

Специфика растительно-микробных комплексов при антропогенном загрязнении почвы (обзор)

© 2022. Л. И. Домрачева^{1,2}, д. б. н., профессор,
С. Г. Скугорева¹, к. б. н., н. с., А. Л. Ковина², к. б. н., доцент,
А. И. Коротких², аспирант, П. А. Стариков², аспирант,
Т. Я. Ашихмина^{1,3}, д. т. н., профессор, г. н. с., зав. лабораторией,

¹Институт биологии Коми научного центра
Уральского отделения Российской академии наук,
167982, Россия, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28,
²Вятский государственный агротехнологический университет,
610017, Россия, г. Киров, Октябрьский проспект, д. 133,

³Вятский государственный университет,
610000, Россия, г. Киров, ул. Московская, д. 36,
e-mail: dli-alga@mail.ru

В обзоре представлены результаты исследований по особенностям растительного микробиома при антропогенном загрязнении почвы и возможностям его регулирования для проведения биоремедиационных мероприятий. Любой тип загрязнения почвы, включая появление инвазивных растений, приводит к перестройке аборигенных микробных комплексов, что проявляется в уменьшении видового состава, снижении численности определённых групп микроорганизмов (МО), вспышках численности фитопатогенов и токсинообразователей, а также меланизации микромицетных комплексов. Подобные негативные изменения в микробных комплексах становятся причиной угнетения растений и снижения их продуктивности.

Известно, что в почве любого типа в процессе сожительства растений и ризосферной микробиоты складывается холобионт, представляющий собой единство хозяина и всех его симбиотических сожителей. При этом численность микробного компонента холобионта может достигать до 10 тыс. видов, а численность клеток МО в ризосфере до 10¹¹ КОЕ/г. Во многом химическая природа и объём корневых выделений являются регуляторами численности, видового и группового состава МО. Устойчивость растений к стрессовым абиотическим и биотическим факторам определяется наличием и функционированием ризосферного микробиома, поэтому не только природные и искусственно сконструированные растительно-микробные комплексы являются перспективными агентами при ремедиации почв, загрязнённых различными поллютантами. Среди наиболее интересных групп МО-интродуцентов можно выделить представителей цианобактерий, псевдомоноад, бацилл, актиномицетов, микромицетов р. *Trichoderma*. Растительно-микробные комплексы, обогащённые данными группами МО, были успешно использованы для биоремедиации почв, загрязнённых нефтью, нефтепродуктами, тяжёлыми металлами, бенз[а]пиреном и фитопатогенами. Поэтому одной из актуальных задач современной агробиотехнологии является выделение в чистые культуры полезных представителей ризосферной микробиоты и создание для этих целей искусственных растительно-микробных комплексов, обогащённых МО антагонистами, ростстимуляторами, деструкторами поллютантов.

Ключевые слова: холобионт, хологеном, растительно-микробные комплексы, загрязнение почв, биоремедиация.

Specificity of plant-microbial complexes under anthropogenic soil pollution (review)

© 2022. L. I. Domracheva^{1,2} ORCID: 0000-0002-7104-3337, S. G. Skugoreva¹ ORCID: 0000-0002-5902-5187,
A. L. Kovina² ORCID: 0000-0003-0503-3402, A. I. Korotkikh² ORCID: 0000-0002-0700-371X,
P. A. Starikov² ORCID: 0000-0002-3205-6696, T. Ya. Ashikhmina^{1,3} ORCID: 0000-0003-4919-0047

¹Institute of Biology of the Komi Science Centre
of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences,
28, Kommunisticheskaya St., Syktyvkar, Russia, 167982,

²Vyatka State Agrotechnological University,
133, Oktyabrskiy Prospekt, Kirov, Russia, 610017,

³Vyatka State University,
36, Moskovskaya St., Kirov, Russia, 610000,
e-mail: dli-alga@mail.ru

The review presents the results of studies on the characteristics of the plant microbiome under anthropogenic soil pollution and the possibilities of its regulation for bioremediation measures. Any type of soil pollution, including the appearance of invasive plants, leads to the rearrangement of native microbial complexes, which manifests itself in a decrease in the species composition, a decrease in the abundance of certain groups of microorganisms (MO), outbreaks in the abundance of phytopathogens and antagonist microbes, toxin formers, and melanization of micromycete complexes. Such negative changes in microbial complexes become the cause of inhibition of plants and a decrease in their productivity.

It is known that in the soil of any type, in the process of cohabitation of plants and rhizospheric microbiota, a holobiont is formed, which is the unity of the host and all its symbiotic microbes. At the same time, the number of the microbial component of the holobiont can reach up to 10 thousand species, and the number of microbial cells in the rhizosphere can reach 10^{11} CFU/g. In many ways, the chemical nature and volume of root secretions are regulators of the abundance, species and group composition of MO. Plant resistance to stressful abiotic and biotic factors is determined by the presence and functioning of the rhizosphere microbiome; therefore, not only natural and artificially constructed plant-microbial complexes are promising agents in the remediation of soils contaminated with various pollutants. Among the most promising groups of MO-introducers, representatives of cyanobacteria, pseudomonas, bacilli, actinomycetes, micromycetes of genus *Trichoderma*. Plant-microbial complexes enriched with these MO groups were successfully used for bioremediation of soils contaminated with oil, oil products, heavy metals, benzo[a]pyrene, and phytopathogens. Therefore, one of the urgent tasks of modern agrobiotechnology is the isolation of useful representatives of the rhizosphere microbiota into pure cultures and the creation of artificial plant-microbial complexes enriched with MO antagonists, growth stimulators, and pollutant decomposers for these purposes.

Keywords: holobiont, hologenome, plant-microbial complexes, soil pollution, bioremediation.

Плодородие почвы и, следовательно, урожайность сельскохозяйственных культур во многом определяются характером отношений, которые в процессе вегетации складываются между растением и его аборигенной ризоплановой и ризосферной микробиотой. Растительные микробиомы могут оказывать воздействие на количество и качество урожая, на устойчивость к абиотическим и биотическим стрессам [1, 2]. На растительно-микробные отношения оказывает воздействие целый комплекс факторов: тип почвы, вид растения, климатические условия, агротехнические мероприятия, наличие фитопатогенов и вредителей, а также интродукция в почву посторонних микроорганизмов (МО), входящих в состав биопрепаратов. Процессы взаимодействия растения и микробиоты разноплановы и могут протекать в прямо противоположных направлениях, обеспечивая или процветание растения, или его угнетение. При этом в любом случае микробиом в целом всегда находится в выигрышном положении, так как может питаться не только экзометаболитами растений, но и использовать в качестве объекта питания клетки и ткани растения [3].

Увеличение потребностей в продуктах питания в связи с ростом народонаселения повышает важность изучения взаимоотношений растений с их микробиомами для «эксплуатации» микробного населения как почвы в целом, так и растительного холобионта в сторону увеличения урожайности и снижения агрессивности фитопатогенов [2, 4, 5].

На сегодняшний день одной из задач агробиологии является широкое использование растительно-микробных комплексов для становления супрессивности почвы при её

химическом и биологическом загрязнении, а также повышение урожайности растений и качества растениеводческой продукции.

Цель данного обзора дать характеристику особенностей растительного микробиома при антропогенном загрязнении почвы и возможностей его регулирования для проведения биоремедиационных мероприятий.

Объекты и методы исследования

Объектом литературного обзора является анализ особенностей растительного микробиома при антропогенном загрязнении почвы и возможностей его регулирования для проведения биоремедиационных мероприятий. Для обзора использованы литературные источники (1983–2021 гг.) из базы данных научной электронной библиотеки, включающей публикации ведущих отечественных и зарубежных учёных-исследователей по этой тематике. Поиск источников проводили на сайте eLIBRARY.RU, а также при помощи поисковых систем Яндекс и Google по поисковым запросам: «растительно-микробный комплекс», «холобионт», «хологеном», «ризосфера», «ризоплана», «микробы-антагонисты», «биоремедиация». По полученным материалам выявлена специфика изменений растительно-микробных комплексов при антропогенном загрязнении почв.

Понятие о холобионтах и хологеноме как комплексе растения и его микробиома

Постоянными сожителями растений являются МО (вирусы, бактерии, грибы и во-

доросли). В этом плане подобные комплексы макро- и микроорганизмов полностью аналогичны тем, что возникли в результате параллельной эволюции человека и животных с микробным миром [6]. Согласно теории хологенома, растения и животные не рассматриваются как автономные единицы, но как биомолекулярные сети, состоящие из геномов хозяина (макроорганизма) и ассоциированных МО [7]. Холобионт рассматривается как единство макроорганизма хозяина и всех сопутствующих ему МО. Среди 10 принципов холобионтов и хологенома в свете отношений хозяина и микробиома одно из важнейших положений – холобионты и хологеномы являются единицей биологической организации [8, 9]. Хологеномная концепция постулирует, что холобионт (хозяин плюс симбионты) и его вариации могут подвергаться эволюционным изменениям [10]. Поэтому многоклеточные организмы не могут больше рассматриваться как индивидуальные единицы [11–13]. Согласно выдвинутой концепции, основанной на многочисленных исследованиях, все многоклеточные организмы содержат обильную и разнообразную микробиоту. При этом очень часто численность микробных клеток и сумма их генетической информации существенно выше, чем у хозяина. Не только геном хозяина, но и геном микробиома может передаваться через поколения с определённой точностью и, таким образом, обеспечивать уникальные свойства холобионта. Взаимодействие микробиоты и хозяина происходит различными путями, включая морфологию, развитие, физиологию и устойчивость к болезням. Генетические варианты хологенома могут быть связаны как с изменением генома хозяина, так и с изменением в микробиоте. Поскольку микробиом может гораздо быстрее адаптироваться к изменению условий окружающей среды (ОС), чем геном хозяина, он играет основную роль в адаптации и эволюции холобионта.

В растительно-микробном холобионте микробные сообщества – это резервуар огромного разнообразия видов [14, 15]. По некоторым данным число видов бактерий в филосфере – 252 [16], а в ризосфере может достигать от 3000 до 10000 видов [17]. Численность же микробов в ризосфере может доходить до 10^9 – 10^{11} бактерий и 10^6 грибов (КОЕ в 1 г почвы) [18, 19]. Кроме того, холобионт включает, наряду с другими МО, и вирусы, а хологеном – вирусом.

Ризосфера – наиболее «горячая» зона в почвенных ценозах. Именно в ризосфере происходят основные процессы, влияющие

как на плодородие почвы, так и на состояние высшего растения. Объём экзометаболитов растений может достигать до 40% от продукции фотосинтеза [20], благодаря этому численность микробов в ризосфере намного выше, чем в окружающей почве. Данное явление давно получило название «ризосферный эффект». Во многом именно химическая природа и объём корневых выделений являются регуляторами численности, группового и видового состава МО [21, 22]. Микробиота ризосферы и ризопланы – пограничная зона, отделяющая отношения типа комменсализма, с одной стороны, от паразитизма, при котором МО некротизируют клетки хозяина и используют их для питания; с другой, от мутуализма. Мутуалистический симбиоз – одно из наиболее сложных явлений в сожительстве организмов, предполагающее эволюцию микробного партнёра, сопряжённую с глубокими преобразованиями процессов передачи, хранения и экспрессии наследственной информации [23, 24]. В данном плане наиболее изученным является симбиогенез бобовых с бактериями р. *Rhizobium*, позволяющий одновременно решить социальную задачу: повышение плодородия почвы, обеспечение людей полноценной высокобелковой пищей, а животных – высокобелковыми кормами.

Ризосферные и ризоплановые микробы как возможные предшественники мутуалистических симбиозов, также решают важнейшие задачи в жизни растений, к числу которых относится снабжение растений минеральными элементами, высвобождаемыми из органических остатков в результате минерализационной деятельности МО, накопление азота в почве при активности бактерий-азотфиксаторов, роста активизирующая и антагонистическая деятельность микробных партнёров растения [16, 17]. Роль почвенной микробиоты многократно возрастает в условиях стресса, который испытывают растения при загрязнении почвы поллютантами различной химической природы, а также при возрастающей агрессивности фитопатогенов, размножение которых во многом провоцируется не только и не столько неправильной агротехникой, а попаданием в почву веществ, обеспечивающих селективный отбор устойчивых форм, часто коррелирующий со склонностью к паразитизму.

Давно установлено, что в ризосферных микробиомах растения обладают способностью в определённой степени регулировать состав своих микробных партнёров, а также установлен факт специфичности микробного

состава ризосферы разных видов [17] и даже сортов [25] растений, произрастающих на одной и той же почве. Практическая значимость ризосферной микробиоты проявляется не только во время вегетации растений. Выделение в чистые культуры определённых штаммов МО, обладающих ценными для растений и человека свойствами, – актуальная задача современной микробиотехнологии. Этот процесс осуществляют уже десятки лет, выделяют всё новые и новые микробы-продуценты ценных биологически активных веществ, используемые для создания биопрепаратов различной направленности. При этом среди ризосферных МО попадают важные не только для сельского хозяйства, но и для медицины. В частности, в настоящее время большой проблемой является невозможность усвоения глютена, входящего в состав белков злаков, достаточным количеством людей из-за отсутствия у них соответствующего протеолитического фермента. В то же время из ризосферы нескольких растений (*Solanum tuberosum*, *Daucus sativus*, *Beta vulgaris*, *Jerusalem artichoke*) были выделены бактерии, представители семейств Enterobacteriaceae, Bacillaceae, Clostridiaceae, способные к деградации глютена. Из них три бактерии *Bacillus pumilus*, *Clostridium subterminale*, *C. sporogenes* использованы для синтеза протеазы, способной расщеплять глютен, делая продукты из злаков безопасными для людей с целиакией [5].

Источником полезных МО могут быть не только современные растения. Так, из ризосферной почвы гербарного образца лютика ядовитого (*Ranunculus sceleratus*), собранного ещё в 1899 г., выделен микробиот *Trichoderma* sp., обладающий чрезвычайно высокой антагонистической активностью по отношению к фитопатогенным грибам р. *Fusarium* [26–27].

Таким образом, приведённые примеры холобионтной сущности ризосферной микробиоты с растением-хозяином позволяют рассматривать это единство как фактор управления полезными членами микробиома с одновременным подавлением нежелательных компонентов.

Патологические изменения комплекса ризосферной микробиоты при антропогенном загрязнении почвы

При загрязнении почвы поллютантами химической и биологической природы часто отмечаются изменения численности и соотношения основных физиологических групп МО.

Среди основных поллютантов, попадающих в почву, можно отметить нефть и нефтепродукты (НП), соединения тяжёлых металлов (ТМ), микробиоту инвазивных растений и фитопатогенов.

Так, присутствие нефти в почве может как стимулировать размножение и развитие МО, так и угнетать их. В частности, происходит увеличение численности аммонифицирующих, азотфиксирующих, денитрифицирующих бактерий, микромицетов, и уменьшение численности нитрифицирующих бактерий и актиномицетов [28–31].

Загрязнение почвы нефтью активизировало развитие популяции МО-деструкторов нефти. Нефть в концентрации до 5% в почве стимулировала рост численности и окислительную активность углеводородокисляющих почвенных МО (УМО) [32]. Численность УМО в ризосфере растений увеличивалась на 1–2 порядка уже в первые 10 сут и ещё на 1–2 порядка – через 20 сут [33]. По сравнению с контролем в почвах, загрязнённых соединениями серы и НП, в 400 и 40 раз повышено содержание УМО в первый месяц после загрязнения [34].

Однако под действием нефтяного загрязнения почвы в ризосфере растений отмечено увеличение численности фитопатогенных форм микромицетов, снижение численности актиномицетов и целлюлозолитиков [35].

Загрязнение почвы дизельным топливом приводит к снижению численности бактерий р. *Acinetobacter* (с 47% в контроле до 1,3% в загрязнённой почве) [36].

Нефтяное загрязнение оказывает длительное влияние на численность и биомассу почвенных бактерий: эти показатели в почве без загрязнения превышали таковые в нефтезагрязнённых почвах от 12 до 60% [37].

Показано, что численность микромицетов при нефтяном загрязнении повышалась, что указывает на их устойчивость и огромную роль на начальных этапах трансформации нефти [38–40]. Среди мицелиальных грибов наиболее устойчивыми были *Penicillium* и *Aspergillus*, а среди актиномицетов высокой деструктивной активностью по отношению к нефти и НП обладают стрептомицеты и родококки [42–44].

Загрязнение чернозёма нефтью (5–20 л/м²) приводило к изменению структуры доминирования в микробоценозе почвы. По степени увеличения своей численности при загрязнении основные группы МО образовали следующий ряд: актиномицеты > аммонификаторы > спорообразующие бактерии > грибы. При

этом у микромицетов наблюдалось снижение разнообразия, а у бактерий – рост [45].

Под влиянием нефтяного загрязнения в серых лесных почвах Башкортостана и в глееподзолистых почвах Республики Коми происходило накопление условно-патогенных видов грибов [46]. Только в загрязнённой нефтью почве встречались *Dissophora decumbens*, *Aureobasidium pullulans*, *Cladosporium cladosporioides*, *Penicillium funiculosum*, *Torula convoluta*, *Trichoderma harzianum*, *Mycelia sterilia*. Виды *Aspergillus fumigatus*, *P. funiculosum*, *P. paxilli*, *P. lanosum* устойчивы к антропогенным воздействиям и являются надёжными биоиндикаторами неблагоприятного состояния изучаемого объекта.

В ризосфере растений, произрастающих на нефтезагрязнённой почве, доминировали виды рр. *Mucor*, *Aspergillus*, *Penicillium* и *Fusarium* [47]. Основную группу токсинопродуцирующих МО составляли сапрофитные микромицеты, развитие которых стимулируется при таком загрязнении почвы.

В почвах северо-западного региона России выявлено увеличение доли условно-патогенных грибов (по сравнению с фоновой почвой) до 15% в зонах выбросов алюминиевых и медно-никелевых заводов, до 20–25% в почвах, загрязнённых НП [48]. Под воздействием нефтяного загрязнения происходило преобразование структуры комплекса микромицетов и накопление их токсичных видов [49].

Похожее токсическое действие на структуру микробных сообществ оказывают такие поллютанты, как 2,4,6-тринитротолуол [50] и бенз[а]пирен даже в низких концентрациях [51].

Токсическое действие ТМ заключается в снижении общей численности МО, а также аммонификаторов и нитрификаторов. В то же время возрастает численность денитрификаторов, олигонитрификаторов, фосфатрастворяющих и железоредуцирующих бактерий [52].

В модельном эксперименте при выращивании ячменя на урбанозёмах г. Владикавказ, сильно загрязнённых ТМ, показано, что наиболее сильное влияние ТМ оказывают на азотфиксаторы в ризосфере растений [53].

Сильное угнетающее воздействие оказывают ТМ на микробные ферменты, обладающие каталазной, инвертазной и целлюлолитической активностью [54–56].

Загрязнение почвы ТМ приводит к изменению грибных сообществ, что проявляется снижением видового разнообразия. Доминируют виды грибов, толерантных к металлам.

С увеличением влияния техногенного прессинга на агробиоценозы могут произойти изменения в их структуре и активизация паразитического образа жизни у сапрофитных штаммов р. *Fusarium* [57].

При сильной комплексной антропогенной нагрузке преимущество получают виды МО, синтезирующие меланиновые пигменты и токсины широкого спектра действия, что позволяет им выиграть конкурентную борьбу [58].

Для засоленных почв характерно преобладание меланиновых форм микромицетов, наиболее защищённых от действия стресс-фактора, и грибов – продуцентов антибиотиков, которые в присутствии хлорида натрия активно выделяются в ОС [59]. Микробиологический анализ урбанозёмов г. Владикавказ, загрязнённых соединениями меди, свинца, никеля и цинка до опасного и чрезвычайно опасного уровней, показал ярко выраженный эффект меланизации микокомплексов (до 70,9%) [60].

Медь в дозах 150 и 300 мг/кг в дерново-подзолистой среднесуглинистой почве провоцирует следующие изменения в состоянии микокомплексов: резкое увеличение численности грибных зачатков; усиление фрагментации мицелия, которое сопровождается снижением средней длины фрагментов; стремительную меланизацию грибных популяций [61].

Общая численность грибов-токсинообразователей в антропогенно нарушенных почвах находится в тесной зависимости от перестроек в микробиоценозе, вызванных воздействием загрязнителя. В результате таких перестроек доминирующие позиции в загрязнённых почвах занимают сильные токсинообразователи. Вероятность распространения в таких почвах патогенных и токсиногенных для растений, животных и человека видов достаточно высока [62–64].

Помимо влияния поллютантов, исследованы факторы, которые непосредственно влияют на микробиоту почвы, связанную с инвазивными растениями (химический состав почв, расположение, нарушение почв, местная флора и фауна, наследственные эффекты, аллелопатия, доступность ресурсов). Эти факторы определяют относительное обилие сапрофитов и патогенов, способных ассоциироваться с растением [65].

Взаимодействие растений и МО может помочь инвазивным растениям вытеснить местную флору, используя механизмы, которые включают: опосредованное аллелопатией

подавление местных ризосферных микробов и полезных симбионтов [66], накопление местных патогенов растений в заражённых почвах [67], а также изменения в динамике круговорота питательных веществ, благоприятствующие инвазивному растению [68]. Горчица чесночная (*Allaria petiolate*) продуцирует аллелопатические химические вещества, которые нацелены на полезные микробы, такие как арбускулярно-микоризные симбионты местных растений [66].

Инвазивные растения способны вытеснять местные растения, накапливая в почве большие концентрации фитопатогенных МО. Корневые выделения тропического сорняка хромолена душистой (*Chromolaena odorata*) концентрируют споры *Fusarium* sp. до уровня, в 25 раз превышающего тот, который наблюдается в корневой зоне местных растений без угрозы для хромолемы [67].

На примере аборигенных и инорайонных родственных популяций тростника обыкновенного (*Phragmites australis*) показано, что для них характерны различные сообщества почвенных патогенов независимо от генетического сходства растения-хозяина [69].

Инвазия борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi*) изменяет структуру почвенных актиномицетных комплексов. Происходит увеличение родового и видового разнообразия актинобиоты. Отличительная особенность почв под моносообществами борщевика – наличие в комплексе представителей достаточно редкого для дерново-подзолистых почв р. *Streptosporangium* [70]. Кроме того, отмечали на порядок более высокую численность микромицетов под зарослями *H. sosnowskyi* по сравнению с почвой без борщевика, что может быть связано, в том числе, с наличием в ней большего количества экзогенных органических веществ в виде корневых экссудатов борщевика [71]. В других исследованиях в почве под *H. sosnowskyi* доля аскомицетов *Candida variivora* и *Wickerhamomyces anomalus* значительно ниже, а доля дрожжей с высокой гидролитической активностью, таких как *Trichosporon moniliforme* и *T. porosum*, больше [72].

Таким образом, загрязнение почв поллютантами различной природы сопровождается перестройками в структуре микробного комплекса: изменяется численность МО, изменяется спектр доминантных видов и родов, возрастает в комплексе доля микромицетов, синтезирующих меланиновые пигменты, и увеличивается относительное обилие оппортунистических грибов, представляющих

опасность для здоровья человека и животных. В то же время загрязнение почв способствует элиминации из микромицетного комплекса тех видов, которые не устойчивы к ним или не выдерживают конкуренции с более активными оппортунистическими видами [73].

Вклад микроорганизмов ризопланы и ризосферы в защиту растений от действия химических и биологических поллютантов

Совместное существование МО и растений – результат эволюционного приспособления растений оптимизировать свою жизнедеятельность с помощью использования потенциала микробиоты фитосферы. Посредством МО растение способно удовлетворить свои потребности в питательных элементах, витаминах, гормонах. Также положительное влияние проявляется в стимуляции роста и развитии растения, в защите от фитопатогенов, переводе недоступных для растений веществ в более доступные [74].

Среди типичных представителей МО, обладающих биоремедиационными свойствами, выделяются почвенные цианобактерии (ЦБ). Данная группа МО обладает способностью к детоксикации органических поллютантов, биосорбции ТМ, подавлению бактериальных и грибных фитопатогенов, накоплению биологического азота, что приводит к существенному улучшению состояния загрязнённой почвы. При этом на начальных этапах биоремедиационных мероприятий именно ЦБ выступают как чувствительные тест-организмы на неблагоприятное состояние почвы [75–77].

Механизмы борьбы с фитопатогенными МО заключаются, в частности, в конкуренции за экологические ниши и питательные вещества, продуцировании антибиотических веществ [78]. Особое место в этом плане среди ризосферных МО занимают ЦБ, выделяющие в ОС широкий спектр биологически активных веществ (производные алифатических терпенов, терпеновые спирты, эфиры, эфирные масла, альдегиды, летучие кислоты, фенолы, ауксины, антибиотики, алкалоиды, сапонины, фитогормоны), вызывая угнетение популяций особо опасных фитопатогенных грибов р. *Fusarium* [79].

Достаточно хорошо изучено антибиотическое действие веществ, выделяемых представителями бактерий рр. *Pseudomonas*, *Bacillus*, фунгицидное действие микромицетов рода *Trichoderma* [80–86].

Ухудшение экологической обстановки изменяет качественный и количественный состав микробиоты, тем самым приводит к дисбалансу биотических отношений внутри ассоциаций. Известно, что и эпифитная микробиота служит специфическим фактором растительного иммунитета, выстраивая защитный первичный барьер на поверхности вегетативных органов растения, предотвращая попадание внутрь патогенных и условно-патогенных МО [87–89]. Например, *P. herbicola* и *P. fluorenses* способны ингибировать рост возбудителя бактериоза фасоли *Xanthomonas phaseoli* [90].

Из почвы с корней гербарных образцов растений семейства Лютиковые был выделен микромицет *Trichoderma* sp., обладающий высокой антагонистической активностью против фитопатогенных грибов р. *Fusarium* [27, 91].

Ризосфера и ризоплана растений являются неисчерпаемым резервуаром МО с практическими полезными свойствами. По-прежнему актуальны и перспективны исследования ризобактерий, так как в меняющихся экологических условиях важен поиск новых решений, связанных с защитой растительных ресурсов от разрушающих факторов среды.

Использование растительно-микробных комплексов (природных и искусственно сконструированных) в ремедиации загрязнённых почв

Биоремедиация почвы, основанная на метаболическом потенциале живых организмов, эффективна при очистке от загрязнения техногенного происхождения.

Интенсивность протекания процессов биоремедиации определяется тремя основными факторами, зависящими от биологического потенциала живых систем: способностью к деградации поллютантов до нетоксичных либо менее токсичных соединений; возможностью извлекать поллютанты из ОС производить их детоксикацию; способностью ингибировать деятельность организмов-продуцентов токсинов [92].

Именно МО, которые являются редуцентами в круговороте веществ, представляют наибольший интерес как биологические системы, способные к ремедиации техногенно загрязнённых территорий. Наряду с очевидными экологическими и экономическими преимуществами технологии микробной ремедиации, отмечается также и ряд её недостатков, основным из которых является проблема сохране-

ния штаммов-инокулянтов в открытой экосистеме. Следовательно, по-прежнему актуальна задача поддержания их стабильного существования и функционирования при интродукции в почву. Наиболее эффективно использовать для этого растительно-микробные комплексы, так как ризосфера, как естественная экосистема, может обеспечить и высокую численность микробной популяции, и её поддержание [93, 94]. Такого рода ассоциации отличаются высокой адаптивностью к неблагоприятным условиям в силу взаимовыгодного сосуществования [95]. Например, разработаны эффективные биоремедиационные комплексы для очистки почвы от таких поллютантов, как нефть, состоящие из злаковых растений и ассоциаций бактерий *P. plecoglossicida* 2,4-D, *P. hunanensis* IB C7, *P. extremaustralis* IB K2, *Enterobacter asburiae* IB UOM3, а также бактерий *Azospirillum braselense* SR80, продуцирующих индолилуксусную кислоту (ИУК) и являющихся азотфиксаторами [95–96]. Было показано, что эти штаммы при внесении в почву участвовали в деструкции углеводов. При участии растительно-микробных ассоциаций концентрация углеводов в почве за 21 сут снизилась на 45,0–51,2% и 37,5–41,9% при загрязнении нефтью 40 и 80 г/кг соответственно [95]. Ризобактерии, синтезирующие ИУК, используются и при ремедиации почв, загрязнённых ТМ. Синтез ризобактериями ИУК приводит к увеличению потока растительных экссудатов в ризосферу, вследствие чего происходит интенсивное размножение бактерий и бактериальное связывание ТМ в хелатные комплексы [97].

Ремедиацию почвы, загрязнённой ТМ, возможно осуществлять с помощью органических метаболитов микромицетов. Так, при инокулировании почвы сапротрофными микромицетами рр. *Aspergillus* и *Penicillium* выделение щавелевой и лимонной кислоты этими грибами приводило к иммобилизации металлов [98]. При фиторемедиации почвы, загрязнённой кадмием, с использованием базилика (р. *Ocimum*), инокулированного бактериями *Arthrobacter* sp. TISTR 2220 [99], а также при инокуляции люцерны (р. *Medicago*) бактериями *P. aeruginosa* на почве, загрязнённой смесью ТМ, добивались извлечения ТМ из почвы [100].

Для очистки почвы, загрязнённой нефтешламом, использовали растительно-микробные системы: озимая рожь (*Secale cereale* L.) и люцерна посевная (*Medicago sativa* L.) совместно с ростстимулирующим штаммом *Azospirillum*

brasilense SR80. Использование комбинированного подхода позволило достичь 70%-ной деградации загрязнителя [101].

Одной из проблем современного земледелия является засоление почв. Установлено, что инокуляция растений ризобактериями р. *Azospirillum* значительно смягчает негативный эффект засоления [102].

Ещё одной актуальной проблемой, связанной с деградацией сельскохозяйственных угодий, является возрастание инфекционного фона почвы вследствие снижения разнообразия МО сапротрофного комплекса и накопления фитопатогенов и вредителей. С целью повышения супрессивности почвы в сельском хозяйстве находят широкое применение интродукция экзогенных штаммов, обладающих антагонистической активностью по отношению к фитопатогенам.

В искусственных фитоценозах, например, в лесопитомниках, со временем наблюдается возрастание численности некоторых фитопатогенных и токсинообразующих микромицетов на фоне снижения числа микробов-антагонистов. Отмечается, что инокуляция почвы ряда лесопитомников Красноярского края штаммом *T. viride* значительно повлияла на видовой состав микробиоты за счёт сокращения численности представителей родов *Cladosporium* (в 23,4 раза), *Alternaria* (7,5 раза), а также *Fusarium* (2,3 раза). В то же время, наряду с резким возрастанием популяции *T. viride*, было отмечено повышение численности *Penicillium* spp. Таким образом, инокуляция почвы грибами р. *Trichoderma* вызвала повышение биоразнообразия микромицетов-сапротрофов, что в конечном счёте привело к улучшению фитосанитарного состояния почв лесопитомников [103].

Заключение

Растительно-микробные комплексы, представляющие собой холобионтные сообщества, являются резервуаром огромного количества видов МО, которые можно использовать как источники получения биологически полезных веществ, в качестве антагонистов-фитопатогенов и при биоремедиации почв, загрязнённых поллютантами органической и неорганической природы. Этот процесс неизбежно приводит к росту численности микробов-оппортунистов, фитопатогенов и токсинообразователей, снижающих плодородие почвы и, следовательно, урожайность сельскохозяйственных культур.

На специфику отношений между высшим растением и его микробиомом оказывают влияние абиотические и биотические факторы, включающие тип почв, объём и химический состав выделяемых растением экссудатов, внедрение инвазивных растений, а также развитие фитопатогенов и токсинообразователей.

Одной из актуальных задач современной агробиотехнологии является не только выделение в чистые культуры полезных представителей ризосферной микробиоты, но и создание для этих целей искусственных растительно-микробных комплексов, обогащённых МО антагонистами, ростстимуляторами, деструкторами поллютантов.

Работа выполнена в рамках государственного задания ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН по теме «Структура и состояние компонентов техногенных экосистем подзоны южной тайги», номер государственной регистрации в ЕГИСУ № 1220401000325.

References

1. Minz D., Ofek M., Hadar Y. Plant rhizosphere microbial communities. In: The prokaryotes: prokaryotic communities and ecophysiology / Eds. E. Rosenberg, E.F. DeLong, S. Lory, E. Stacke-Brandt, F. Thompson. Springer, Berlin, Heidelberg. 2013. P. 57–84. doi: 10.1007/978-3-642-30123-0_38
2. Lareen A., Burton B., Schäfer P. Plant root-microbe communication in shaping root microbiomes // Plant Mol Biol. 2016. V. 90. No. 6. P. 575–587. doi: 10.1007/s11103-015-0417-8
3. Haldar S., Sengupta S. Microbial ecology at rhizosphere: bioengineering and future prospective // Plant-microbe interaction: an approach to sustainable agriculture / Eds. D. Choudhary, A. Varma, N. Tuteja. Springer, Singapore, 2016. P. 63–96. doi: 10.1007/978-981-10-2854-0_4
4. Hirsch A. Plant-microbe symbioses: A continuum from commensalism to parasitism // Symbiosis. 2004. No. 37. P. 345–363.
5. Kõiv V., Adamberg K., Adamberg S., Sumeri I., Kasvandik S., Kisand V., Maiväli U., Tenson T. Microbiome of root vegetables – a source of gluten-degrading bacteria // Applied Microbiology and Biotechnology. 2020. V. 104. No. 2. P. 1–15. doi: 10.1007/s00253-020-10852-0
6. Rosenberg E., Zilber-Rosenberg I. Microbes drive evolution of animals and plants: the hologenome concept // mBio. 2016. V. 7. No. 2. Article No. e01395. doi: 10.1128/mBio.01395-15
7. Bordenstein S., Theis K. Host biology in light of the microbiome: ten principles of holobionts and hologenomes // PLoS Biol. 2015. V. 13. No. 8. Article No. e1002226. doi: 10.1371/journal.pbio.1002226

8. Guerrero R., Margulis L., Berlanga M. Symbiogenesis: the holobiont as a unit of evolution // *Int. Microbiol.* 2013. V. 16. No. 3. P. 133–143. doi: 10.2436/20.1501.01.188
9. Theis K., Dheilly N., Klassen J., Brucker R., Baines J., Bosch T., Cryan J., Gilbert S., Goodnight C., Lloyd E., Sapp J., Vandenkoornhuysen P., Zilber-Rosenberg I., Rosenberg E., Bordenstein S. Getting the hologenome concept right: an eco-evolutionary framework for hosts and their microbiomes // *mSystems*. 2016. V. 1. No. 2. Article No. e00028-16. doi: 10.1128/mSystems.00028-16
10. Symbiosis as a source of evolutionary innovation: speciation and morphogenesis / Eds. L. Margulis, R. Foster. Cambridge, Mass. and London: MIT Press, 1991. 454 p.
11. Rosenberg E., Koren O., Reshef L., Efrony R., Zilber-Rosenberg I. The role of microorganisms in coral health, disease and evolution // *Nat Rev Microbiol.* 2007. No. 5. P. 355–362. doi: 10.1038/nrmicro1635
12. Zilber-Rosenberg I., Rosenberg E. Role of microorganisms in the evolution of animals and plants: the hologenome theory of evolution // *FEMS Microbiol Rev.* 2008. No. 32. P. 723–735. doi: 10.1111/j.1574-6976.2008.00123.x
13. Gilbert S. F., Sapp J., Tauber A. I. A symbiotic view of life: we have never been individuals // *Q Rev Biol.* 2012. No. 87. P. 325–341. doi: 10.1086/668166
14. Torsvik V., Øvreås L., Thingstad T. Prokaryotic diversity – magnitude, dynamics, and controlling factors // *Science*. 2002. No. 296. P. 1064–1066. doi: 10.1126/science.1071698
15. Gams W. Biodiversity of soil-inhabiting fungi // *Biodivers. Conserv.* 2007. No. 16. P. 69–72. doi: 10.1007/s10531-006-9124-y
16. Bulgarelli D., Schlaeppi K., Spaepen S., Ver Loren van Themaat E., Schulze-Lefert P. Structure and functions of the bacterial microbiota of plants // *Annu Rev Plant Biol.* 2013. No. 64. P. 807–838. doi: 10.1146/annurev-arplant-050312-120106
17. Berendsen R., Pieterse C., Bakker P. The rhizosphere microbiome and plant health // *Trends in Plant Science.* 2012. V. 17. No. 8. P. 478–486. doi: 10.1016/j.tplants.2012.04.001
18. Foster RC. Microenvironments of soil microorganisms // *Biol Fertil Soils.* 1988. No. 6. P. 189–203. doi: 10.1007/BF00260816
19. Mendes R., Kruijt M., Bruijn I., Dekkers E., Voort M., Schneider J., Piceno Y., De Santis T., Andersen G., Bakker P., Raaijmakers J. Deciphering the rhizosphere microbiome for disease-suppressive bacteria // *Science*. 2011. No. 332. P. 1097–1100. doi: 10.1126/science.1203980
20. Bais H., Weir T., Perry L., Gilroy S., Vivanco J. The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms // *Annu Rev Plant Biol.* 2006. No. 57. P. 233–266. doi: 10.1146/annurev-arplant.57.032905.105159
21. Doornbos R., Loon L., Bakker P. Impact of root exudates and plant defense signaling on bacterial communities in the rhizosphere. A review // *Agron. Sustain. Dev.* 2012. No. 32. P. 227–243. doi: 10.1007/s13593-011-0028-y
22. Van der Ent S., Van Hulten M., Pozo M., Czechowski T., Udvardi M., Pieterse C., Ton J. Priming of plant innate immunity by rhizobacteria and beta-aminobutyric acid: differences and similarities in regulation // *New Phytol.* 2009. V. 183. No. 2. P. 419–431. doi: 10.1111/j.1469-8137.2009.02851.x
23. Tikhonovich I.A., Provorov N.A. Symbioses of plants and microorganisms: molecular genetics of agro-systems of the future. Sankt-Peterburg: St. Petersburg University Press, 2009, 210 p. (in Russian).
24. Genetic basis for the evolution of bacteria – plant symbionts / Eds. N.A. Provorov, I.A. Tikhonovich. Sankt-Peterburg: Inform-Navigator, 2016. 240 p. (in Russian).
25. Shirokikh I.G., Shirokikh A.A., Rodina N.A. Variety specificity of complexes of actinomycetes associated with barley roots on soddy-podzolic soil // *Mikrobiologiya.* 2003. V. 72. No. 4. P. 563–563 (in Russian).
26. Kovina A.L., Domracheva L.I., Malinina A.I. 120-year preservation of the rhizosphere microflora of herbarium specimens of plants of the family Ranunculaceae (Ranunculaceae) // *Biodiagnostics of the state of natural and natural-technogenic systems: Materialy XVI Vserossiyskoy nauchno-prakticheskoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem.* Kirov: VyatGU, 2018. P. 230–233 (in Russian).
27. Domracheva L.I., Kovina A.L., Malinina A.I., Lyukina A.L. Antimicrobial activity of the micromycete *Trichoderma* sp. isolated from the rhizospheric soil of poisonous ranunculus (*Ranunculus sceleratus*) // *Ecology of the native land: problems and ways to solve them: Materialy XIV Vserossiyskoy nauchno-prakticheskoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem.* Kirov: VyatGU, 2019. P. 217–219 (in Russian).
28. Ismailov N.M. Influence of oil pollution on the nitrogen cycle in the soil // *Mikrobiologiya.* 1983. V. 52. No. 6. P. 1003–1007 (in Russian).
29. Rybak V.K. Microflora of soil contaminated with oil // *Mikrobiologicheskij zhurnal.* 1984. No. 4. P. 29–32 (in Russian).
30. Kireeva N.A. Microbiological processes in oil-contaminated soils. Ufa: BGU, 1995. 172 p. (in Russian).
31. Kireeva N.A., Vodopyanov V.V., Miftakhova A.M. Biological activity of oil-contaminated soils. Ufa: Gilem, 2001. 376 p. (in Russian).
32. Babaev E.R. Biodegradation of oil pollution under the effects of hydrocarbon-oxidizing microorganisms // *Oil & Gas Chemistry.* 2019. No. 1. P. 48–51. doi: 10.24411/2310-8266-2019-10109
33. Vodopyanov V.V., Kireeva N.A., Grigoriadi A.S., Yakupova A.B. Influence of oil pollution of soil on rhizosphere microbiota and modeling of hydrocarbon biodegradation processes // *Vestnik OSU.* 2009. No. 6 (100). P. 545–547 (in Russian).

34. Parkhomenko A.N., Stognieva A.A. The use of microbiological indicators to assess the state of soils under anthropogenic impact // Bulletin of the Orenburg State University. 2017. No. 12 (242). P. 90–93 (in Russian).
35. Salakhova G.M. Changes in ecological and physiological parameters of plants and rhizospheric microbiota under conditions of oil pollution and soil reclamation: Abstract of the dissertation for the degree of candidate of biological sciences. Ufa, 2007. 24 p. (in Russian).
36. Evdokimova G.A. Soil microbiota as a factor in soil resistance to pollution // Theoretical and Applied Ecology. 2014. No. 2. P. 17–24 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2014-2-017-024
37. Nazarov A.V., Ananyina L.N., Yastrebova O.V., Plotnikova E.G. Effect of oil pollution on bacteria in soddy-podzolic soil // Eurasian Soil Sci. 2010. No. 12. P. 1489–1493.
38. Kireeva N.A., Galimzyanova N.F. Influence of oil pollution by oil and oil products on the number and species composition of micromycetes // Pochvovedenie. 1995. No. 3–4. P. 20–27 (in Russian).
39. Kireeva N.A. Microscopic fungi-biodestructors of petroleum hydrocarbons in the soil // Botanical research in the Urals. Information materials. Sverdlovsk, 1990. 41 p. (in Russian).
40. Kuznetsov V.D., Zaitseva T.A., Vakulenko L.V., Filippova S.N. *Streptomyces albiacialis* sp. nov. – a new type of thermo- and holotolerant streptomycete that decomposes oil hydrocarbons // Mikrobiologiya. 1984. V. 53. P. 116–121 (in Russian).
41. Zaborina O.E., Baryshnikova L.M., Baskunov B.P., Golovlyova E.L., Golovlyova L.A. Decomposition of pentachlorophenol in the soil by the introduced strain of *Streptomyces rochei* 303 and activated soil microflora // Microbiology. 1997. No. 5. V. 66. P. 661–666 (in Russian).
42. Zvyagintsev D.G., Guzev V.S., Levin S.V., Oborin A.A. Diagnostic signs of various levels of soil pollution by oil // Pochvovedenie. 1989. No. 1. P. 72–78 (in Russian).
43. Burygin G.L., Kryuchkova E.V., Kargapolova K.Yu., Gogoleva N.E., Safronova V.I., Sigida E.N., Perepelov A.V., Tkachenko O.V., Gogolev Yu.V. Molecular and genetic characteristics of rhizospheric strains of the Lower Volga region promising for agrobiotechnologies // Preservation and enhancement of the genetic resources of microorganisms: Sbornik tezisov Vserossiyskoy shkoly-konferentsii. Moskva: Pero, 2022. P. 52 (in Russian).
44. Elkin A.A., Popov L.A., Ivshina I. B. Hydrocarbon-oxidizing and sulfide-oxidizing activity of *Rhodococcus qingshengii* strain IEGM 1359 // High technologies that determine the quality of life: Materialy II Mezhdunarodnoy nauchnoy konferentsii. Perm: Perm State National Research University, 2018. P. 60–62 (in Russian).
45. Sharkova S.Yu., Polyanskova E.A., Parfenova E.A. The state of the microbial complex of soils under oil pollution // Bulletin of the Penza State Pedagogical University named after V.G. Belinsky. Natural Sciences. 2011. No. 25. P. 614–617 (in Russian).
46. Kireeva N.A., Rafkova G.F., Bakayeva M.D. Influence of pollution by oil on accumulations of opportunistic fungi in soil // Problemy meditsinskoy mikologii. 2006. V. 8. No. 3. P. 29–32 (in Russian).
47. Ilarionov S.A., Nazarov A.V., Kalachnikova I.G. The role of micromycetes in the phytotoxicity of crude oil-polluted soils // Russian Journal of Ecology. 2003. V. 34. No. 5. P. 303–308.
48. Korneykova M.V., Lebedeva E.V. Opportunistic fungi in the polluted soils of Kola Peninsula // Geography, Environment, Sustainability. 2018. V. 11. No. 2. P. 125–137. doi: 10.24057/2071-9388-2018-11-2-125-137
49. Donerian L.G., Vodionova M.A., Tarasova Zh.E. Microscopic soil fungi – bioindicators organisms contaminated soil // Gigiena i Sanitaria (Hygiene and Sanitation, Russian journal). 2016. V. 95. No. 9. P. 891–894 (in Russian). doi: 10.18821/0016-9900-2016-95-9-891-894
50. Kormil'tseva I.P., Yakovleva G.Yu., Zakharova N.G., Kurinenko B.M. Community structure mikromitsetov leached chernozem at pollution 2,4,6-trinitrotoluene // Uchenye zapiski Kazanskogo universiteta. Seriya: estestvennye nauki. 2011. V. 153. No. 1. P. 161–167 (in Russian).
51. Yakovleva E.V., Khabibullina F.M., Vinogradova Yu.A., Beznosikov V.A., Kondratenok B.M. Microbiological activity of soils contaminated with benzo[a]pyrene // Agrochemistry. 2010. No. 11. P. 63–69 (in Russian).
52. Semenova I.N., Ilbulova G.R., Suyundukov Ya.T. The study of ecological and trophic groups of soil microorganisms in the zone of influence of mining production // Fundamentalnye issledovaniya. 2011. No. 11(2). P. 410–414 (in Russian).
53. Skugoreva S.G., Fokina A.I., Domracheva L.I. Heavy metal toxicity and barley plants, soil and rhizosphere microflora // Theoretical and Applied Ecology. 2016. No. 2. P. 32–45 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2016-2-032-045
54. Evreinova A.V., Popovich A.A., Kolesnikov S.I. The use of indicators of biological activity for monitoring and diagnosing soil pollution with heavy metals of hazard class II // Modern problems of soil pollution: Sbornik mezhdunarodnoy konferentsii. Moskva, 2004. P. 207–208 (in Russian).
55. Kolesnikov S.I. Ranking of chemical elements according to the degree of their environmental hazard // Modern problems of soil pollution: Sbornik mezhdunarodnoy konferentsii. Moskva, 2010. P. 362–365 (in Russian).
56. Vodyanitsky Yu.N. Pollution of soils with heavy metals and metalloids and their environmental hazard (analytical review) // Pochvovedenie. 2013. No. 7. P. 872–881 (in Russian).
57. Blagodatskaya E.V., Pampura T.V., Bogomolova I.N. Influence of pollution with lead compounds on the microbiological activity of gray forest soil under a sown meadow // Agrokhimiya. 2003. No. 4. P. 74–78 (in Russian).
58. Svistova I.D. Chernozem micromycetes – producers of cellulolytic enzymes / Ed. A.P. Shcherbakov. Voronezh: Izdatelstvo Voronezhskogo gosudarstvennogo universiteta, 2003. 151 p. (in Russian).

59. Artamonova V.S., Ditz L.Yu., Elizarova T.N., Lyutykh I.V. Technogenic salinization of soils and their microbiological characteristics // Siberian Ecological Journal. 2010. V. 17. No. 3. P. 461–470 (in Russian).
60. Fokina A.I., Domracheva L.I., Olkova A.S., Skugoreva S.G., Lyalina E.I., Berezin G.I., Darovskikh L.V. Research the samples toxicity of urbanozems, polluted by heavy metals // Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk. 2016. V. 18. No. 2 (2). P. 544–550 (in Russian).
61. Domracheva L.I., Gornostaeva E.A. Reaction of algal-cyanobacterial complexes to increasing concentrations of copper ions in the soil under various agricultural crops // Theoretical and Applied Ecology. 2016. No. 1. P. 38–43 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2016-1-044-050
62. Marfenina O.E. Anthropogenic changes in complexes of microscopic fungi in soils: Abstract of the thesis. diss. doc. biol. sciences. Moskva: MGU, 1999. 48 p. (in Russian).
63. Mosina L.V., Dovletyarova E.A., Efremova S.Yu., Norvosuren Zh. Ecological danger of soil pollution with heavy metals (for example, lead) // Proceedings of PSPU im. V.G. Belinsky. 2012. No. 29. P. 383–386 (in Russian).
64. Bagaeva T.V., Ionova N.E., Nadeeva G.V. Microbiological remediation of natural systems from heavy metals. Kazan: Kazan University, 2013. 56 p. (in Russian).
65. Coats V.C., Rumpho M.E. The rhizosphere microbiota of plant invaders: an overview of recent advances in the microbiomics of invasive plants // Front. Microbiol. 2014. V. 5. Article No. 368. doi: 10.3389/fmicb.2014.00368
66. Callaway R.M., Cipollini D., Barto K., Thelen G.C., Hallett S.G., Prati D., Stinson K., Klironomos J. Novel weapons: invasive plant suppresses fungal mutualists in America but not in its native Europe // Ecology. 2008. V. 89. P. 1043–1055. doi: 10.1890/07-0370.1
67. Mangla S., Callaway R.M. Exotic invasive plant accumulates native soil pathogens which inhibit native plants // J. Ecol. 2008. V. 96. P. 58–67. doi: 10.1111/j.1365-2745.2007.01312.x
68. Laungani R., Knops J.M.H. Species-driven changes in nitrogen cycling can provide a mechanism for plant invasions // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 2009. V. 106. P. 12400–12405. doi: 10.1073/pnas.0900921106
69. Nelson E.B., Karp M.A. Soil pathogen communities associated with native and non-native *Phragmites australis* populations in freshwater wetlands // Ecol. Evol. 2013. V. 3. P. 5254–5267. doi: 10.1002/ece3.900
70. Tovstik E.V., Shirokikh I.G., Soloveva E.S., Shirokikh A.A., Ashikhmina T.Ya., Savinykh V.P. The change in soil actinobiote under the influence of *Heracleum sosnowskyi* invasion // Theoretical and Applied Ecology. 2018. No. 4. P. 114–118 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2018-4-114-118
71. Tovstik E.V., Shirokikh A.A., Shirokikh I.G. Microbiological state of soils under invasive thickets of Sosnowsky's hogweed (*Heracleum sosnowskyi*) // Vestnik sovremennykh issledovaniy. 2018. No. 2 (17). P. 5–8 (in Russian).
72. Glushakova A.M., Kachalkin A.V., Chernov I.Y. Soil yeast communities under the aggressive invasion of Sosnowsky's hogweed (*Heracleum sosnowskyi*) // Eurasian Soil Sc. 2015. V. 48. P. 201–207. doi: 10.1134/S1064229315020040
73. Shirokikh A.A., Shirokikh I.G., Ustyuzhanin I.A., Kolupaev A.V. Microscopic fungi in urban soils contaminated with heavy metals // Theoretical and Applied Ecology. 2009. No. 4. P. 39–44 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2009-4-039-044
74. Dobrovolskaya T.G. Structure of bacterial communities in soils. Moskva: Academ-kniga, 2002. 282 p. (in Russian).
75. Tikhonovich I.A., Kozhemyakov A.P., Chebotar V.K., Kruglov Yu.V., Kandybin N.V., Laptev G.Yu. Biopreparations in agriculture. Methodology and practice of the use of microorganisms in crop and fodder production. Moskva: VNIISKhM, 2005. 154 p. (in Russian).
76. Domracheva L.I., Kondakova L.V., Popov L.B., Zykova Yu.N. Bioremediation possibilities of soil cyanobacteria (review) // Theoretical and Applied Ecology. 2009. No. 1. P. 8–17 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2009-1-008-017
77. Fokina A.I., Domracheva L.I., Skugoreva S.G., Trushnikov P.A. Cyanobacteria *Nostoc paludosum* as test organisms, producers of biologically active substances and sorbents of heavy metals // Cyanoprokaryotes/cyanobacteria: systematics, ecology, distribution: Materialy dokladov II Mezhdunarodnoy nauchnoy shkoly-konferentsii. Syktyvkar: Institute of Biology of Komi Scientific Center of Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 2019. P. 276–278 (in Russian).
78. Migunova V.D., Ryabchenko N.F., Konrat A.N. Influence of antagonistic bacteria on the defeat of tomato plants by fusarium // Teoriya i praktika borby s parazitarnymi boleznyami. 2015. No. 16. P. 261–262 (in Russian).
79. Domracheva L.I., Trefilova L.V., Vetluzhskikh I.L. Cyanobacterial inhibition of Fusarium infections // Problems of ecology and nature management in the agricultural sector. Moskva: ANK, 2003. P. 236–240 (in Russian).
80. Trefilova L.V. The use of cyanobacteria in agricultural biotechnology: Abstract of the thesis. dis. cand. biol. sciences. Saratov, 2008. 25 p. (in Russian).
81. Boronin A.M. Rhizospheric bacteria of the genus *Pseudomonas*, contributing to the growth and development of plants // Sorosovskiy obrazovatelnyy zhurnal. 1998. No. 10. P. 25–31 (in Russian).
82. Kalacheva A.E., Lagodich O.V. Protective effect of *Pseudomonas aurantiaca* B-162 and *Pseudomonas putida* KMBU 4308 against gray rot // Modern trends in agriculture: III Mezhdunarodnaya nauchnaya Internet-konferentsiya. Kazan: Sinyayev Dmitry Nikolaevich, 2014. P. 46–48 (in Russian).

83. Bais H.P., Fall R., Vivanco J.M. Biocontrol of *Bacillus subtilis* against infection of Arabidopsis roots by *Pseudomonas syringae* is facilitated by biofilm formation and surfactin production // *Plant Physiol.* 2004. V. 134. P. 307–319. doi: 10.1104/pp.103.028712
84. Snopková K., Dufková K., Šmajš D. *Pseudomonas prosekii* isolated in Antarctica inhibits plant-pathogenic strains of *Pseudomonas viridiflava* and *Pseudomonas fluorescens* // *Czech Polar Reports.* 2021. V. 11. No. 2. P. 270–278. doi: 10.5817/CPR2021-2-18
85. Minnullina L.F., Khadieva G.F. New strains of *Bacillus subtilis* suitable for use as biological products // *Fanny Tatarstan.* 2017. No. 2. P. 115–120 (in Russian).
86. Balbashevskaya N.A., Ogarkov B.N. Antagonistic properties of fungi of the genus *Trichoderma* in relation to some phytopathogenic fungi // *Vestnik Irkutskogo Universiteta.* 2004. No. S. P. 3–4 (in Russian).
87. Naplekova N.N., Kostyukov I.O. Influence of environmental factors on the microflora of the phyllosphere of *Calendula officinalis* // *Vestnik NSAU (Novosibirsk State Agrarian University).* 2005. No. 2 (3). P. 85–91 (in Russian).
88. Boguslavskaya N.V. Epiphytic microflora – an indicator of the ecological situation in agrocenoses // *Ekologicheskaya bezopasnost v APK. Referativnyy zhurnal.* 2008. No. 4. P. 880 (in Russian).
89. Selikhova A.A. Epiphytic microflora of plants as a specific factor of plant immunity // *Molodoy uchenyy.* 2019. No. 51 (289). P. 280–282 (in Russian).
90. Sirotin A.A., Zelenkova V.N., Shkuropat M.N., Kortuykova E.A. Study of the epiphytic microflora of some vegetable crops // *Mezhdunarodnyy zhurnal prikladnykh i fundamentalnykh issledovaniy.* 2016. No. 7. P. 230–232 (in Russian).
91. Domracheva L.I., Kovina A.L., Simakova V.S., Berg A.A. Herbarium samples of brown algae and *Nostoc commune* biofilms as carriers of microflora // *Ecology of the native land: problems and solutions: Materialy XIII Vserossiyskoy nauchno-prakticheskoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem.* Book. 2. Kirov: VyatGU, 2018. P. 27–29 (in Russian).
92. Domracheva L.I. The use of organisms and bio-systems in the remediation of territories // *Theoretical and Applied Ecology.* 2009. No. 4. P. 4–16 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4304-2009-4-004-016
93. Yankevich M.I., Khadeeva V.V., Murygina V.P. Bioremediation of soils: yesterday, today, tomorrow // *Biosfera.* 2015. No. 2. P. 199–208 (in Russian).
94. Belimov A.A., Zinovkina N.Yu., Safronova V.I., Semenova E.V., Vishnyakova M.A., Pilyuzza G.Z., Bulitta S. Problems of using symbiotic plant-microbial systems for bioremediation metal-contaminated soils // *Strategy of interaction of microorganisms and plants with the environment.* Saratov: Nauchnaya kniga, 2010. P. 7 (in Russian).
95. Bakaeva M.D., Kuzina E.V., Rafikova G.F., Vysotskaya L.B., Arkhipova T.N., Akhtyamova Z.A., Chetverikov S.P., Loginov O.N. The use of auxin-producing bacteria in phytoremediation of oil-contaminated soil // *Theoretical and Applied Ecology.* 2020. No. 1. P. 144–150 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4304-2020-1-144-150
96. Korshunova T.Yu., Chetverikov S.P., Bakaeva M.D., Kuzina E.V., Rafikova G.F., Chetverikova D.V., Loginov O.N. Microorganisms in the elimination of the consequences of oil pollution (review) // *Prikladnaya biokhimiya i mikrobiologiya.* 2019. V. 55. No. 4. P. 338–349 (in Russian).
97. Pishchik V.N., Vorobyov N.I., Provorov N.A., Khomyakov Yu.V. Mechanisms of adaptation of plants and microorganisms in plant-microbial systems to heavy metals // *Mikrobiologiya.* 2016. V. 85. No. 3. P. 231–247 (in Russian).
98. Arwidsson Z., Elgh-Dalgren K., von Kronhelm T., Sjöberg R., Allard B., van Hees P. Remediation of heavy metal contaminated soil washing residues with amino polycarboxylic acids // *J. Hazard Mater.* 2010. V. 173. No. 1–3. P. 697–704. doi: 10.1016/j.jhazmat.2009.08.141
99. Prapadgee B., Khonsue N. Bacterial-assisted cadmium phytoremediation by *Ocimum gratissimum* L. in polluted agricultural soil: a field trial experiment // *Int. J. Env. Sci. Tech.* 2015. V. 12. P. 3843–3852. doi: 10.1007/s13762-015-0816-z
100. Agnello A.C., Bagard M., van Hullebusch E.D., Esposito G., Huguenot D. Comparative bioremediation of heavy metals and petroleum hydrocarbons co-contaminated soil by natural attenuation, phytoremediation, bioaugmentation and bioaugmentation-assisted phytoremediation // *Sci. Total Environ.* 2016. V. 563–564. P. 693–703. doi: 10.1016/j.scitotenv.2015.10.061
101. Muratova A.Yu., Bondarenkova A.D., Panchenko L.V., Turkovskaya O.V. The use of complex phytoremediation for cleaning soil contaminated with oil sludge // *Biotehnologiya.* 2010. No. 1. P. 77–84 (in Russian).
102. Barassi C.A., Ayrault G., Creus C.M., Sueldo R.J., Sobrero M.T. Seed inoculation with *Azospirillum* mitigates NaCl effects on lettuce // *Scientia Horticulturae.* 2006. V. 109. No. 1. P. 8–14. doi: 10.1016/j.scienta.02.025
103. Kondakova O.E. Microbiological bioremediation of forest nursery soils and protection of coniferous seedlings from infectious diseases // *Prospect Svobodny-2015: Sbornik materialov Mezhdunarodnoy konferentsii studentov, aspirantov i molodykh uchenykh.* Krasnoyarsk: Sibirskiy federalnyy universitet, 2015. P. 46–50 (in Russian).