

Фитобиомы в техногенной среде обитания (обзор)

© 2021. В. С. Артамонова, д. б. н., в. н. с.,
Институт почвоведения и агрохимии СО РАН,
630090, Россия, г. Новосибирск, пр. Лаврентьева, д. 8/2,
e-mail: artamonovavs@yandex.ru, artamonova@issa-siberia.ru

В регионах добычи и переработки твёрдых полезных ископаемых наблюдается тенденция роста техногенных отходов и увеличения территорий с накопленным экологическим ущербом. Вследствие этого разрушаются уникальные растительные сообщества, исчезают редкие виды. Их восстановление предполагается осуществлять с применением наилучших современных технологий. Вместе с тем, в ненарушенных местообитаниях отношения сосуществования растений с организмами-симбионтами сформировались коэволюционно. На корнях орхидных, голосеменных, бобовых и многих других растений образовались специализированные структуры – эндо- и экзомикоризы, ризобийные бактериоиды, которые обеспечивают фитопартнёру симбиотрофное питание. В техногенной среде симбиоз растений с микро- и бактериосимбионтами разрушен, его восстановление идёт медленно из-за отсутствия в корнеобитаемом слое организмов-симбионтов. На продолжительность симбиозообразования, микро- и бактериотрофность растений негативно влияет наличие экотоксикантов, которые обуславливают преждевременное старение микориз и клубеньков, развитие паразитического образа жизни микосимбионтов. В данной статье подчеркивается необходимость проведения мониторинговых наблюдений за состоянием симбиотрофных растений в лесонасаждениях на рекультивируемых отходах, а также раннего выявления признаков ухудшения взаимоотношений между корневыми сожителями. Делается акцент на мультидисциплинарное изучение экологии и специфики симбиозообразования, особенно у редких растений, для ускорения восстановления многообразия симбиозов.

Ключевые слова: техногенные отходы, симбиоз, фитобиом, рекультивация.

Phytobiomes in the technogenic environment (review)

© 2021. V. S. Artamonova ORCID: 0000-0001-8606-7975
Russia Institute of Soil Science and Agrochemistry SB RAS,
8/2, Lavrentieva St., Novosibirsk, Russia, 630090,
e-mail: artamonovavs@yandex.ru, artamonova@issa-siberia.ru

In the regions of mining and processing solid minerals, there is a tendency to increase man-made waste and increase the territories with accumulated environmental damage. As a result, unique plant communities are destroyed, rare species disappear. Their restoration is supposed to be carried out using the best modern technologies. At the same time, in undisturbed habitats, the relations of co-existence of plants with symbiont organisms were formed coevolutionarily. On the roots of orchids, gymnosperms, legumes and many other plants, specialized structures were formed – endo- and exomycorrhizae, rhizobial bacteroids, which provide the phytopartner with symbiotrophic nutrition. In the technogenic environment, the phenomenon of plant symbiosis with myco- and bacteriosymbionts is destroyed, its recovery is slow due to the lack of symbiont organisms in the root layer. The duration of symbiosis, myco- and bacteriotrophy of plants, is negatively affected by the presence of ecotoxicants, which cause premature aging of mycorrhizae and nodules, the development of a parasitic lifestyle of mycosymbionts. This article emphasizes the need for monitoring the state of symbiotrophic plants in forest plantations on recultivated waste, as well as early detection of signs of deterioration in the relationship between root cohabitants. The focus is on the multidisciplinary study of the ecology and the specifics of symbiosis, especially in rare plants, to accelerate the restoration of the diversity of symbioses.

Keywords: technogenic waste, symbiosis, phytobiome, recultivation.

В ресурсных регионах Российской Федерации (РФ) угольная промышленность и металлургия являются основными отходообразующими отраслями. Техногенные отходы (ТО) представлены вскрышными породами

полезных ископаемых и продуктами их переработки. На Урале и в Сибири они традиционно складываются в отвалы. По экспертным оценкам [1], только в Кузбассе (Кемеровская обл.) их площадь достигла 40 тыс. га, рекуль-

тивировано около 10%. Многолетняя дислокация многотоннажных ТО на дневной поверхности обуславливает расширение территорий с накопленным экологическим ущербом. Их самозарастание происходит медленно, среди фитопоселенцев присутствуют зональные и адвентивные виды, в том числе редкие, однако большинство растений формируют мозаичные временные ассоциации. Для ускорения процесса восстановления биоразнообразия в 2017 г. введён национальный стандарт наилучших доступных технологий [2]. Он соответствует международным требованиям «Об экологической ответственности в отношении предупреждения и устранения экологического ущерба от 2004/35/ЕС». Впервые в отечественном нормативном документе представлены положения, отражающие необходимость проведения микробиологических обработок при осуществлении очагового восстановления. Посев семян трав, кустарников, деревьев, а также высадка посадочного материала должны осуществляться с предварительной обработкой биодинамическими стимуляторами и комплексными биопрепаратами на основе арбускулярных микориз, цианобактерий и других адаптивных микроорганизмов (МО). Их привлечение для повышения жизненного статуса культурных растений в техногенных условиях отражено и в региональном руководстве «Методические рекомендации по лесной рекультивации нарушенных земель на предприятиях угольной промышленности в Кузбассе» [1]. В документе акцентируется внимание на обработке семян хвойных пород противогрибковыми препаратами, черенков ивы – биопрепаратами ростстимулирующего действия. В 2019 г. рекомендовано использование посадочного материала хвойных пород с микробиологической защитой корневой системы при осуществлении искусственного и комбинированного лесовосстановления (лесоразведения) на вскрышных токсичных породах [3]. Это может быть вскрыша с высоким содержанием вмещающих сульфидсодержащих пород, хвосты обогащения железосодержащих и полиметаллических руд.

Лесной рекультивации (ЛР) нарушенных земель в горнодобывающих районах Сибири уделяется особое внимание, поскольку в них сосредоточено 80% лесосечного фонда, подверженного сокращению из-за интенсивной добычи подземных ресурсов – стратегически важного сырья регионального и федерального значения. Потери лесов усугубляются также отчуждением земель под складирование ТО.

Восстановление лесных сообществ необходимо, но проблематично как теоретически, так и практически. Ненарушенные таёжные экосистемы, в том числе представленные черневыми высококотовыми лесами, сохранили в своём составе уникальные виды былых эпох. Редкие виды относятся к семействам орхидные, бобовые, голосеменные и другие [4], которые требуют защиты. Почвы, сформированные под горно-таёжными лесами, имеют интразональный характер, обнаруживают признаки реликтовости. Поэтому восстановление биоразнообразия на ТО должно носить комплексный характер, учитывать особенности консортивных связей, многообразие симбиозов, специфичность корневых симбионтов и почвенной среды.

Современный тренд ЛР предполагает формирование устойчивых самоподдерживающихся паразональных древесно-травянистых сообществ с высоким биологическим разнообразием. При выборе растений предпочтение отдаётся видам, способным развивать широкозахватную корневую систему, формировать симбиоз с бактериями, макро- и микромицетами, в том числе привнесёнными. Но проведение экспертизы корнеобитаемого слоя до и после биологических обработок в ЛР не предполагается, несмотря на то, что поведение интродуцентов не всегда предсказуемо. Информация о том, выжили или нет привнесённые грибы и бактерии, проявили вирулентность или оказались консервативными в отношении инфицирования корней симбиотрофных древесных и травянистых растений, не учитывается.

Цель данного обзора – изучить проблему восстановления симбиозов высших растений с их корневыми сожителями на рекультивируемых ТО, то есть проблему восстановления ранее эволюционно сложившихся связей в фитобиоме. Феномен симбиоза широко распространён в природе, но для ТО информации о нём недостаточно. Поэтому в ЛР накопилось немало вопросов о причинах медленного восстановления симбиотрофных древесных и травянистых растений, изменения характера взаимодействия симбиотических партнёров в новых условиях их существования, причинах преждевременного старения микориз и клубеньков на корнях фитопоселенцев. Под термином «фитобиом» понимается интеграция высших растений с их эволюционными партнёрами-симбионтами в техногенной среде. Понятия «фитобиом», «микробиом», «фитомикробиом», «ризомикробиом» широ-

ко используются в зарубежной литературе экологического, лесохозяйственного, сельскохозяйственного профиля [5–8], а также медицинского, включая отечественные публикации [9, 10]. С 2016 г. в США выходит журнал с одноименным названием «Phytobiomes J.».

Проблемы симбиозообразования на техногенных отходах и их решение

Симбиоз – это широко распространённое общебиологическое явление, форма существования жизни. Истоки симбиотических отношений уходят в далёкое геологическое прошлое. Эндосимбиоз, представленный арбускулярной микоризой, существует более 400 млн лет и в настоящее время рассматривается в качестве предковой формы мутуалистических симбиозов высших растений и грибов [11, 12]. Пищевой мутуализм между ними считается ключевым компонентом, поскольку эти организмы диверсифицировались около 200 млн лет тому назад и образовали функционально облигатные ассоциации. У многих наследников псилозитовидных растений – первых покорителей суши (419–358 млн лет тому назад), к которым относятся современные растения отделов плауновидные, хвощевидные, папоротникообразные, голосеменные, сохранился факультативный характер их эндомикориз (ЭНМ). Бобово-ризобияльный эндосимбиоз, как тип мутуалистического партнёрства, возник позже, поскольку возраст бобовых меньше – около 60 млн лет назад. Появление эктомикоризы (ЭКМ) на корнях сосновых растений – старейшего семейства хвойных, датируется, благодаря окаменелостям, временем 156 млн лет тому назад. Разнообразие симбиозов присутствует не только на заповедных территориях, но и на нарушенных. Информации о том, как они формируются и как долго сохраняются в техногенной среде, пока немного. Например, на 40-летних рекультивированных золоотходах с нанесённым грунтом, а также гидроотвалах вскрыши рассыпного золота (Средний Урал), как и других техногенных экотопах, среди фитопоселенцев обнаружены орхидные растения [13, 14]. В лесных растительных сообществах и на закустаренном щучковом лугу золоотвала присутствовали *Malaxis monophyllos*, *Platanthera bifolia*, *Listera ovata*. Кроме них встречались и другие микотрофные виды, но все они относятся к группе слабомикотрофных растений, что свидетельствует об экстремальности экологических, в том числе эдафических условий. На исходном участке с золой орхидные

растения отсутствовали. На отвале вскрыши золота отмечена лишь *M. monophyllos* – мякотница однолистная, или стагачка однолистная. Её выживанию, безусловно, способствовала влажность, щелочная среда вскрыши из-за присутствия карбоната кальция. К карбонатным местообитаниям тяготеет большинство «краснокнижных» орхидей и мякотница не исключение. Однако на отвалах рассыпного золота, как и на участке с золой, она испытывает определённый «дискомфорт». Во-первых, растение относится к теневыносливым видам, а поверхность техногенных отходов хорошо освещена. Во-вторых, мякотница является высоко микотрофной, но корнеобитаемый слой на ТО микодифицитен. Микобионты корней – это несовершенные (примитивные) гетеробазидиальные грибы из семейств: *Sebacinaceae*, *Ceratobasidaceae* и *Tulasnellaceae*. Растения без них не живут, эндомикориза поставляет им питательные вещества, иногда на 100% [15], поэтому растение рассматривается как облигатный паразит. Накопление микоризообразователей происходит в зонах отмирания листьев, прикрывающих псевдобульбы, которые играют роль депозитария.

Процесс инфицирования корней мякотницы грибами происходит в специфических контактных зонах – мишенях, расположенных на корневых волосках [16], но минеральные частицы вокруг корней снижают доступность таких зон для микобионтов. Наибольшую степень микотрофности обнаруживают ювениальные и вергинальные растения, поэтому дефицит эндомикоризных несовершенных грибов, как и контактов для заражения, не способствуют микоризации корней.

Наряду с этим, *M. monophyllos* обнаруживает на ТО острую опылительную недостаточность. Как и другие орхидные растения – редкие древние представители флоры (появились в поздне меловую эпоху) [17], мякотница относится к растениям с облигатной ксеногамией, поэтому не способна к самоопылению, нуждается в перекрёстном переносе пыльцы с одного растения на другое с участием посредников – комаров, численность особей которых на открытых участках ТО мала. Поэтому формирование семенного фонда осложнено. Помимо этого, для прорастания семян необходимо наличие специализированных микосимбионтов семян, без которых последние не прорастают, но их тоже может не быть или они в дефиците. Для сохранности поселившихся на ТО краснокнижных растений можно осуществить их пересадку (предусмотрено ГОСТом) на целин-

ные участки, где биотические «услуги» могут быть осуществимы.

Известны также факты отрицательного влияния аэротехногенного загрязнения почв на развитие эндомикориз у других цветковых растений. Наибольшую токсичность проявляли тяжёлые металлы и сернистый ангидрид, при воздействии которых существенно подавлялось развитие ЭНМ, вплоть до полной стерилизации корневых систем и появления в ценопопуляциях безмикоризных растений [18]. Обилие мицелия в корнях снижалось в 2,7–3,5 раза в техногенных местообитаниях по сравнению с естественными участками [19].

Древесные растения: сосна обыкновенная и берёза бородавчатая, которые используются в ЛР, образуют симбиозы с корневыми симбионтами – макромицетами: у сосны их около 50 видов, у берёзы – около 30. Микоризность проявляют 40% всех известных высших грибов [20]. Под лесными насаждениями на ТО часто встречаются мухомор красный (*Amanita muscaria*), представители рода маслёнок (*Suillus*). В присутствии *S. tomentosus* на корнях сосновой лиственницы (*P. contorta* var. *latifolia*) могут образовываться бугорчатые микоризы, где поселяются азотфиксирующие бактерии с высокой нитрогеназной активностью [21]. Однако, несмотря на присутствие на ТО макромицетов, обеспечивающих доставку питательных элементов в корни, посадки саженцев обнаруживают замедление роста и развитие болезней, поскольку носят временный (сезонный) характер. В связи с этим, предпринимаются меры по увеличению числа посадочных мест, привлечению инновационных технологий искусственной колонизации корней саженцев микоризными грибами. С целью искусственного заражения в питомниках Западной Сибири, как и других регионах страны, используются споры, мицелий эктомикоризных грибов [22, 23], в том числе нескольких микобионтов [24]. Отселектированные штаммы ЭКМ – грибов родов *Amanita*, *Suillus*, *Cortinarius*, *Boletus* повышают приживаемость растений, ускоряют их рост, снижают поражаемость корней возбудителями болезней, но информации о состоянии микоризованных саженцев по мере их развития на ТО, недостаточно. Известно [25, 26], что в Предуралье и Южном Урале на вскрышных породах бурого угля и на хвостах горнодобывающей промышленности проявлялись изменения в анатомическом строении микориз сосны обыкновенной: регистрировались таниновые клетки, снижался

тургор клеток коры корней, что означало преждевременное старение микориз. Отмечалось [27], что в условиях хронического промышленного загрязнения лесов Центрального Прикамья типичные микоризные структуры сосны и берёзы заменялись на псевдомикоризы, в которых гифы гриба концентрировались внутри клеток корня, свидетельствуя о развитии паразитического симбиоза. В Республике Башкортостан аэротехногенное загрязнение почв негативно отразилось на состоянии растительного и грибного компонента [28]. Не исключено, что ухудшение состояния саженцев сосны в Сибирском регионе может быть связано с патологией микориз. Поскольку искусственное заражение сеянцев лесных культур ЭКМ требует немалых финансовых затрат, то возникает необходимость улучшения лесорастительных условий на ТО. С этой целью в практике ЛР в горнотаёжной зоне используются посеvy донника белого, клевера розового гибридного, люцерны синегридной [29]. Поскольку люцерна отличается от клевера и донника слабой генетической устойчивостью к низким значениям pH [30], то на «кислых» отходах она развивается хуже, чем другие бобовые. Не случайно, на отвалах угледобычи на Урале [31] семена люцерны не вызревали. Химическая мелиорация отходов металлургического комбината (г. Новокузнецк) с применением обеззараженных известью осадков сточных вод способствовала 10-кратному повышению надземной биомассы люцерны по сравнению с исходным вариантом [32]. Подщелачивание среды, возможно, благоприятствовало вирулентности бактерий р. *Rhizobium*, особенно видов, обладающих факультативной инвазионностью [33]. Процессу инфицирования способствовали, вероятно, дайдзеин, генистеин, куместрол, нарингенин, поскольку эти вторичные метаболиты, являясь хемоаттрактантами, усиливают таксис бактерий к корням растений [34]. А содержание этих флавоноидов в наземной массе посевов бобовых растений (БР) в районе угледобычи на юге Кузнецкой котловины имеет тенденцию роста [2]. Поэтому можно предположить, что предпосылки для нодуляции БР в условиях ЛР есть. Но нужно иметь в виду, что число образуемых клубеньков может снижаться. Известно [35], что развитие травоядных тлей активизируют углеродный стресс в растениях-хозяевах, который приводит к уменьшению фотосинтетического углерода, необходимого всем партнёрам симбиоза БР, и ослаблению роста бактериоидов. Сокращение их количества вызывают бактериофаги [36–38], нематоды,

личинки клубенькового долгоносика, другие жуки [39, 40]. Снижение числа бактериоидов может быть вызвано их преждевременным старением под влиянием экотоксикантов по аналогии с солевым стрессом [41]. Поэтому симбиотрофное питание БР под лесными насаждениями, может быть ослабленным. Что касается заселения ТО редкими видами дикорастущих БР, семена которых мигрируют со смежных участков, то оно осложняется дефицитом в корнеобитаемом слое генетического разнообразия бактерий, набор которых в нарушенных экосистемах представлен видами р. *Rhizobium*, *Mesorhizobium* и *Phyllobacterium*, *Bosea* и *Tardiphaga* [42]. Поэтому симбиозообразование маловероятно. Ускорить формирование симбиоза БР можно попытаться путём инокуляции растений симбиотическими бактериями, в том числе предварительно выделенными с корней. Но следует иметь в виду, что искусственное заражение несколькими штаммами с повышенной нодуляционной конкуренцией не всегда продуктивно, поскольку сопровождается быстрой утилизацией ресурсов ниши и преждевременной гибелью бактерий (до образования симбиоза с БР) [43].

Заключение

В природной среде сожительство растений с корневыми мико- и бактериосимбионтами формировалось исторически долгое время. В результате их коэволюции появились новые структуры – эндо-, эктомикоризы и клубеньки. На ТО такие интеграции формируются вновь в обстановке дефицита мико- и бактериобионтов, в окружении экотоксикантов, которые негативно влияют на жизнедеятельность растений и их корневых резидентов, обуславливают преждевременное старение микориз и клубеньков. Механизм, позволяющий растениям рекрутировать (привлекать и отбирать) потенциальных симбионтов в такой ситуации неизвестен [44]. Пока существуют попытки привлечения активных штаммов ризобий для фиторемедиации территорий с полиметаллическим загрязнением [45, 46], разработки мультибиомного дизайна и генно-инженерных технологий [47, 48]. Лесообразовательный процесс долг и сложен, поэтому без привлечения новых знаний о симбиозе, как функциональной части фитобиома, быстрого успеха в ЛР не достичь. Внедрение инновационных технологий искусственной микоризации и нодуляции корней в практику ЛР будет способствовать симбиотрофному

питанию растений, восстановлению бывшего разнообразия симбиозов.

Работа выполнена в рамках государственного задания ИПА СО РАН по бюджетному финансированию Министерства науки и высшего образования Российской Федерации, частичной финансовой поддержке РФФИ (грант № 19-29-05086 мк).

References

1. Ufimtsev V.I., Manakov Yu.A., Kupriyanov A.N. Methodological recommendations for forest recultivation of disturbed lands at coal industry enterprises in Kuzbass. Kemerovo: KREOO "IRBIS", 2017. 44 p. (in Russian).
2. GOST R 57446-2017. National standard of the Russian Federation. Best available technology. Reclamation of disturbed land and land plots. Restoration of biological diversity. Moskva: Standardinform, 2019. 47 p. (in Russian).
3. Resolution of the Government of the Russian Federation of 07.03.2019 No. 244 "On amendments to the government Resolution of 10 July 2018 No. 800 "On land reclamation and conservation". 2 p. (in Russian).
4. Nevzorov B.P., Efremova G.V., Skalon N.V., Gagina T.N., Egorov A.G., Sushchev D.V., Onishchenko S.S., Maltseva A.T., Brel O.A., Teplova N.S., Pyashenko V.B., Luchnikova E.M. Problems of environmental protection of the Kemerovo region // Bulletin of the Kemerovo State University. Biology. 2008. No. 1. P. 7–12 (in Russian).
5. Vandenkoornhuysen P., Quaiser A., Duhamel M., Le Van A., Dufresne A. The importance of the microbiome of plant holobiont // New Phytol. 2015. V. 206. No. 4. P. 1196–1206. doi: 10.1111/nph.13312
6. Backer R., Rokem J.S., Ilangumaran G., Lamont J., Praslickova D., Ricci E., Subramanian S., Smith D.L. Plant growth-promoting Rhizobacteria: context, mechanisms of action, and roadmap to commercialization of biostimulants for sustainable agriculture // Frontiers in Plant Science. 2018. V. 9. Article No. 1473. P. 1–17. doi: 10.3389/fpls
7. Park K.H., Oh S.-Y., Yoo Sh., Park H.S., Fong J.I., Lim Y.W. Successional change of the fungal microbiome pine seedling roots inoculated with *Tricholoma matsutake* // Front Microbiol. 25 September 2020. doi: 10.3389/fmicb.2020.574146SJFS20170609
8. Kerdraon L., Laval V., Suffert F. Microbiomes and pathogen survival in crop residues, an ecotone // Phytobiomes Journal. 2019. V. 3. No. 4. P. 246–255. doi: 10.1094/PBIOMES-02-19-0010-RVW
9. Sharma R., Gautam V., Bhardwaj R., Kohli S. Microbial siderophores in metal detoxification and therapeutics: recent prospective and applications // Plant Microbiome: Stress Response. Publisher: Springer, Singapore. 2018. P. 337–350. doi: 10.1007/978-981-10-5514-0-15

10. Shenderov B.A., Tkachenko E.I., Lazebnik L.B., Ardatskaya M.D., Sinita A.V., Zakharchenko M.M. Meta-biotics – a new technology for the prevention and treatment of diseases associated with microecological disorders in the human body // *Experimental and Clinical Gastroenterology*. 2018. V. 151. No. 3. P. 83–92 (in Russian).
11. Shirokikh A.A. Joint evolution of plants and microorganisms // *Theoretical and Applied Ecology*. 2008. No. 2. P. 4–15 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2008-2-042095
12. Stark O.Yu., Borisov F.Yu., Zhukov V.A., Nemankin T.A., Tikhonovich I.A. Multicomponent symbiosis of legumes with useful soil microorganisms: genetic and evolutionary justification for use in adaptive crop production // *Ecological Genetics*. 2011. V. IX. No. 2. P. 80–94 (in Russian).
13. Filimonova E.I., Glazyrina M.A., Lukina N.V., Rakov E.A. *Malaxis monophyllos* (L.) Sw. on industrial dumps of the Middle Urals and in their natural habitat // *Scientific notes of Petrozavodsk State University. General Biology*. 2018. V. 8. No. 177. P. 93–100 (in Russian). doi: 10.15393/uchz.art.2018.258
14. Lukina N.V., Ryazanova S.V. Features of microformation in technogenic ecosystems // *Ecosystems, their Optimization and Protection*. 2012. No. 7. P. 261–269 (in Russian).
15. Malysheva V.F. Heterobasidiomycetes, their position in the system of basidiomycetes and the problems of systematics // *Mycology and Phytopathology*. 2009. V. 1. No. 43. P. 20–32 (in Russian).
16. Tatarenko I.V. Search for microsymbiont is an important aspect of population biology of terrestrial orchids // *Protection and cultivation of orchids: Materials of the X international scientific and practical conference*. Minsk: Publisher A.N. Varaksin, 2015. P. 233–239 (in Russian).
17. Ramírez S.R., Singer R.B., Gravendeel B., Marshall C.R. Dating the origin of the Orchidaceae from a fossil orchid with its pollinator // *Nature*. 2007. V. 448. P. 1042–1045 [Internet resource] https://elementy.ru/novosti_nauki/430579 (Accessed: 17.04.2020).
18. Betekhtina A.A., Kondratkov P.V. Endomycorrhizae of segetal plants in conditions of technogenic pollution of various types // *Problems of global and regional ecology*. Yekaterinburg: Akademkniga, 2003. P. 15–18 (in Russian).
19. Betekhtina A.A., Veselkin D.V. Prevalence and intensity of mycorrhizal formation in herbaceous plants of the Middle Urals with different types of ecological strategies // *Ecology*. 201. No. 3. P. 176–183 (in Russian).
20. Voronina E.Y. Mycorrhizae in terrestrial ecosystems: ecological, physiological and molecular aspects of mycorrhizal symbioses // *Mycology Today*. 2007. V. 1. P. 142–234 [Internet resource] <https://www.researchgate.net/publication/292401212> (Accessed: 22.03.2021).
21. Paul L.R., Chapman B.K., Chanway C.P. Nitrogen fixation associated with *Suillus tomentosus* tuberculate ectomycorrhizae on *Pinus contorta* var. *latifolia* // *Annals of Botany Journal*. 2007. V. 99. P. 1101–1109. doi: 10.1093/aob/mcm 061
22. Vaishlya O.B., Vedernikova A.A. *In vitro* cultivation, identification and biochemical composition of some species of Homobasidiomycetidae forming ectomycorrhizae with coniferous trees // *Coniferous Boreal Zones*. 2009. V. XXVI. No. 1. P. 58–61 (in Russian).
23. Danchenko A.M., Bekh I.A., Vaishlya O.B. Innovations in modern forestry of the Tomsk region // *Bulletin of Tomsk State University. Ser. Biol*. 2010. No. 4. P. 81–89 (in Russian).
24. Geranina E.A. Prospects for the use of artificial mycorrhization in growing seedlings with a closed root system // *Proceedings of the Saint Petersburg Research Institute of Forestry*. 2014. No. 4. P. 49–58 (in Russian).
25. Faizova L.I., Zaitsev G.A. Features of mycorrhizal formation of Scots pine on the dumps of the Kumertau brown coal section // *Proceedings of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 2012. V. 14. No. 1 (6). P. 1565–1567 (in Russian).
26. Faizova L.I., Zaitsev G.A. Features of mycorrhizal formation of scots pine on the dumps of the Uchalinsky mining and processing plant // *Proceedings of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 2013. V. 15. No. 3 (5). P. 1480–1482 (in Russian).
27. Selivanov I.A., Shkaraba E.M., Mekhonoshin L.E., Perevedentseva L.G. The reaction of cap mushrooms to environmental pollution // *Ecology and fruiting of macrofungi-symbiotrophs of woody plants*. Petrozavodsk: Karelian Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, 1992. P. 54–55 (in Russian).
28. Zaitsev G.A., Mukhametova G.M., Veselkin D.V. Features of the formation of Scots pine mycorrhiza in the conditions of industrial pollution // *Vestnik of the Orenburg State University*. 2009. V. 6. P. 137–139 (in Russian).
29. Biological land reclamation in Siberia and the Urals. Novosibirsk: Nauka, 1981. 113 p. (in Russian).
30. Trofimov I.T., Stupina L.A. Relation of agricultural crops to soil acidity and increase of their productivity // *Bulletin of the Altai State Agrarian University*. 2006. No. 2 (22). P. 20–24 (in Russian).
31. Seraya G.P., Chibrik T.S. Viability of long-term grass coenopopulations depending on growing conditions // *Plants and industrial environment*. Sverdlovsk, 1985. P. 5–25 (in Russian).
32. Vodoleev A.S., Androkhonov V.A., Klekovkin S.Yu. Soil improvers: recultivation aspect. Novosibirsk: Science, 2007. 148 p. (in Russian).
33. Glyazko A.K., Ishchenko A.A., Filinova N.V. Bean-rhizobial symbiosis: some modern knowledge // *Bulletin of the Kharkiv national agrarian University. Biology series*. 2017. V. 3. No. 42. P. 6–22 (in Russian).
34. Nemereshina O.N., Gusev N.F. Influence of technogenic pollution on the content of flavonoids in plants of the norichnik family of the Middle Urals // *Vestnik of the Orenburg State University*. 2004. V. 10. P. 123–126 (in Russian).

35. Whitaker M.R.L., Katayama N., Ohgushi T. Plants-rhizobia interactions alter aphid honeydew composition // *Arthropod-Plant Interactions*. 2014. V. 8. No. 3. P. 213–220. doi: 10.1007/s11829-014-9304-5
36. Gill J., Abedon S.T. Bacteriophage ecology and plants // *APSnet Features*. Online. 2003. P. 1–17. doi: 10.1094/APSnetFeature-2003-1103 36
37. Appunu C., Dhar B. Existence and characteristics of Rhizobiophages in Soy Bean Grown Fields in India // *Asian Journal of Plant Sciences*. 2006. V. 5. No. 5. P. 818–824.
38. Liu J.I., Liu Z.X., Yu Y., Yaj Q., Yu L., Wang Q.Y. Biological characteristics of bacteriophages infecting three typic rhizobia of legume // *Journal of Applied Ecology*. 2019. V. 30. No. 8. P. 2775–2782. doi: 10.13287/j.1001-9332.201908.029
39. Davis E.L., Mitchum M.C. Nematodes. Sophisticated parasites of legumes // *Plant Physiology*. 2005. V. 137. P. 1182–1188.
40. Factors determining the symbiotic relationship of nodule bacteria with legumes [Internet resource] <https://helpics.org/3-85877.html> (Accessed: 06.04.21) (in Russian).
41. Serova T.A., Tsyganov V.E. Aging of the symbiotic nodule in leguminous plants: molecular-genetic and cellular aspects (review) // *Agricultural Biology*. 2014. No. 5. P. 3–15 (in Russian). doi: 10.15389/agrobiology.2014.5.3rus
42. Kuznetsova I.G., Sazanova A.L., Safronova V.I., Pinaev A.G., Verkhovina A.V., Tikhomirova N.Yu., Osledkin Yu.S., Belimov A.A. Genetic diversity of microsymbionts of Baikal species of chin (*Lathyrus*), pea (*Vicia*), acorn (*Oxytropis*) and astragalus (*Astragalus*) // *Agricultural Biology*. 2015. V. 50. No. 3. P. 345–352 (in Russian). doi: 10.15389/agrobiology.2015.3.345rus
43. Vorob'ev N.I., Provorov N.A. Quorum sensing and modulatory competitiveness of rhizobia in the infection of leguminous plants // *Agricultural Biology*. 2015. V. 50. No. 3. P. 298–304 (in Russian). doi: 10.15389/agrobiology.2015.3.298rus
44. Rúa M.A., Wilson E.C., Steele S., Munters A.R., Hoeksema J.D., Frank A.C. Associations between ectomycorrhizal fungi and bacterial needle endophytes in *Pinus radiata*: Implications for biotic selection of microbial communities // *Frontiers in Microbiology*. 2016. V. 7. No. 399. P. 1–18. doi: 10.3389/fmicb
45. Porteous-Moore F., Barac T., Borremans B., Oeyen L., Vangronsveld J., Lelie D., Campbell C.D., Moore E.R.V. Endophytic bacterial diversity in poplar trees growing on a BTEX-contaminated site: the characterisation of isolates with potential to enhance phytoremediation // *Systematic and Applied Microbiology*. 2006. V. 29. No. 7. P. 539–556. doi: 10.1016/j.syapm
46. Tang Y., Wang X., Li L., Li Z., Luo Y. Rhizobia and their bio-partners as novel drivers for functional remediation in contaminated soils // *Frontiers in Plant Science*. 2015. V. 6. No. 32. P. 1–11. doi: 10.3389/fpls
47. Quiza L., St-Arnaud M., Yergeau E. Harnessing phytomicrobiome signaling for rhizosphere microbiome engineering // *Frontiers Plant Science*. 2015. V. 6. No. 507. P. 1–11. doi: 10.3389/fpls.2015.00507
48. Gulevich A.A., Baranova E.N., Shirokikh I.G., Shirokikh A.A. Genetic engineering in solving unsolvable problems of soil remediation // *Theoretical and Applied Ecology*. 2018. No. 2. P. 5–15 (in Russian). doi: 10.257750/1995-4301-2018-2-005-015