктивность автотрофов в силу улучшения питания последних водой, фосфором и другими веществами. К эндомикоризной группе относится большинство многолетних трав, кустарников и деревьев тропиков и субтропиков, где подстилка практически не накапливается в силу её быстрого разложения (высокая влажность и высокая температура), а к экзотрофной – лесные породы умеренной зоны, где формируется мощная подстилка, сохраняющаяся большой временной период [2,10,15,18].

В нашей стране изучено 3500 видов сосудистых растений, из которых более 80 % формируют микоризу: сюда относятся все голосеменные и 77,5% покрытосеменных видов [36]. В растительном покрове распространена в основном везикулярно-арбускулярная эндомикориза и чехольчатая эктомикориза; два других типа микориз (микориза орхидных и эрикоидно-арбутоидная) распространены сравнительно мало [37]. Микориза слабо выражена у гидро- и гигрофитов, а также у разных форм осок, что объясняется спецификой эволюции в определенных условиях среды переувлажненной, бедной свободным кислородом, мало пригодной для развития микоризообразователей. У симбиотически связанных с азотфиксирующими бактериями бобовых растений (*Fabaceae*) можно проследить специфичность их бактериотрофии, у которых 93 % видов образуют клубеньки, у мимозовых (*Mimosaceae*) – 87% видов и у цезальпиниевых (*Caesalpinaceae*) – только 22,6 % видов [22].

Весьма архаичной группой считаются мимозовые, близкие к бобовым по выраженности бактериотрофии. Всего бактериотрофных видов в группе бобовых (порядок *Fabales*) около 10000 [38]. Атмосферный азот воздуха фиксируют также автотрофы, симбиотически связанные с актиномицетами, куда относятся 8 семейств: *Betulaceae*, *Casuarinaceae*, *Myricaceae*, *Rhamnaceae*, *Elaeagnaceae*, *Cariaceae*, *Rosaceae*, *Ericaceae*, из которых известно около 140 видов, включая ольху, лох и облепиху, симбионты которых способны фиксировать азот воздуха. Представители этих семейств в природе распространены широко на всех материках, а многие из них являются растениями–пионерами, заселяющими нарушенные территории, вновь отложенные песчаники, галечники и т. д. [39]

Много растений, вступающих в симбиотрофные отношения и с грибами, и с бактериями. Известны случаи симбиоза автотрофов с бактериями, которые не могут фиксировать азот атмосферы. Например, на листьях некоторых представителей *Rubiaceae*, *Myrsiniaceae*, *Dioscoreaceae*, *Poaceae* бактерии образуют желвачки, а некоторые виды лисохвостов формируют клубеньки на корнях. Полагают, что в таком симбиозе бактерии индуцируют образование цитокининов – ростовых веществ, благоприятствующих развитию автотрофов [18,19]. В процессе эволюции растений наибольшее значение в становлении экосистем имела микотрофия, а затем и бактериотрофия. Значение микотрофии обусловлено энергетически более экономным вариантом симбиоза автотрофов с грибами, работающими на себя и на растение, тогда как бактерии работают в основном на себя, на растение и еще обогащают почву азотом, что активизирует работу сапротрофов и усиливает процессы нитрификации [34,35,36].

Микосимбиотрофия – явление более распространенное в сравнении с бактериосимбиотрофией, что объясняется широким присутствием в системах свободноживущих азотфиксаторов. Этим можно объяснить, что только небольшая часть видов сосудистых растений вступила в симбиоз с такими

азотфиксаторами, как бактерии и актиномицеты. В природе широко распространены энергетико-вещественный союз: автотроф + бактерия (или актиномицет) + микоризный гриб. Значительное число бактериосимбиотрофов связаны с микоризой, которая улучшает обеспечение растений и бактерий минеральным питанием и усиливает таким образом азотфиксацию, что благоприятно сказывается на развитии и растения, и гриба [36]. Формируя на поверхности поглощающих корней растений гифы микоризы, грибы увеличивают поверхность соприкосновения корней высших растений с почвой и повышают активность ионов ортофосфорной кислоты, отличающихся чрезвычайно низкой подвижностью в почве и потому быстро истощающихся в непосредственной близости от корней. Таким образом, можно объяснить причину отсутствия микоризы у большого числа видов (примерно у 20%). Развитие микоризы связано со сложным положением растений на бедных растворимыми фосфатами почвах; только присутствие грибов, способных вегетировать в симбиозе с растениями и активно обеспечивать их фосфором, благоприятствовало освоению растительными видами таких территорий [1,2,4].

Явление микосимбиотрофии в мировой флоре свойственно примерно 250000 видов высших растений, а бактериотрофия выявлена всего у 10000 видов, что объясняется возможностью обеспечения первых фосфором, а вторых – азотом. В результате деятельности свободноживущих азотфиксаторов, входящих в состав всех экосистем суши, высшие растения получают азот, что объясняет ограниченность симбиоза растений с азотфиксаторами (бактериями и актиномицетами) и использование менее затратной формы взаимосвязей автотрофов с азотфиксаторами. Очевидно, все симбиотически связанные с бактериями или актиномицетами растения формируют свою микоризу. Гриб улучшает питание фосфором (возможно, и другими элементами) автотрофа и бактерий и тем самым усиливает азотфиксацию, что положительно сказывается и на развитии самого гриба [32]. Отсут-



ствие микоризы у отдельных групп растений объясняется достаточным обеспечением фосфорными и другими веществами и произрастанием их в настоящее время на богатых почвах (например, крапива); эволюцией растений на обеспеченных влагой почвах с растворенными фосфатами, где растения имели в достатке этот элемент; отсутствие подходящих симбионтов или условий для симбиоза и развитием у некоторых видов растений (например, горчицы и гречихи) без помощи гриба использовать фосфор из труднорастворимых фосфатов; неблагоприятными условиями (засуха, низкие температуры, бедные почвы и т.д.) для развития микоризы [34,35,36,38,40].

*Эндоефитизм в развитии растений и грибов.* Весьма распространенной в природе формой сожительства грибов-эндоефитов с фотосинтезирующими органами растений считается эндоефитизм, что свидетельствует о длительной коэволюции растений и грибов с древних времен. Грибы-эндоефиты размещены в эпидерме под кутикулой или в поверхностных слоях листовой паренхимы (реже стеблей); они не оказывают видимого негативного воздействия на занятые ими органы. Хотя об эндоефитной группе грибов знали давно, но лишь в последние 15–20 лет обратили на них внимание с точки зрения их роли в эволюционном развитии растений. По распространенности и своему значению эндоефитизм грибов сравним с эндомикоризой. Полагают, что многие эндоефиты функционально ближе к комменсалам, хотя они недалеко ушли также и от паразитирующих форм. Известно их положительное влияние на хозяина, и в таком случае они могут рассматриваться как мутуалистические симбионты. Эндоефиты разделяются на конститутивных и индуцированных. Конститутивные эндоефиты поселяются на семенах, и при прорастании последних мицелий гриба диффузно распространяется во всех наземных органах растений. Индуцированные эндоефитные формы распространяются по воздуху без заражения семян.

Таким образом, многие растения в своих тканях содержат эндофиты, относящиеся к аскомицетам (известны эндофиты из классов *Discomycetes*, *Loculoascomycetes*, *Pyrenomycetes*) и несовершенным грибам. Со злаками мутуалистическую форму симбиоза установили эндофиты ряда видов порядка *Clavicipitales*, что объясняется их широкой экологической пластичностью. Эндофиты в симбиозе с растениями выделяют токсины и антибиотические вещества, негативно влияющие на грибных паразитов, фитофагов и даже млекопитающих. Как правило, выделяемые эндофитами биологически активные вещества благотворно влияют на развитие растений. Поедание заселенных эндофитами злаков оказывает на животных наркотическое воздействие, поскольку грибы продуцируют алкалоиды. Растение платит эндофиту поставкой ему энергетического материала. Отмечено, что эндофиты распространяются не только в листьях: выделены эндофиты из ксилемы ствола и коры дуба и ивы, из корней сосны и пшеницы, из семян полевицы (*Acremonium coenophialum*) (грибы не спороносят, в тканях не формируют везикулы и арбускулы, что указывает на его эндофитизм). Инфицированные грибом растения повышают продуктивность на 40 % и более устойчивы к болезням. Природа гриба, очевидно, базидиальная, а сам гриб обеспечивает растение ростовыми веществами и биоцидами. Возникновение эндофитизма относят ко времени выхода растений на сушу, но само явление остается мало изученным. Пока что не совсем ясна роль эндофитизма на системном уровне, на степень влияния эндофита на формирование растительных сообществ и на развитие экологических систем в их эволюционном плане.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Белюченко И.С. Влияние многолетней травосмеси на почвенную биоту в условиях континентальных субтропиков // Матер. научн. конфер. профессорско-препод. состава с.-х. факультета / Ун-т дружбы народов. – М., 1991. – С. 68-69.
2. Белюченко И.С. Динамика запасных веществ и устойчивость злаков различного происхождения к экстремальным условиям // Бюл. МОИП, отд. биол. –1993. – Т. 98. – Вып.1. – С. 78-96.
3. Белюченко И.С. Закономерности индивидуального развития сельскохозяйственных культур // Вестник с.-х. науки. – 1991. – № 2. – С. 93-96.
4. Белюченко И.С. К вопросу о некоторых направлениях в эволюции растений // Бюл. Ботсада им. И.С. Косенко. – 1997. – № 4. – С. 68-109.
5. Белюченко И.С. К вопросу о сопряженности эволюции организмов и экологических систем // Экологические проблемы Кубани. – 1999. – № 4. – С. 3-22.
6. Белюченко И.С. К вопросу об эволюции жизненных форм растений // Бюл. Ботсада им. И.С. Косенко. – 1999. – № 16. – С. 3-11.
7. Белюченко И.С. Конкурентные отношения между полевыми культурами в совместных посевах // Экологические проблемы Кубани. – 2000. – № 7. – С. 67-70.
8. Белюченко И.С. Основные направления сопряженной эволюции организмов в экосистемах // Экологические проблемы Кубани. – 2000. – № 6. – С. 80-101.
9. Белюченко И.С. Особенности развития многолетних кормовых злаков различного происхождения в южных районах СНГ // Растит. ресурсы. – 1992. – Вып. 4. – Т. 28. – С. 78-102.
10. Белюченко И.С. Растительность Калахари в пределах Ботсваны и Замбии (Южная Африка) и её хозяйственное использование // Растит. ресурсы. – 1992. – Вып. 2. – Т. 28. – С. 89-112.
11. Белюченко И.С. Сложные травосмеси круглогодичного использования на юге Таджикистана // Вестник с.-х. науки. – 1991. – № 7. – С. 94-96.
12. Белюченко И.С. Создание совместных посевов – современная экологическая проблема // Экологические проблемы Кубани. – 2000. – № 7. – С. 3-14.
13. Белюченко И.С. Создание травосмесей - перспективное направление в развитии кормопроизводства на юге Таджикистана // Изв. АН Тадж. ССР. – 1991. – № 3-4. – С. 65-77.
14. Белюченко И.С. Сравнительное изучение травосмесей с участием злаков различного происхождения на юге Таджикистана // Растит. ресурсы. – 1992. – Вып. 1. – С. 83-109.
15. Белюченко И.С. Устойчивость многолетних злаков различного происхождения к низким температурам // Докл. РАСХН. – 1992. – № 7. – С. 11-17.
16. Белюченко И.С. Экологически чистая и энергосберегающая технология создания сложных травосмесей круглогодичного использования на юге Таджикистана // В сб.: Развитие кормопроизводства в колхозе «Россия». – Курган-Тюбе, Таджикистан, 1990. – С. 101-119.
17. Белюченко И.С., Каримов И.А. Экологические аспекты выращивания многолетних кормовых злаков в чистых посевах и в травосмесях // Изв. АН Таджикистана, отд. биол. – Душанбе, 1994. – № 1. – С. 61-63.
18. Белюченко И.С., Кураков А.В. Микроскопические грибы пастбищных и хлопковых агроценозов Южного Таджикистана // Бюл. МОИП, отд. биол. – 1990. – Т. 95. – Вып. 2. – С. 113-131.
19. Белюченко И.С., Кураков А.В. Состав микроорганизмов коричневой карбонатной почвы при возделывании многолетних злаков и хлопчатника // Доклады ВАСХНИЛ. – 1990. – № 3. – С. 23-26.

20. Белюченко И.С., Подаруева В.И. Микроартроподы в агроценозах многолетних кормовых злаков на юге Таджикистана // Бюл. МОИП, отд. биол. – 1992. – Вып. 6. – Т. 97. – С. 87-100.
21. Белюченко И.С., Подаруева В.И. Почвенная мезофауна в агроценозах многолетних злаков и хлопчатника на юге Таджикистана // Доклады ВАСХНИЛ. – 1990. – № 9. – С. 48-52.
22. Белюченко И.С., Сайко Т.А. Экологические аспекты развития пастбищ в Калахарской зоне Ботсваны // Проблемы освоения пустынь. – 1992. – № 4. – С. 45-52.
23. Белюченко И.С., Синьковский Л.П. Интродукция субтропических кормовых злаков на юге СССР // Вестник с.-х. науки. – 1990. – № 4. – С. 84-95.
24. Белюченко И.С. К вопросу о сопряженном развитии разноуровневых систем биосферы // Экол. Вестник Сев. Кавказа. – 2005. – Т. 1. – № 2. – С. 17-50.
25. Пономарева Ю.В., Белюченко И.С. Грибные консорты озимой пшеницы в степной зоне Краснодарского края // Экол. Вестник Сев. Кавказа. – 2005. – Т. 1. – № 2. – С. 128-137.
26. Belyuchenko I.S. Evolutionary and ecological approaches to the plants introduction in practice // Экол. Вестник Сев. Кавказа. – 2005. – Т. 1. – № 2. – С. 104-111.
27. Белюченко И.С. К вопросу о роли леса в функциональном восстановлении бассейнов степных рек края // Экол. Вестник Сев. Кавказа. – 2010. – Т. 6. – № 3. – С. 3-16.
28. Белюченко И.С., Мустафаев Б.А. Интродукция растений как метод расширения видового состава культурных фитоценозов в южных районах СНГ // Экол. Вестник Сев. Кавказа. – 2013. – Т. 9. – № 4. – С. 73-89.
29. Кураков А.В., Белюченко И.С. Микроскопические грибы почвы, ризосферы и ризопланы хлопчатника и тропических злаков, интродуцированных на юге Таджикистана // Микробиология. – 1994. – Вып. 6. – С. 1101-1109.
30. Кураков А.В., Белюченко И.С. Микобиота пастбищных агроценозов // В сб.: Интенсивное возделывание кормов. культур в Яванской долине Таджикистана. – Душанбе, 1990. – С. 121-153.
31. Мокрецов Г.Г., Белюченко И.С. Особенности развития и формирования урожая кормовых растений в чистых посевах и травосмесях на юге Таджикистана // Растительные ресурсы. – 1991. – Вып. 3. – С. 95-120.
32. Назарько М.Д., Белюченко И.С. Взаимоотношения между полевыми культурами и микробным комплексом почвы // Экологические проблемы Кубани. – 2000. – № 7. – С. 71-88.
33. Подаруева В.А., Белюченко И.С. Микро- и мезофауна пастбищных агроценозов // В сб.: Интенсивное возделывание кормов. культур в Яванской долине Таджикистана. – Душанбе, 1990. – С. 154-180.
34. Работнов Т.А. О значении сопряженной эволюции организмов для формирования фитоценозов // Бюл. МОИП. отд. биол. – 1977. – Т. 82. – Вып. 2. – С. 91-102.
35. Работнов Т.А. Об одном направлении сопряженной эволюции организмов // Бюл. МОИП. отд. биол. – 1979 – Т. 84. – Вып. 2. – С. 29-34.
36. Селиванов И.А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. - М.: Наука, 1981. – 231 с.
37. Скрыбин К.И. Симбиоз и паразитизм в природе. – Петроград, 1923. – 198 с.
38. Тахтаджян А. Л. Происхождение и расселение цветковых растений. - Л.: Наука, 1970. – С. 1-146.
39. Allen E.K., Allen O.N. Scope of nodulation in the Leguminosae // Recent advances in botany. – 1961. – V. 1.

40. Law R., Lewis D.H. Biotic environments and the maintenance of sex: some evidence from mutualistic symbioses // *Biol. J. Linn. Soc.*, 1983. – V. 20. – № 3. – P. 249-276.

#### References

1. Beljuchenko I.S. Vlijanie mnogoletnej travosmesi na pochvennuju biotu v uslovijah kontinental'nyh subtropikov // *Mater. nauchn. kon-fer. professorsko-prepod. sostava s.-h. fakul'teta / Un-t družby nardo-dov.* – M., 1991. – S. 68-69.

2. Beljuchenko I.S. Dinamika zapasnyh veshhestv i ustojchivost' zlakov razlichnogo proishozhdenija k jekstremal'nyh uslovijam // *Bjul. MOIP, otd. biol.* – 1993. – T. 98. – Vyp. 1. – S. 78-96.

3. Beljuchenko I.S. Zakonomernosti individual'nogo razvitija sel'skohozjajstvennyh kul'tur // *Vestnik s.-h. nauki.* – 1991. – № 2. – S. 93-96.

4. Beljuchenko I.S. K voprosu o nekotoryh napravlenijah v jevoljucii rastenij // *Bjul. Botsada im. I.S. Kosenko.* – 1997. – № 4. – S. 68-109.

5. Beljuchenko I.S. K voprosu o soprjazhennosti jevoljucii organo-nizmov i jekologicheskikh sistem // *Jekologicheskie problemy Kubani.* – 1999. – № 4. – S. 3-22.

6. Beljuchenko I.S. K voprosu ob jevoljucii zhiznennyh form rastenij // *Bjul. Botsada im. I.S. Kosenko.* – 1999. – № 16. – S. 3-11.

7. Beljuchenko I.S. Konkurentnye otnoshenija mezhdru polevymi kul'turami v sovместnyh posevah // *Jekologicheskie problemy Kubani.* – 2000. – № 7. – S. 67-70.

8. Beljuchenko I.S. Osnovnye napravlenija soprjazhennoj jevoljucii organizmov v jekosistemah // *Jekologicheskie problemy Kubani.* – 2000. – № 6. – S. 80-101.

9. Beljuchenko I.S. Osobennosti razvitija mnogoletnih kormovyh zlakov razlichnogo proishozhdenija v juzhnyh rajonah SNG // *Rastit. resursy.* – 1992. – Vyp. 4. – T. 28. – S. 78-102.

10. Beljuchenko I.S. Rastitel'nost' Kalahari v predelakh Botsvany i Zambii (Juzhnaja Afrika) i ejo hozjajstvennoe ispol'zovanie // *Rastit. resursy.* – 1992. – Vyp. 2. – T. 28. – S. 89-112.

11. Beljuchenko I.S. Slozhnye travosmesi kruglogodichnogo ispol'zovanija na juge Tadzhi-kistana // *Vestnik s.-h. nauki.* – 1991. – № 7. – S. 94-96.

12. Beljuchenko I.S. Sozdanie sovместnyh posevov – sovremennaja jekologicheskaja problema // *Jekologicheskie problemy Kubani.* – 2000. – № 7. – S. 3-14.

13. Beljuchenko I.S. Sozdanie travosmesej - perspektivnoe napravlenie v razvitii kormoproizvodstva na juge Tadzhi-kistana // *Izv. AN Tadzhi. SSR.* – 1991. – № 3-4. – S. 65-77.

14. Beljuchenko I.S. Sravnitel'noe izuchenie travosmesej s uchastiem zlakov razlichnogo proishozhdenija na juge Tadzhi-kistana // *Rastit. resursy.* – 1992. – Vyp. 1. – S. 83-109.

15. Beljuchenko I.S. Ustojchivost' mnogoletnih zlakov razlichnogo proishozhdenija k nizkim temperaturam // *Dokl. RASHN.* – 1992. – № 7. – S. 11-17.

16. Beljuchenko I.S. Jekologicheski chistaja i jenergosberegajushhaja tehnologija sozdani-ja slozhnyh travosmesej kruglogodichnogo ispol'zovanija na juge Tadzhi-kistana // *V sb.: Razvitie kormoproizvodstva v kolhoze «Rossija».* – Kurgan-Tjube, Tadzhi-kistan, 1990. – S. 101-119.

17. Beljuchenko I.S., Karimov I.A. Jekologicheskie aspekty vyrashhivanija mnogoletnih kormovyh zlakov v chistyh posevah i v travosmesjah // *Izv. AN Tadzhi-kistana, otd. biol.* – Dushanbe, 1994. – № 1. – S. 61-63.

18. Beljuchenko I.S., Kurakov A.V. Mikroskopicheskie griby past-bishhnyh i hlopkovyh agrocenozov Juzhnogo Tadzhi-kistana // *Bjul. MOIP, otd. biol.* – 1990. – T. 95. – Vyp. 2. – S. 113-131.

19. Beljuchenko I.S., Kurakov A.V. Sostav mikroorganizmov korichnevoj karbonatnoj pochvy pri vozdeľyvanii mnogoletnih zlakov i hlochatnika // Doklady VASHNIL. – 1990. – № 3. – S. 23-26.

20. Beljuchenko I.S., Podarueva V.I. Mikroartropody v agroceno-zah mnogoletnih kormovyh zlakov na juge Tadzhiķistana // Bjul. MOIP, otd. biol. – 1992. – Vyp. 6. – T. 97. – S. 87-100.

21. Beljuchenko I.S., Podarueva V.I. Pochvennaja mezofauna v agrocenozah mnogoletnih zlakov i hlochatnika na juge Tadzhiķistana // Doklady VASHNIL. – 1990. – № 9. – S. 48-52.

22. Beljuchenko I.S., Sajko T.A. Jekologicheskie aspekty razvitija pastbishh v Kalaharskoj zone Botsvany // Problemy osvoenija pustyn'. – 1992. – № 4. – S. 45-52.

23. Beljuchenko I.S., Sin'kovskij L.P. Introdukcija subtropiche-skih kormovyh zlakov na juge SSSR // Vestnik s.-h. nauki. – 1990. – № 4. – S. 84-95.

24. Beljuchenko I.S. K voprosu o soprjazhennom razvitii raznourovnevnyh sistem biosfery // Jekol. Vestnik Sev. Kavkaza. – 2005. – T. 1. – № 2. – S. 17-50.

25. Ponomareva Ju.V., Beljuchenko I.S. Gribnye konsorty ozimoi psheicy v stepnoj zone Krasnodarskogo kraja // Jekol. Vestnik Sev. Kavkaza. – 2005. – T. 1. – № 2. – S. 128-137.

26. Belyuchenko I.S. Evolutionary and ecological approaches to the plants introduction in practice // Jekol. Vestnik Sev. Kavkaza. – 2005. – T. 1. – № 2. – S. 104-111.

27. Beljuchenko I.S. K voprosu o roli lesa v funkcional'nom vosstanovlenii bassejnov stepnyh rek kraja // Jekol. Vestnik Sev. Kavkaza. – 2010. – T. 6. – № 3. – S. 3-16.

28. Beljuchenko I.S., Mustafaev B.A. Introdukcija rastenij kak metod rasshirenija vidovogo sostava kul'turnyh fitocenozov v juzhnyh rajonah SNG // Jekol. Vestnik Sev. Kavkaza. – 2013. – T. 9. – № 4. – S. 73-89.

29. Kurakov A.V., Beljuchenko I.S. Mikroskopicheskie griby pochvy, rizosfery i rizoplany hlochatnika i tropicheskih zlakov, introducirovannyh na juge Tadzhiķistana // Mikrobiologija. – 1994. – Vyp. 6. – S. 1101-1109.

30. Kurakov A.V., Beljuchenko I.S. Mikrobiota pastbishhnyh agrocenozov // V sb.: Intensivnoe vozdeľyvanie kormov. kul'tur v Javanskoj doline Tadzhiķistana. – Dushanbe, 1990. – S. 121-153.

31. Mokrecov G.G., Beljuchenko I.S. Osobennosti razvitija i formirovanija urozhaja kormovyh rastenij v chistyh posevah i travosmesjah na juge Tadzhiķistana // Rastitel'nye resursy. – 1991. – Vyp. 3. – S. 95-120.

32. Nazar'ko M.D., Beljuchenko I.S. Vzaimootnoshenija mezhdru polevymi kul'turami i mikrobnym kompleksom pochvy // Jekologicheskie problemy Kubani. – 2000. – № 7. – S. 71-88.

33. Podarueva V.A., Beljuchenko I.S. Mikro- i mezofauna past-bishhnyh agrocenozov // V sb.: Intensivnoe vozdeľyvanie kormov. kul'tur v Javanskoj doline Tadzhiķistana. – Dushanbe, 1990. – S. 154-180.

34. Rabotnov T.A. O znachenii soprjazhennoj jevoljucii organizmov dlja formirovanija fitocenozov // Bjul. MOIP. otd. biol. – 1977. – T. 82. – Vyp. 2. – S. 91-102.

35. Rabotnov T.A. Ob odnom napravlenii soprjazhennoj jevoljucii organizmov // Bjul. MOIP. otd. biol. – 1979 – T. 84. – Vyp. 2. – S. 29-34.

36. Selivanov I.A. Mikosimbiofizizm kak forma konsortivnyh svjazej v rastitel'nom pokrove Sovetskogo Sojuza. – M.: Nauka, 1981. – 231 s.

37. Skrjabin K.I. Simbioz i parazitizm v prirode. – Petrograd, 1923. – 198 s.

38. Tahtadzhan A. L. Proishozhdenie i rasselenie cvetkovykh rastenij. – L.: Nauka, 1970. – S. 1-146.

39. Allen E.K., Allen O.N. Scope of nodulation in the Leguminosae // *Recent advances in botany*. – 1961. – V. 1.

40. Law R., Lewis D.H. Biotic environments and the maintenance of sex: some evidence from mutualistic symbioses // *Biol. J. Linnear. Soc.*, 1983. – V. 20. – № 3. – P. 249-276.