

---

---

# ИЗУЧЕНИЕ И РЕАБИЛИТАЦИЯ ЭКОСИСТЕМ

---

## THE STUDY AND REHABILITATION OF ECOSYSTEMS

---

---

УДК 633.31/37:631.46

### ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ПОЛИФУНКЦИОНАЛЬНОСТЬ МИКРООРГАНИЗМОВ И РАСТИТЕЛЬНО-МИКРОБНЫХ КОМПЛЕКСОВ В БИОРЕМЕДИАЦИИ ЗАГРЯЗНЕННЫХ ПОЧВ

Я. К. КУЛИКОВ<sup>1)</sup>

<sup>1)</sup>Белорусский государственный университет,  
пр. Независимости, 4, 220030, г. Минск, Беларусь

Выявлены механизмы биосорбции и биодegradации загрязняющих веществ в почве, связанные с рядом физиолого-биохимических особенностей микроорганизмов и зависящие от их видового разнообразия и специфики действия. Отмечена роль и значение микроорганизмов на примере цианобактерий, микромицетов и водорослей как эффективных биоремедиаторов почвы. Перспективным направлением совершенствования процессов биоремедиации почвенных экосистем является использование альго-цианобактериальных сообществ. Особую устойчивость к загрязняющим веществам проявляют цианобактериальные ассоциации. Они способны адаптироваться к нефти, нефтепродуктам, тяжелым металлам, продуктам уничтожения химического оружия, поддерживать окислительный уровень экосистем за счет выделения кислорода, увеличивать численность гетеротрофных спутников в ассоциациях. Цианобактериальные биологические препараты в комплексе с минеральными удобрениями при внесении в нефтезагрязненные почвы активизируют процессы degradation нефти. Во многом degradation способность цианобактерий по отношению к нефти объясняется тем, что в колониальной слизи цианобактерий создаются благоприятные условия для развития других микроорганизмов. Показано, что на биосорбционную функцию цианобактерий оказывают влияние плотность их популяции, степень агрегированности, время контакта с загрязняющим компонентом и его концентрация.

---

#### Образец цитирования:

Куликов ЯК. Экологическая полифункциональность микроорганизмов и растительно-микробных комплексов в биоремедиации загрязненных почв. *Журнал Белорусского государственного университета. Экология*. 2023;4:4–15. <https://doi.org/10.46646/2521-683X/2023-4-4-15>

#### For citation:

Kulikou YaK. Ecological polyfunctionality of microorganisms and plant-microbial complexes in bioremediation of polluted soils. *Journal of the Belarusian State University. Ecology*. 2023;4:4–15. Russian. <https://doi.org/10.46646/2521-683X/2023-4-4-15>

---

#### Автор:

**Ярослав Константинович Куликов** – доктор биологических наук, профессор кафедры общей экологии и методики преподавания биологии.

#### Author:

**Yaroslav K. Kulikou**, doctor science (biology), professor at the department of general ecology and methods of teaching biology. [kulikova22@mail.ru](mailto:kulikova22@mail.ru)

Выявлены оптимальные параметры статуса цианобактерий для использования их в качестве биосорбентов. Среди важнейших аспектов ассоциативного взаимодействия актиномицетов с фитоценозами могут быть названы такие, как роль этих микроорганизмов в регуляции численности и состава их микрофлоры (контроль фитопатогенов) и повышение способности растений выдерживать разнообразные абиотические стрессы, в числе которых засуха, засоление, загрязнение почв тяжелыми металлами и другими ксенобиотиками. Самую большую группу биоактивных вторичных метаболитов актиномицетов составляют антибиотики с антибактериальной, противогрибковой, антипротозойной и противовирусной активностью. Продуцируемые ими антибиотики могут проявлять активность в природных условиях и иметь значение в судьбе других микроорганизмов в прикорневой зоне растений. Способность актиномицетов образовывать антибиотики основана на конкурентных взаимоотношениях микроорганизмов в естественных условиях их обитания.

**Ключевые слова:** биоремедиация почв; аборигенная микрофлора; микроорганизмы-деструкторы; цианобактерии; растительно-актиномицетные комплексы; растительно-микробные взаимодействия.

## ECOLOGICAL POLYFUNCTIONALITY OF MICROORGANISMS AND PLANT-MICROBIAL COMPLEXES IN BIOREMEDIATION OF POLLUTED SOILS

Ya. K. KULIKOU<sup>a</sup>

<sup>a</sup>Belarussian State University,  
4 Niezaliežnasci Avenue, Minsk, 220030, Belarus

Mechanisms of biosorption and biodegradation of pollutants in the soil, associated with a number of physiological and biochemical characteristics of microorganisms and depending on their species diversity and specific action, are revealed. The role and importance of microorganisms is noted on the example of cyanobacteria, micromycetes and algae as effective soil bioremediators. A promising direction for improving the processes of bioremediation of soil ecosystems is the use of algal-cyanobacterial communities. Cyanobacterial associations exhibit particular resistance to pollutants. They are able to adapt to oil, petroleum products, heavy metals, chemical weapons destruction products, maintain the oxidative level of ecosystems due to the release of oxygen, and increase the number of heterotrophic satellites in associations. Cyanobacterial biological preparations in combination with mineral fertilizers, when applied to oil-contaminated soils, activate oil degradation processes. In many respects, the degradation ability of cyanobacteria in relation to oil is explained by the fact that favorable conditions are created in the colonial mucus of cyanobacteria for the development of other microorganisms. It has been shown that the biosorption function of cyanobacteria is influenced by their population density, the degree of aggregation, the time of contact with the pollutant and its concentration. The optimal parameters of the status of cyanobacteria for their use as biosorbents have been revealed. Among the most important aspects of the associative interaction of actinomycetes with phytocenoses can be named such as the role of these microorganisms in regulating the number and composition of their microflora (control of phytopathogens) and increasing the ability of plants to withstand a variety of abiotic stresses, including drought, salinization, soil contamination with heavy metals and other xenobiotics. The largest group of bioactive secondary metabolites of actinomycetes are antibiotics with antibacterial, antifungal, antiprotozoal and antiviral activity. The antibiotics produced by them can be active in natural conditions and have significance in the fate of other microorganisms in the root zone of plants. The ability of actinomycetes to form antibiotics is based on the competitive relationships of microorganisms in their natural habitat.

**Keywords:** soil bioremediation; native microflora; degrading microorganisms; cyanobacteria; plant-actinomycete complexes; plant-microbial interactions.

### Введение

Антропогенная нагрузка на почву неизбежно приводит к ее физической, химической и биологической деградации, становится причиной утраты плодородия, накопления токсичных веществ в продуктах питания и кормах. Поэтому чрезвычайно важен поиск и реализация путей восстановления (ремедиации) исходных качеств почвы. В этом плане все большую популярность приобретают приемы биоремедиации, которые включают использование микроорганизмов различных систематических уровней и их комплексов для проведения рекультивационных работ [1].

При биоремедиации постепенное восстановление исходных параметров почвенного плодородия может происходить спонтанно за счет растительно-микробной системы. Однако процессы эти порой очень медлительны, поэтому требуются усилия по повышению скорости репарационных процессов, что является одной из первостепенных задач почвенной биотехнологии. Стратегия использования микроорганизмов в охране окружающей среды осуществляется по двум главным направлениям: экстенсивному и интенсив-

ному. Экстенсивные методы основаны на стимулировании или ингибировании деятельности аборигенных микроорганизмов, разрушающих ксенобиотики, и представляют собой самостоятельный раздел биотехнологии, оперирующий с естественными ассоциациями в местах их природного существования. Эти методы основаны на процессах, характеризующихся небольшими скоростями, но они могут быть применены для охраны от загрязнения огромных объемов почв и природных вод при небольших капитальных затратах. Интенсивные методы основаны на интродукции активных микроорганизмов-деструкторов в загрязненную почву в виде суспензии свободных или иммобилизованных на специальных носителях клеток [2].

Накоплен сравнительно большой опыт биорекультивации техногенных территорий с использованием микроорганизмов различных систематических групп. Однако роль растительно-микробных взаимодействий в этом процессе слабо изучена.

Цель работы – обсуждение ресурсосберегающих принципов биоремедиации загрязненных почв с учетом полифункциональных свойств микроорганизмов и растительно-микробных комплексов.

**Биоремедиация почв с использованием аборигенной микрофлоры.** Это группа приемов, которая в настоящее время используется наиболее часто. На загрязненные территории для стимуляции аборигенных микробных популяций вносят различные вещества: окислители, косубстраты (мелассу, этанол, навоз, навозные стоки), источники азота и фосфора, эмульгаторы. Применимость и эффективность использования различных технологий активации автохтонной микрофлоры зависит от «возраста» и характера загрязнения, механического состава почвы, размера очищаемой территории и направления ее хозяйственного использования. Предложен также сорбционно-биологический метод, основанный на использовании природных сорбентов и агроприемов, создающих оптимальные условия для развития и жизнедеятельности собственной специфической почвенной биоты. При этом сорбент играет роль своеобразного буфера, который поддерживает концентрацию химикатов в почвенном растворе на низком уровне токсичности, обеспечивая тем самым условия для детоксикации как растворенных, так и сорбированных ксенобиотиков [3].

Оригинальный прием активизации аборигенной микрофлоры, участвующей в деструкции нефти, заключается в периодическом (один раз в четыре месяца) внесении в загрязненную почву углеводородокисляющих бактерий. Другими авторами для стимуляции аборигенной нефтеокисляющей микрофлоры в почвах, имеющих разный срок и тип нефтяного загрязнения, предлагаются приемы, основанные на внесении минеральных удобрений, мелассы и поверхностно-активных веществ. Самая значительная убыль нефти наблюдалась при внесении всего комплекса стимулирующих добавок. Снижение содержания нефти в почве на 98 % за семь месяцев биоремедиационных работ было достигнуто при комплексном использовании аборигенной микрофлоры, стимуляцию развития которой проводили путем внесения азотно-фосфатных удобрений. Дальнейшая интенсификация процесса деструкции углеводородов осуществлялась путем интродукции в нефтезагрязненную почву предварительно выделенных из нее же нефтеокисляющих микроорганизмов, биомасса которых наращивалась в лабораторных условиях и в полевом резервуаре. Среди биологических агентов, расщепляющих органические загрязнители, существенную роль отводят миксотрофным цианобактериям, которые в природных условиях имеют преимущество перед гетеротрофными бактериями и грибами [4].

**Использование интродуцируемых активных штаммов микроорганизмов-деструкторов и микробных ассоциаций в биоремедиации почв.** Высокая степень устойчивости некоторых микроорганизмов к тяжелым металлам является одной из основ их использования в биоремедиации. В частности, на примере несимбиотического гриба *Trichoderma sp.*, выделенного из почвы, загрязненной отвалами шахты по добыче свинца, показано, что данный гриб способен улучшать рост растений за счет поглощения тяжелых металлов из почвы. Кроме того, инокуляция почвы штаммом *Trichoderma sp.* повышала доступность питательных веществ, рост саженцев сосны, содержание хлорофилла и белка, а также активность супероксиддисмутазы. Поэтому велика перспектива использования данного штамма триходермы в программах лесовосстановления и очищения загрязненных почв [5].

При инокуляции свинецзагрязненной почвы с бывших стрельбищ сапротрофными грибами (*Aspergillus niger* и *Penicillium sp.*) была отмечена мобилизация свинца уже через пять суток, которую связывают с продуцированием грибами хелатирующих органических кислот (щавелевой и лимонной) и снижением pH. Изучение состава микромицетов, выделенных с полигонов твердых бытовых отходов, показало, что данные грибы обладают повышенной устойчивостью к тяжелым металлам, концентрация которых в почве полигонов значительно превышает ПДК. Поэтому предлагают доминирующие в почве полигона виды (*A. niger*, *P. palitans*, *T. viride*) использовать в процессах рекультивации этих территорий [6].

Комбинацией необходимых свойств для проведения биоремедиации, включая ростстимулирующий эффект и антагонистическую активность против фитопатогенов, обладают бактерии рода *Pseudomonas*, актиномицеты и различные виды цианобактерий. Биопрепараты, разработанные на основе штаммов этого рода, применяются как для защиты культурных растений от болезней, так и для ремедиации почв, загрязненных нефтью и тяжелыми металлами [7].

Имеются сведения о роли микроорганизмов в детоксикации конкретных тяжелых металлов. Так, установлено, что бактерии *Ps. fluorescens* и *Ps. putida*, стимулирующие рост и повышающие урожайность сельскохозяйственных культур, после инокуляции семян ячменя, выращиваемого в почве, загрязненной свинцом, способствовали уменьшению содержания этого металла в зеленой массе и корнях растений, а также устраняли его токсическое действие. Предполагают, что устранение токсического действия свинца происходит вследствие образования стабильных комплексов этого элемента с сидерофорами, продуцируемыми псевдомонадами [8].

Спорообразующие бактерии *Bacillus sp.* успешно применяются для снижения фитотоксичности нефтезагрязненной серой лесной почвы. При этом снижение токсикоза почвы происходит не только в результате деградации нефти, но и путем подавления бациллами фитотоксических форм микромицетов, численность которых через полгода инкубации внесенных бактерий уменьшается на 12–20 %, через год – на 20–25 %. Скорость самоочищения почвы от нефти повышается и в случае внесения различных видов бактерий рода *Azotobacter*. Доказано, что эти бактерии способны усваивать углеводороды нефти в качестве единственного источника углерода и энергии как в присутствии связанного азота, так и при азотфиксации. Поэтому использование *Azotobacter* рекомендуют для повышения эффективности биоремедиации нефтезагрязненных почв. Наряду с бактериями в качестве основы биопрепаратов для ремедиации нефтезагрязненных почв применяются, хотя и реже, грибы, способные к утилизации ксенобиотиков [9].

Среди методов биомелиорации нефтезагрязненной почвы предлагается использование смешанной культуры микроводорослей. Полагают, что это основано на возможности данных микроорганизмов выделять кислород в почве и тем самым повышать скорость абиотических процессов окисления, способствующих разложению поллютантов до безвредных продуктов [10].

Проводятся работы по выявлению микроорганизмов, активных в разложении пестицидов. Разработан экологический метод биоремедиации сельскохозяйственных почв от хлорпирифоса с помощью гриба *A. terreus*. Данный инсектицид полностью деградировал в течение 24 ч инкубации в почве, обогащенной С, N, P. Разложению такого пестицида, как пентахлорфенол, способствовал интродуцированный в почву штамм-деструктор *Streptomyces rochei*. Под действием почвенной микрофлоры он полимеризуется с образованием продуктов типа хлорированных диоксинов. Внесение клеток стрептококка способствует уменьшению количества продуктов его трансформации [11].

С деятельностью микроорганизмов связывают и разложение фосфорорганических соединений (ФОС), которые в окружающей среде циркулируют в результате применения в сельском хозяйстве пестицидов. Доказано, что клетки различных микроорганизмов могут разлагать ФОС и поэтому чрезвычайно важны в качестве катализаторов процессов биоремедиации почв. К числу деструкторов ФОС относятся бактерии р. *Pseudomonas*, гриб *A. niger*.

В частности, при внесении торфо-соломистого компоста или соломы формируется сообщество микроорганизмов, активно гидролизующих целлюлозу и гемицеллюлозу. Эти полисахариды и продукты их гидролиза используются теми же микроорганизмами при разложении прометрина. В составе микроорганизмов, разлагающих гербицид, были выделены бактерии р. *Sporocytophaga sp.*, *Xanthomonas sp.*, *Pseudomonas sp.* Следовательно, для эффективной биоремедиации почв, загрязненных прометрином, необходимо вносить в них растительные остатки, богатые полисахаридами, или специализированные органические субстраты, содержащие ассоциации отселектированных микроорганизмов, утилизирующих целлюлозу [12].

Для создания биопрепаратов, предназначенных для ремедиации почв, загрязненных полихлорированными бифенилами (ПХБ), перспективно использование определенных штаммов бактерий р. *Bacillus*. Коллекционные штаммы бацилл, выделенные из биогумуса и сероземных почв, загрязненных гексахлорциклогексаном, способны выживать в среде, где единственным источником питания и энергии являются ПХБ, и активно разрушают данные соединения [13].

На основании результатов изучения активности микроорганизмов-деструкторов хлорфенолов выявлена высокая способность представителей родов *Rhodococcus*, *Pseudomonas* и *Bacillus* разрушать токсиканты, что в полной мере оправдывает их использование в очистке загрязненной почвы [2].

К новым биоремедиационным агентам в последние годы стали относить и цианобактерии. Образуют тесные симбиотические взаимовыгодные связи с другими микробами, входящими в состав цианобактериальных сообществ, они в то же время могут быть антагонистами других микроорганизмов, в том числе и фитопатогенов. С другой стороны, цианобактерии реально использовать в биорекультивационных целях для очистки почв от химических поллютантов благодаря многочисленным механизмам детоксикации загрязнителей [14].

В биотехнологическом плане достоинством цианобактерий является то, что при их культивировании, в отличие от гетеротрофных микробов-продуцентов, эти микроорганизмы, являясь фотоавтотрофами

и азотфиксаторами, не требуют сред с органическими компонентами и не нуждаются в связанных соединениях азота. При этом выполняется одно из условий успешного биотехнологического производства – низкая стоимость питательных сред. Цианобактерии отвечают и второму важнейшему требованию микробной биотехнологии – высокие темпы размножения, что приводит к созданию максимальной продукции в предельно краткие сроки. Создание музейной коллекции цианобактерий, с помощью которой возможен скрининг на выявление практически значимых штаммов, опирается на выделение этих микроорганизмов из природных сред [1; 2].

Супрессивность почвы восстанавливается при инокуляции цианобактерии в биологически и химически загрязненную почву. Биологическое загрязнение почвы очень часто обусловлено массовым размножением фитопатогенных микроорганизмов. Получены убедительные примеры антагонистической активности цианобактерий против фитопатогенов и, в частности, против одних из наиболее вредоносных возбудителей болезней растений – грибов р. *Fusarium*. Например, было показано, что при введении культур цианобактерий в почву, зараженную фитопатогенными грибами, неоднократно отмечался эффект повышения ее супрессивности. Достоинства цианобактерии как биофунгицида обусловлены их экологической ролью в биоценозах. В отличие от других микроорганизмов, цианобактерии обладают уникальной способностью мгновенно адаптироваться, активно размножаться и вегетировать при реинтродукции в почву. Их введение в почвенные микробиоценозы ведет, в частности, к ослаблению фузариозных патосистем и снижению количества пораженных растений [15].

Большое практическое значение имеет способность цианобактерий к обезвреживанию токсикантов. Степень их стойкости и скорость деградации различны и во многом определяются наличием организмов, способных их усваивать, детоксицировать, гидролизовать, обезвреживать. Механизмы трансформации ксенобиотиков различны у разных организмов и могут быть обусловлены морфологическими и физиологическими особенностями. Среди организмов-биоремедиаторов цианобактерии выделяются многообразием путей обезвреживания поллютантов [16].

В первую очередь адаптация цианобактерий к неблагоприятным внешним воздействиям обусловлена интенсивным выделением внеклеточной слизи, которая в общем балансе клетки существенна и составляет примерно 30 % связываемого за сутки углерода или 40 % чистой суточной продукции фотосинтеза. При этом указанные объемы могут значительно колебаться как в сторону уменьшения, так и в сторону увеличения в зависимости от вида, физиологического состояния и функциональной активности клеток и условий окружающей среды [1; 14].

Экссудация слизи приводит к проявлению у цианобактерий сорбционных способностей, приводящих к внеклеточной детоксикации поллютантов. Полнота связывания поллютантов из раствора пропорциональна количеству выделяемой слизи. Связывание тяжелых металлов осуществляется как полисахаридами, так и липофильной фракцией клеток. Существует феномен дистанционной детоксикации, при котором система защиты цианобактерий от тяжелых металлов включает связывание этого элемента не только клеточными структурами, слизистой оболочкой, но и экзополисахаридами в культуральной среде [1; 2].

В Республике Беларусь запатентован способ очистки почвы от нефти с помощью препарата «Родобел-Т», который представляет собой ассоциацию микроорганизмов, активно утилизирующих углеводороды нефти. Он содержит представителей гидрофильных и липофильных микроорганизмов, что обеспечивает возможность его действия на границе водно-нефтяного слоя и в толще загрязнителя. Микроорганизмы, входящие в препарат, выделены из природы, непатогенны, нетоксичны. Одним из недостатков использования в биоремедиации выделенных и отселектированных культур гетеротрофных микроорганизмов является то, что они обладают относительно узким спектром биогеохимических функций. В то же время природные сообщества имеют более широкий набор этих функций, так как включают в себя представителей нескольких трофических уровней, в том числе и фотосинтетиков: цианобактерий и эукариотных водорослей [17].

Перспективным направлением совершенствования процессов биоремедиации почвенных экосистем является использование альго-цианобактериальных сообществ. Особую устойчивость к загрязняющим веществам проявляют цианобактериальные ассоциации. Они способны адаптироваться к нефти и нефтепродуктам, тяжелым металлам, продуктам уничтожения химического оружия, поддерживать окислительный уровень экосистем за счет выделения кислорода, увеличивать численность гетеротрофных спутников в ассоциациях. Цианобактериальные биологические препараты с доминированием *Phormidium tenuissimum*, *Synechocystis minuscula*, *Synechococcus elongates*, выделенные из техногенных экосистем, при внесении в комплексе с минеральными удобрениями в нефтезагрязненные почвы активизируют процессы деградации нефти. Во многом деградационная способность цианобактерий по отношению к нефти объясняется тем, что в колониальной слизи цианобактерий создаются благоприятные условия для развития других микроорганизмов [18].

**Использование растительно-актиномицетных комплексов в биоремедиации почв.** Актиномицеты – мицелиальные прокариоты, выполняющие ключевую роль в поддержании почвой гомеостаза. Благодаря способности продуцировать гидролитические ферменты актиномицеты участвуют в утилизации разнообразных растительных полимеров и минерализации мономеров, создавая для растений благоприятные условия существования в почвах. Кроме того, почвенные актиномицеты, способные колонизировать корни растений, могут оказывать на них непосредственное воздействие, реализуя ряд потенциальных путей и механизмов, связанных с биосинтезом антибиотиков, фунгицидов, сидерофоров, сигнальных молекул, модуляторов иммунного ответа, регуляторов роста растений и других соединений вторичного метаболизма [19].

Среди важнейших аспектов ассоциативного взаимодействия актиномицетов с растениями могут быть названы такие, как роль актиномицетов в регуляции численности и состава их микрофлоры (контроль фитопатогенов) и повышение способности фитоценозов выдерживать разнообразные абиотические стрессы, в числе которых засуха, засоление, загрязнение почв тяжелыми металлами и другими ксенобиотиками. Самую большую группу биоактивных вторичных метаболитов актиномицетов составляют антибиотики с антибактериальной, противогрибковой, антипротозойной и противовирусной активностью. Продуцируемые ими антибиотики могут проявлять активность в природных условиях и иметь значение в судьбе других микроорганизмов в прикорневой зоне растений. При развитии в почве актиномицеты как мицелиальные организмы, подобно грибам, располагают рядом преимуществ: проникновение через поверхность раздела фаз и колонизация нового пространства в условиях, делающих бесполезной активную подвижность клеток. Сходство механизмов адаптации грибов и актиномицетов к условиям существования в почве позволяет предположить достаточно высокую степень перекрытия экологических ниш их отдельных представителей в природных местообитаниях. Согласно существующим представлениям, способность актиномицетов образовывать антибиотики также основана на конкурентных взаимоотношениях микроорганизмов в естественных условиях их обитания [20].

Различную способность растений взаимодействовать с мицелиальными прокариотами целесообразно учитывать при селекции новых сортов на устойчивость к почвенным инфекциям. Создание сортов с повышенной способностью концентрировать на корнях актиномицеты с антифунгальными свойствами, очевидно, может стать перспективным направлением по регуляции численности патогенов в ризосфере растений, используемых для биоремедиации почв. Особая роль в защите растений от фитопатогенов отводится стрептомицетам, поскольку они не только продуцируют широкий спектр антибиотических веществ, но и наиболее вездесущи, активно колонизируя покровы и внутренние ткани растений [21].

Различные виды стрептомицетов или синтезированные ими метаболиты используются для биологического контроля фузариозных заболеваний многих хозяйственно важных растений, включая банан, хлопчатник, гвоздику, спаржу, фасоль, томаты, зерновые и хвойные культуры. Значительное количество работ посвящено роли стрептомицетов в подавлении роста и ограничении численности также таких фитопатогенов, как *Alternaria spp.*, *Rhizoctonia spp.*, *Phytophthora capsici*, *Colletotrichum gloeosporioides*, *Botrytis cinerea*, *Pythium ultimum*, *Rhizopus stolonifer*; *Stemphylium lycopersici* и др. [22].

Исследования метаболических взаимодействий выделенных из ризосферы мицелиальных микроорганизмов показали, что метаболиты, продуцируемые актиномицетами, существенно влияют на развитие фитопатогенных грибов, ограничивая или подавляя их рост не только в лабораторных условиях, но и в вегетационных, а также полевых экспериментах. Так, при анализе динамики активности интродуцированных в биотическую систему микроорганизмов было показано, что стрептомицетный штамм *S. hygrosopicus A-4*, несмотря на более низкие в сравнении с грибом темпы роста, способен увеличивать свою численность в прикорневой зоне и ограничивать при этом рост фитопатогенного гриба *F. avenaceum*, снижать заболеваемость проростков озимой ржи и клевера лугового на искусственном инфекционном фоне. Действие актиномицета на фитопатоген было связано с продукцией им антифунгально активных метаболитов (антибиотиков, хитинолитических ферментов либо других соединений), предотвращающих заражение и гибель растений. Одновременно с антифунгальным действием актиномицет оказал стимулирующее влияние на корневой рост проростков, смещая эндогенный баланс фитогормонов в сторону ауксинов. Была показана способность этого штамма к синтезу веществ индольного ряда в чистой культуре. При этом важно, что антифунгальные метаболиты и регулятор роста актиномицет образовывал непосредственно в ризосфере растений, поскольку инокулят представлял собой спорую суспензию и не содержал каких-либо биологически активных веществ [23].

Прямые эффекты актиномицетов на рост растений наиболее часто связаны с продукцией фитогормонов – ауксинов, гиббереллинов и цитокининов. В литературе сообщается о находках активных продуцентов ауксинов среди эндофитных актиномицетов как дикорастущих растений, так и сельскохозяйственных культур [24; 25]. Показана способность эндофитных актиномицетов и коринеформных бактерий, изолированных из корневых тканей озимой ржи, к образованию ауксинов в жидкой среде. Изоляты корине-

формных бактерий продуцировали в среду индоллил-3-уксусную кислоту (ИУК). Выявлена зависимость образования ИУК актинобактериями от состава и кислотности питательной среды, концентрации в ней триптофана, условий аэрации. Обработка семян озимой ржи ауксинпродуцирующими актинобактериями способствовала повышению всхожести и более интенсивному росту проростков *in vitro* [26].

Эндوفитные актинобактерии повышают способность растений выдерживать экологические стрессы. Так, выделенные из сельскохозяйственных растений засушливых районов Индии (Раджастан) штаммы *S. coelicolor* DE07, *S. olivaceus* DE10 и *S. geysiriensis* DE27, способные к биосинтезу ИУК, при инокуляции пшеницы не только стимулировали рост проростков, но и способствовали их адаптации к пониженному водному потенциалу. В результате инокуляции семян и почвы культурой *Streptomyces sp.* – изолята из ризосферы пшеницы, выращенной на засоленной почве в западном регионе Саудовской Аравии, – существенно улучшались морфометрические и биохимические показатели растений, выращенных в условиях модельного засоления. Рекомендуются в связи с этим к использованию в качестве биоудобрения на засоленных почвах штамм также характеризовался способностью продуцировать в среду ИУК в присутствии L-триптофана [27].

К числу положительных эффектов, обусловленных присутствием в том или ином микробно-растительном симбиозе третьего – стрептомицетного – компонента, относят стимуляцию образования клубеньков бобовыми и актиноризовыми растениями, повышение активности азотфиксации в клубеньках, стимуляцию мицелиального роста и прорастания спор грибов-микоризообразователей, увеличение активности кислой и щелочной фосфатаз в корнях и усвоение фосфора. Продуцируемые актиномицетами вторичные метаболиты способствуют экологической адаптации как самих мицелиальных прокариот, так и связанных с ними растений. Развитие этих представлений будет играть важную роль для практического использования актиномицетов как в экологически безопасных технологиях аграрного производства, так и технологиях биоремедиации загрязненных почв [28].

Многие обитающие в ризосфере растений актиномицеты проявляют в лабораторных условиях свойства, типичные для PGPR (Plant Growth Promoting Rhizobacteria) бактерий, то есть способны фиксировать атмосферный азот, минерализовать труднодоступные для растений соединения фосфора, продуцировать сидерофоры, увеличивая тем самым потребление растением дефицитного в условиях нейтрально-щелочной реакции среды железа. В то же время актиномицеты, выделяемые из техногенно загрязненных почв, в частности тяжелыми металлами, способны развить специальные стратегии, позволяющие им успешно справляться с «металлическим прессингом». Системы устойчивости к ионам металлов появились у актинобактерий задолго до техногенного загрязнения окружающей среды, поскольку известны случаи выделения штаммов, устойчивых к ионам тяжелых металлов из незагрязненных природных источников. Такие случаи объясняются индукцией металлами «спящих» генов устойчивости. У актиномицетов одной из распространенных стратегий защиты является адсорбция металлов компонентами клеточной стенки. В основе экологических различий в устойчивости этой группы бактерий лежит огромное структурное разнообразие тейхоевых кислот и гликополимеров клеточных стенок актиномицетов. Выделенные из сильно загрязненных локусов устойчивые к свинцу и цинку штаммы стрептомицетов пригодны для использования в проектах по биоремедиации почв, в результате чего оптимизируются условия и для жизнедеятельности растений [29].

Интенсивнее наращивают биомассу и в большей степени снижают начальную концентрацию металлов в жидкой среде стрептомицеты из не загрязненных городских почв, чем культуры из загрязненных. Это свидетельствует о большом адаптационном потенциале стрептомицетов и возможности их использования в современных биоремедиационных технологиях. Выявленные особенности почвенных стрептомицетов представляют интерес также в связи с созданием биосенсорных систем для обнаружения металлов [30].

**Использование растительно-ризомикробных комплексов в биоремедиации почв.** Процессы колонизации корневой поверхности бактериями не отличаются высокой избирательностью, и многие почвенные микроорганизмы могут заселять корни самых разных растений, что создает условия для «селекции» потенциально полезных штаммов. Фундаментальной стратегией микробно-растительного взаимодействия является подавление активности (биологический контроль) естественных врагов растений. Эта стратегия осуществляется следующим образом: микроорганизмы синтезируют вторичные метаболиты, ингибирующие развитие антагонистов; растение, в свою очередь, снабжает защитных симбионтов питательными веществами и предоставляет им специальные экологические ниши, а иногда и направленно регулирует их биоконтрольные функции. В настоящее время доказано, что помимо биоконтроля фитопатогенов ризобактерии способны осуществлять освобождение почв от загрязнителей и ксенобиотиков в процессе микробной биоремедиации [31].

Фиторемедиация – применение растений для очистки загрязненных экосистем. Более десяти фиторемедиационных систем, в которых используют способность растений адсорбировать загрязнители, стали главной составляющей «очистительных» программ по всему миру. Обнаружено около 400 природных растений, способных адсорбировать различные вещества (тяжелые металлы, мышьяк и фтор).

Бактеризация семян растений микроорганизмами-деструкторами углеводов способствует преодолению поллютантного стресса, увеличивая прирост надземной и подземной биомассы, оказывает влияние на фотосинтетический аппарат, морфологию корней и корневую экссудацию. Изменение корневой экссудации происходит под влиянием метаболической активности микроорганизма-инокулянта, которая, в свою очередь, зависит от присутствия в среде поллютанта [32].

Было проведено сравнение прорастания семян люцерны и овсяницы на почве, постоянно загрязненной дизельным топливом. Показано, что овсяница проявляет более высокую жизнеспособность, чем люцерна, является относительно толерантной к дизельному топливу, и поэтому семена этого растения могут быть использованы для фитовосстановления дизельнозагрязненных почв [2; 33].

Такие растения, как крестовник и лисохвост, благодаря активности почвенных микроорганизмов способны в условиях тундры заселять почву с загрязнением нефтью, создавая при этом очищенные зоны вблизи корней. Как показывает микробиологический анализ, в ризосфере этих растений численность бактерий и грибов на три-четыре порядка выше, чем в загрязненной почве без растений. Делается вывод, что крестовник и лисохвост ускоряют самоочистку загрязненных нефтепродуктами почв и могут быть рекомендованы для их фиторемедиации [34].

Интересны опыты по использованию декоративных культур как фитомелиорантов в городской среде. Показано, что бархатцы, бегонии, амарант и четыре вида газонных злаков (райграс пастбищный, овсяница красная, костер безостый, мятлик луговой) способны аккумулировать свинец и кадмий в своих органах. В конце вегетационного периода растения удаляют с клумб и цветников вместе с корневой системой для дальнейшей утилизации [35].

Ризосферные микробы-комменсалы играют огромную роль в жизни растений. Давно установлена их положительная роль в обеспечении минерального питания растений, выявлена ростстимулирующая, азотфиксирующая, антагонистическая активность. Многие ассоциированные с растениями микроорганизмы используют молекулы аутоиндукторы, в том числе N-ацил-гомосеринлактоны, для регуляции различного поведения в зависимости от плотности популяции (чувства кворума). Локальные условия в микроскопическом масштабе могут влиять на длительность жизни сигнальных молекул, их стабильность и накопление, что может давать дополнительную информацию к плотности клеток. В процессе формирования растительно-микробных симбиозов задействованы многие механизмы. Так, например, для формирования цианобактериально-растительного симбиоза существует необходимость транспортера сахаров *N. Punctiforme* [36].

Одним из факторов, снижающих эффективность детоксикации поллютантов микроорганизмами, является их относительно низкая численность в почве без дополнительных источников органического вещества, которое для гетеротрофных микробов необходимо как источник питания и энергии. В то же время в ризосфере, где в результате экзосмоса постоянно депонируются легкодоступные органические вещества в виде сахаров, органических кислот, аминокислот (у бобовых), численность микроорганизмов может быть на 1–2 порядка выше. В силу взаимовыгодного сосуществования растительно-микробные ассоциации и симбиозы имеют большие преимущества при выживании в неблагоприятных условиях, которые обусловлены не только повышением толерантности к ксенобиотикам, но и активным удалением токсиантов из сферы обитания. Фитопротекторный эффект реализуется последовательностью событий: бактерии синтезируют фитогормоны (ИУК, этилен), за счет чего усиливается экскреторная активность корней и увеличивается число бактерий, связывающих токсичные ионы в ризосфере [37].

Специфический видовой состав микромицетов формируется в ризосфере растений в процессе фиторемедиации нефтезагрязненных почв. Нефтяное загрязнение меняет встречаемость отдельных видов грибов. Показано, что в процессе фиторемедиации таких почв с помощью люцерны видовой состав микроскопических грибов формируется под одновременным воздействием поллютанта и корневой системы растений, и в этом комплексе доминирующую роль играют представители р.р. *Aspergillus*, *Penicillium*, *Fusarium* [38].

В серии опытов было показано, что микробиологическая обработка семян снижает поступление тяжелых металлов в органы растений. Так, при инокуляции семян ячменя ассоциативными ризобактериями *Azospirillum lipoferum*, *Arthrobacter mysorens*, *Agrobacterium radiobacter*, *Flavobacterium sp.* происходила активная колонизация корней в присутствии токсичных для растений концентраций свинца и кадмия в почве. Бактеризация семян положительно влияла на рост и улучшала потребление питательных элементов растениями из обогащенной тяжелыми металлами почвы в условиях вегетационного и полевого опытов. Плазмидосодержащие штаммы бактерий р. *Pseudomonas*, разлагающие полициклические ароматические углеводороды, при инокуляции семян ячменя эффективно защищают растения от фитотоксического действия углеводородов нефти [39].

Для фиторемедиации почв, загрязненных мышьяком, использовали сахарное сорго, семена которого инокулировали природными и генетически модифицированными штаммами ризосферных бактерий *Ps. aureofaciens*. Генетически модифицированные штаммы бактерий включали конструкции, несущие оперон устойчивости к мышьяку и содержали ген цитрат-синтазы, продукты которой способствуют

повышению растворимости фосфатов и арсенатов в почве, переводя их тем самым в доступную для растений форму. Растения сорго, выращенные из семян, инокулированных рекомбинантными штаммами, лучше выживали в почве, содержащей мышьяк, по сравнению с контрольными экземплярами [40].

### Заключение

В условиях антропогенного воздействия на биосферу одной из важнейших задач является изучение путей поступления и иммобилизации загрязняющих компонентов. Техногенное загрязнение компонентов биосферы приводит к тому, что именно почвенная биота выполняет важную экологическую функцию – детоксикацию различных соединений, в том числе тяжелых металлов, пестицидов, присутствующих в почве и влияющих на состояние окружающей среды. Следовательно, микроорганизмы входят в основной генофонд, который противостоит изменениям биосферы.

В процессах деградации токсикантов в окружающей среде активно участвуют различные группы микроорганизмов, которые можно использовать для разработки методов биоремедиации почв. Доказана активная ремедиационная роль как отдельных видов бактерий, водорослей и микромицетов, так и многовидовых ассоциаций. Особенно большой интерес представляют растительно-микробные комплексы в загрязненных почвах, сорбционная, детоксикационная и деструкционная активность которых позволяет в перспективе широко использовать подобные ассоциации в биоремедиационных мероприятиях.

Растительно-микробные системы в биоремедиации универсальны тем, что их можно применять для очистки почв от самых разных загрязнителей, подбирая комбинации компонентов микроорганизмы – растения – загрязненная среда. К числу наиболее перспективных микробов-интродуцентов можно отнести цианобактерии, образующие цианобактериально-ризобийные комплексы.

Экологическая значимость полученных результатов заключается в реализации возможностей освобождения почвы от фитопатогенов и различных загрязняющих веществ благодаря биологическим особенностям применяемых микроорганизмов и растительно-микробных комплексов. При этом исключается опасность сдвига экологического равновесия в почвенных ценозах, которая всегда существует при использовании химических мелиорантов и пестицидов.

### Библиографические ссылки

1. Кондакова ЛВ. *Альго-цианобактериальная флора и особенности ее развития в антропогенно нарушенных почвах (на примере почв подзоны южной тайги Европейской части России)* [диссертация]. Сыктывкар: [б. и.]; 2012. 356 с.
2. Ашихмина ТЯ, Алалыкина НМ, редакторы. *Биологический мониторинг природно-техногенных систем*. Сыктывкар: [б. и.]; 2011. 388 с.
3. Ножевникова АН. *Биоремедиация загрязненных почв и грунтов. Экология микроорганизмов*. Москва: Издательский центр «Академия»; 2004. с. 196–199.
4. Скворцова ТА. Биоремедиация почвы ассоциативными углеводородокисляющими микроорганизмами. *Бюллетень ВИУА*. 2002;116:445–447.
5. Giridhar BA, Shea PJ, Oh BT. *Trichoderma* sp. PDRI-7 promotes *Pinus sylvestris* reforestation of lead-contaminated mine tailing sites. *Total environment*. 2014;476–477:561–567.
6. Григорьева ЕН, Смирнова ОН, Смирнов ВФ, Кряжев ДВ. Микромицеты почвы полигона твердых бытовых отходов «Игумново». *Микология и фитопатология*. 2015;49(5):286–292.
7. Домрачева ЛИ, Трефилова ЛВ, Ковина АЛ, Горностаева ЕА, Казакова ДВ, Субботина ЕС. Микробная интродукция и состояние почвенной абсорбционной микрофлоры. *Теоретическая и прикладная экология*. 2015;2:55–59.
8. Шабаев ВП. Поступление свинца в растения из загрязненной тяжелым металлом почвы при инокуляции ростстимулирующими ризосферными бактериями. *Известия РАН. Серия биологическая*. 2014;4:424–432.
9. Градова НБ, Горнова ИБ, Элдауди Р, Салина РН. Использование бактерий рода *Azotobacter* при биоремедиации нефтезагрязненных почв. *Прикладная биохимия и микробиология*. 2003;39(3):318–321.
10. Piev I, Petkov G, Lukavsky J. An approach to bioremediation of mineral oil polluted soil. *Genetic and Plant Physiology*. 2015;5(2):162–169.
11. Silabarasana SJ. Abraham Ecofriendly method for bioremediation of chlorpyrifos from agricultural soil by novel fungus *Aspergillus terreus*, *JASI. Water, Air and Soil Pollution*. 2013;224(1):1369/1–1369/11.
12. Круглов ЮВ, Пароменская ЛН. Микробиологические факторы биоремедиации почвы, загрязненной гербицидом прометрином. *Сельскохозяйственная биология. Серия Биология растений*. 2011;3:76–80.
13. Ким АА, Песцов ГВ, Ядгаров ХТ, Джуманиязова ГИ, Зиновьев ПВ, Джураева ГТ, Абдукаримов АА, Гинс ВК. Микроорганизмы – деструкторы полихлорированных бифенилов. *Прикладная биохимия и микробиология*. 2004;40(1):70–73.
14. Домрачева ЛИ, Кондакова ЛВ, Попов ЛБ, Зыкова ЮИ. Биоремедиационные возможности почвенных цианобактерий. *Теоретическая и прикладная экология*. 2009;1:8–17.
15. Домрачева Л, Трефилова Л, Фокина А. Фузарии: биологический контроль, сорбционные возможности. Saarbrücken, Deutschland: Lap Lambert Academic Publishing; 2013. 182 p.
16. Фокина АИ, Домрачева ЛИ, Широких ИГ, Кондакова ЛВ, Огородникова СЮ. Микробная детоксикация тяжелых металлов (обзор). *Теоретическая и прикладная экология*. 2008;1:4–10.

17. Самсонова АС, Алещенкова ЗМ, Семочкина НФ. Микробный препарат «Родобел» для очистки почвы от нефти. В: *Биотехнология – состояние и перспективы развития. Материалы II Международного конгресса*. Москва: ЗАО «ПИК «Максима», РХТУ им. Д. И. Менделеева; 2003. Часть. 2. с. 40–41.
18. Сопрунова ОБ, Утепешева АА. Новые штаммы бактерий-деструкторов ПАВ. В: *Современные проблемы физиологии, экологии и биотехнологии микроорганизмов. Материалы Всероссийского симпозиума с международным участием*. Москва: МАКС Пресс; 2014. с. 219.
19. Бухарин ОВ, Лобакова ЕС, Немцева НВ, Черкасов С.В. *Ассоциативный симбиоз*. Екатеринбург: УрО РАН; 2007. 264 с.
20. Srividya, S. A. Thapa, D.V. Bhat, K. Golmei, N. Dey *Streptomyces* sp. as effective biocontrol against chilli soilborne fungal phytopathogens. *European Journal of Experimental Biology*. 2012;2(1):163–173.
21. Мерзаева ОВ, Широких ИГ. Колонизация актиномицетами различных родов прикорневой зоны растений. *Микробиология*. 2006;75(2):271–276.
22. Shanmuganathan K, Yasin J, Jayaprakasam M. Antibiotics in agriculture. *Agriculture Today*. 2001;6:40–41.
23. Sysuev VA, Shirokikh IG, Merzaeva OV. Biological efficiency of *Streptomyces hygroscopicus* A-4 against phytopathogenic fungus *Fusarium avenaceum* 7/2 in the rhizosphere. *Journal of Fungal Research*. 2008;6(2):83–87.
24. Nimnoi P, Pongsilp N, Lumyong S. Endophytic actinomycetes isolated from *Aquilaria crassna* Pierre ex Lec and screening of plant growth promoters production. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*. 2010;26:193–203.
25. Zinniel DK, Lambrecht P, Harris NB, Feng Z, Kuczmarski D, Higley P, Ishimaru CA, Arunakumari A, Barletta RG, Vidaver AK. Isolation and characterization of endophytic colonizing bacteria from agronomic crops and prairie plants. *Applied and environmental microbiology*. 2002;68:2198–2208.
26. Мерзаева ОВ, Широких ИГ. Образование ауксинов эндوفитными актинобактериями озимой ржи. *Прикладная биохимия и микробиология*. 2010;45(1):51–57.
27. Aly MM, El-Sayed H, El-Sayed A, Jastaniah SD. Synergistic Effect between *Azotobacter vinelandii* and *Streptomyces* sp. Isolated From Saline Soil on 246 Seed Germination and Growth of Wheat Plant. *Journal of American Science*. 2012;8(5):667–676.
28. Tokala RK, Strap JL, Jung CM, Crawford DL, Salove MH, Deobald LA, Bailey JF, Morra MJ. Novel plant-microbe rhizosphere interaction involving *Streptomyces lydicus* WYEC108 and the pea plant (*Pisum sativum*). *Applied and environmental microbiology*. 2002;68:2161–2171.
29. Haferburg G, Groth I, Möllmann U, Kothe E, Sattler I. Arousing sleeping genes: shifts in secondary metabolism of metal tolerant actinobacteria under conditions of heavy metal stress. *Biometals*. 2009;22:225–234.
30. Соловьёва ЕС, Широких ИГ. Особенности роста изолятов стрептомицетов в присутствии тяжелых металлов. Факторы устойчивости растений и микроорганизмов в экстремальных природных условиях и техногенной среде. В: *Материалы Всероссийской научной конференции с международным участием и школы молодых ученых*. Иркутск: Издательство Института географии им. В. Б. Сочава СО РАН; 2016. с. 226–227.
31. Тихонович ИА, Проворов НА. *Симбиозы растений и микроорганизмов: молекулярная генетика агросистем будущего*. Санкт-Петербург: Издательство Санкт-Петербургского университета; 2009. 210 с.
32. Муратова АЮ, Бондаренко АД, Панченко ЛВ, Турковская ОВ. Использование комплексной фиторемедиации для очистки почвы, загрязненной нефтешламом. *Биотехнология*. 2010;1:77–84.
33. Al-Ghazawi Z, Saadoun I, Al-Shak ah A. Selection of bacteria and plant seeds for potential use in the remediation of diesel contaminated soils. *Journal of Basic Microbiology*. 2005;45(4):251–256.
34. Хабибуллина ФМ. Почвенная микобиота естественных и антропогенно нарушенных экосистем северо-востока Европейской части России [диссертация]. Сыктывкар: [б. и.]; 2009. 40 с.
35. Гальченко СВ, Мажайский ЮА. *Фитомелиорация как способ детоксикации загрязненных тяжелыми металлами городов. Мелиорация и окружающая среда*. Москва: Всероссийский НИИ гидротехники и мелиорации; 2004. Том 2. с. 3–6.
36. Ekman S, Campbell EL, Meeks JC, Flores EA. *Nostoc punctiforme* sugar transporter necessary to establish a cyanobacterium-plant symbiosis. *Plant Physiology*. 2013;161(4):1984–1992.
37. Турковская ОВ, Муратова АЮ. *Биодеградация органических поллютантов в корневой зоне растений. Молекулярные основы взаимоотношений ассоциативных микроорганизмов с растениями*. Москва: Наука; 2005. с. 180–208.
38. Абдрахманова ЛР, Григориади АС, Бакаева МД, Киреева НА. Сообщество микроскопических грибов в экотоксикологической оценке фиторемедиации нефтезагрязненных почв. Окружающая среда и менеджмент природных ресурсов. В: *Тезисы докладов 2 Международной конференции*. Тюмень: [б. и.]; 2011. с. 143–145.
39. Степанок ВВ, Юдкин ЛЮ, Рабинович РМ. Влияние биотеризации семян ассоциативными РМ. диазотрофами на поступление свинца и кадмия в растения ячменя. *Агрохимия*. 2003;5:69–80.
40. Сизова ОИ, Любунь ЕВ, Кочетков ВВ, Валидов ШЗ, Боронин АМ. Влияние природных и генетически модифицированных ризосферных бактерий *Pseudomonas aureofaciens* на накопление мышьяка растениями. *Прикладная биохимия и микробиология*. 2004;40(1):78–82.

## References

1. Kondakova LV. *Algo-cyanobacterial'naja flora i osobennosti ee razvitiya v antropogenno narushennykh pochvakh (na primere pochvy podzony juzhnoj tajgi Evropejskoj chasti Rossii)* [Algo-cyanobacterial flora and features of its development in anthropogenically disturbed soils (on the example of soils of the southern taiga subzone of the European part of Russia)] [PhD disertation]. Syktyvkar: [publisher unknown]; 2012. 356 p. Russian.
2. Ashikhmina TYa, Alalykina NM. *Biologicheskij monitoring prirodno-tehnogennykh system* [Biological monitoring of natural and man-made systems]. Syktyvkar: [publisher unknown]; 2011. 388 p. Russian.
3. Nozhevnikova AN. *Bioremediacija zagryaznennykh pochv i gruntov. Ekologiya mikroorganizmov* [Bioremediation of contaminated soils and soils. Ecology of microorganisms]. Moscow: Publishing center «Academy»; 2004. p. 196–199. Russian.
4. Skvortsova TA. *Bioremediacija pochvy associativnymi uglevodородokisljajushhimi mikroorganizmami* [Bioremediation of soil. by associative hydrocarbon-oxidizing microorganisms]. *Byulleten VIUA*. 2002;116:445–447. Russian.
5. Giridhar BA, Shea PJ, Oh BT. *Trichoderma* sp. PDRI-7 promotes *Pinus sylvestris* reforestation of lead-contaminated mine tailing sites. *Total Environment*. 2014;476–477:561–567.

6. Grigorieva EN, Smirnova ON, Smirnov VF, Kryazhev DV. *Mikromicety pochvy poligona tverdyh bytovykh othodov «Igunno»* [Micromycetes of the soil of the Igunno solid waste landfill]. *Mikology and phytopathology*. 2015;49(5):286–292. Russian.
7. Domracheva LI, Trefilova LV, Kovina AL, Gornostaeva EA, Kazakova DV, Subbotina ES. *Mikrobnaja introdukcija i sostojanie pochvennoj aborigennoj mikroflory* [Microbial introduction and state of soil native microflora]. *Theoretical and applied ecology*. 2015;2:55–59. Russian.
8. Shabaev VP. *Postuplenie svinca v rastenija iz zagriznenoj tjazhelyh metallom pochvy pri inokuljacii roststimulirujushhimi rizosfernymi bakterijami* [The entry of lead into plants from soil contaminated with heavy metal during inoculation with growth-stimulating rhizospheric bacteria]. *Izvestiya RAS. The series is biological*. 2014;4:424–432. Russian.
9. Gradova NB, Gornova IB, Eddaudi R, Salina RN. *Ispol'zovanie bakterij roda Azotobacter pri bioremediacii neftezagriznennykh pochv* [The use of bacteria of the genus *Azotobacter* in bioremediation of oil-contaminated soils]. *Applied biochemistry and microbiology*. 2003;39(3):318–321. Russian.
10. Iliev I, Petkov G, Lukavsky J. An approach to bioremediation of mineral oil polluted soil. *Genetic and Plant Physiology*. 2015;5(2):162–169.
11. Silabarasan SJ. Abraham Ecofriendly method for bioremediation of chlorpyrifos from agricultural soil by novel fungus *Aspergillus terreus*, *JASI. Water, Air and Soil Pollution*. 2013;224(1):1369/1–1369/11.
12. Kruglov YuV, Paromenskaya LN. *Mikrobiologicheskie faktory bioremediacii pochvy, zagriznenoj gerbicom prometrinom*. [Microbiological factors of bioremediation soil contaminated with the herbicide promethrin]. *Agricultural Biology. Ser. Plant Biology*. 2011;3:76–80. Russian.
13. Kim AA, Pestsov GV, Yadgarov HT, Dzhumaniyazova GI, Zinoviev PV, Juraeva GT, Abduraimov AA, Gins VK. *Mikroorganizmy – destruktory polihlorirovannykh bifenilov* [Microorganisms – destructors of polychlorinated biphenyls]. *Prikladnaja biochemistry and microbiology*. 2004;40(1):70–73. Russian.
14. Domracheva LI, Kondakova LV, Popov LB, Zykova YuI. *Bioremedicacionnye vozmozhnosti pochvennykh cianobakterij* [Bioremediation capabilities of soil cyanobacteria]. *Theoretical and applied ecology*. 2009;1:8–17. Russian.
15. Domracheva L, Trefilova L, Fokina A. *Fuzarii: biologicheskij kontrol', sorbcionnye vozmozhnosti* [Fusarii: biological control, sorption]. Saarbrücken, Deutschland: Lap Lambert Academic Publishing; 2013. 182 p. Russian.
16. Fokina AI, Domracheva LI, Shirokikh IG, Kondakova LV, Ogorodnikova SYu. *Mikrobnaja detoksikacija tjazhelyh metallov (obzor)* [Microbial detoxification of heavy metals (review)]. *Theoretical and Applied Ecology*. 2008;1:4–10. Russian.
17. Samsonova A, Aleshenkova ZM, Semochkina NF. *Mikrobnij preparat «Rodobel» dlja ochistki pochvy ot nefti* [Microbial preparation «Rodobel» for soil purification from oil]. In: *Biotechnology – state and prospects of development. Materials of the II International Congress*. Moscow: CJSC «PEAK “Maxima», D. I. Mendeleev Russian Technical University; 2003. Part 2. p. 40–41. Russian.
18. Soprunova OB, Utepesheva AA. *Novye shtammy bakterij-destruktorov PAV* [New strains of bacteria-destructors of surfactants]. In: *Modern problems of physiology, ecology and biotechnology of microorganisms. Materialy Vserossijskogo simposiuma s mezhdunarodnym uchastiem*. Moscow: MAKSS Press; 2014. p. 219. Russian.
19. Bukharin OV, Lobakova ES, Nemtseva NV, Cherkasov SV. *Associativnyj simbioz* [Associative symbiosis]. Yekaterinburg: Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; 2007. 264 p. Russian.
20. Srividya, S. A. Thapa, D.V. Bhat, K. Golmei, N. Dey *Streptomyces* sp. as effective biocontrol against chilli soilborne fungal phytopathogens. *European Journal of Experimental Biology*. 2012;2(1):163–173.
21. Merzaeva OV, Shirokikh IG. *Kolonizacija aktinomicetami razlichnykh rodov prikornevoj zony rastenij* [Colonization by actinomycetes of various genera of the root zone of plants]. *Microbiology*. 2006;75(2):271–276. Russian.
22. Shanmuganathan K, Yasin J, Jayaprakasam M. Antibiotics in agriculture. *Agriculture Today*. 2001;6:40–41.
23. Sysuev VA, Shirokikh IG, Merzaeva OV. Biological efficiency of *Streptomyces hygroscopicus* A-4 against phytopathogenic fungus *Fusarium avenaceum* 7/2 in the rhizosphere. *Journal of Fungal Research*. 2008;6(2):83–87.
24. Nimnoi P, Pongsilp N, Lumyong S. Endophytic actinomycetes isolated from *Aquilaria crassna* Pierre ex Lec and screening of plant growth promoters production *World Journal of Microbiology and Biotechnology*. 2010;26:193–203.
25. Zinniel DK, Lambrecht P, Harris NB, Feng Z, Kuczmariski D, Higley P, Ishimaru CA, Arunakumari A, Barletta RG, Vidaver AK. Isolation and characterization of endophytic colonizing bacteria from agronomic crops and prairie plants. *Applied and environmental microbiology*. 2002;68:2198–2208.
26. Merzaeva OV, Shirokikh IG. *Obrazovanie auksinov jendofitnymi aktinobakterijami ozimoj rzhi* [Formation of auxins by endophytic actinobacteria of winter rye]. *Applied biochemistry and microbiology*. 2010;45(1):51–57. Russian.
27. Aly MM, El-Sayed H, El-Sayed A, Jastaniah SD. Synergistic Effect between *Azotobacter vinelandii* and *Streptomyces* sp. Isolated From Saline Soil on 246 Seed Germination and Growth of Wheat Plant. *Journal of American Science*. 2012;8(5):667–676.
28. Tokala RK, Strap JL, Jung CM, Crawford DL, Salove MH, Deobald LA, Bailey JF, Morra MJ. Novel plant-microbe rhizosphere interaction involving *Streptomyces lydicus* WYEC108 and the pea plant (*Pisum sativum*). *Applied and environmental microbiology*. 2002;68:2161–2171.
29. Haferburg G, Groth I, Möllmann U, Kothe E, Sattler I. Arousing sleeping genes: shifts in secondary metabolism of metal tolerant actinobacteria under conditions of heavy metal stress. *Biometals*. 2009;22:225–234.
30. Solovyova ES, Shirokikh IG. *Osobennosti rosta izoljatov streptomycetov v prisutstvii tjazhelyh metallov* [Features of growth of streptomycetes isolates in the presence of heavy metals]. In: *Factors of plant and microorganism resistance in extreme natural conditions and technogenic environment. Materials of the All-Russian Scientific Conference with international. with the participation of the school of young scientists*. Irkutsk: Publishing House of the V. B. Sochava Institute of Geography SB RAS; 2016. p. 226–227. Russian.
31. Tikhonovich IA, Provorov NA. *Simbiozy rastenij i mikroorganizmov: molekularnaja genetika agrosistem budushhego* [Symbioses of plants and microorganisms: molecular genetics of agricultural systems of the future]. Saint Petersburg: Publishing House of Saint Petersburg University; 2009. 210 p. Russian.
32. Muratova AYU, Bondarenko AD, Panchenko LV, Turkovskaya OV. *Ispol'zovanie kompleksnoj fitoremediacii dlja ochistki pochvy, zagriznenoj nefteshlamom* [The use of complex phytoremediation for cleaning soil contaminated with oil sludge]. *Biotechnology*. 2010;1:77–84. Russian.
33. Al-Ghazawi Z, Saadoun I, Al-Shak ah A. Selection of bacteria and plant seeds for potential use in the remediation of diesel contaminated soils. *Journal of Basic Microbiology*. 2005;45(4):251–256.

34. Khabibullina FM. *Pochvennaja mikrobiota estestvennyh i antropogenno narushennyh jekosistem severo-vostoka Evropejskoj chasti Rossii* [Soil mycobiota of natural and anthropogenic disturbed ecosystems of the North-east of the European part of Russia] [PhD dissertation]. Syktyvkar: [publisher unknown]; 2009. 40 p. Russian.
35. Galchenko SV, Mazhaysky YuA. *Fitomelioracija kak sposob detoksikacii zagrjaznennyh tjazhelymi metallami gorodov* [Phytomelioration as a method of detoxification of cities polluted with heavy metals]. *Melioration and environment*. Moscow: All-Russian Research Institute of Hydraulic Engineering and Melioration; 2004. Volume 2. p. 3–6. Russian.
36. Ekman S, Campbell EL, Meeks JC, Flores EA. *Nostoc punctiforme* sugar transporter necessary to establish a cyanobacterium-plant symbiosis. *Plant Physiology*. 2013;161(4):1984–1992.
37. Turkovskaya OV, Muratova AYU. *Biodegradacija organicheskikh polljutantov v kornevoj zone rastenij* [Biodegradation of organic pollutants in the root zone of plants]. *Molecular foundations of the relationship of associative microorganisms with plants*. Moscow: Nauka; 2005. p. 180–208. Russian.
38. Abdrakhmanova LR, Grigoriadi AS, Bakaeva MD, Kireeva NA. *Soobshhestvo mikroskopicheskikh gribov v jekotoksikologicheskoj ocenke fitoremediacii neftezagrjaznennyh pochv* [Community of microscopic fungi in ecotoxicological assessment of phytoremediation of oil-contaminated soils]. In: *Environment and management of natural resources: Abstracts of reports of the 2nd International Conference*, Tyumen. Tyumen: [publisher unknown]; 2011. p. 143–145. Russian.
39. Stepanok VV, Yudkin LYU, Rabinovich RM. *Vlijanie bakterizacii semjan associativnymi diazotrofami na postuplenie svinca i kadmija v rastenija jachmenja* [The effect of bacterization of seeds by associative diazotrophs on the intake of lead and cadmium in barley plants]. *Agrochemistry*. 2003;5:69–80. Russian.
40. Sizova OI, Lyubun EV, Kochetkov VV, Validov SZ, Boronin AM. *Vlijanie prirodnyh i geneticheski modificirovannyh rizosfernyh bakterij Pseudomonas aureofaciens na nakoplenie mysh'jaka rastenijami* [Influence of natural and genetically modified rhizosphere bacteria *Pseudomonas aureofaciens* on arsenic accumulation by plants]. *Biochimia and microbiologia*. 2004;40(1):78–82. Russian.

Статья поступила в редакцию 29.12.2022.  
Received by editorial board 29.12.2022.