

Экология

УДК 579

DOI: 10.31857/S250026272006006X

**ВЛИЯНИЕ ИНОКУЛЯЦИИ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ ЭНДОФИТОМ
Cylindrocarpon magnusianum НА ПОКАЗАТЕЛИ РАСТЕНИЙ ПРИ ВОЗДЕЙСТВИИ
СОЛЕЙ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ ***

**И.Л. Бухарина, доктор биологических наук,
Н.А. Исламова, аспирант, М.А. Лебедева**

*Удмуртский государственный университет,
426034, Ижевск, ул. Университетская, 1
E-mail: buharin@udmlink.ru*

*Изучено влияние инокуляции эндотрофным микромицетом *Cylindrocarpon magnusianum* на физиолого-биохимические показатели тестовых растений томата при действии солей тяжелых металлов. Схема экспериментов включала инокуляцию культурой гриба (контрольная популяция) и популяциями этого гриба, предварительно адаптированными к действию стрессового фактора. Затем инокулированные растения выращивали в контрольных условиях и на субстратах с внесением разных концентраций солей цинка, меди, свинца и хрома. Стимулирующего эффекта, повышающего устойчивость растений к действию солей тяжелых металлов, при инокуляции растений контрольной популяцией гриба *C. magnusianum* не выявлено. При использовании небиогенных химических элементов адаптивные реакции растений, связанные с содержанием фотосинтетических пигментов в листьях и формированием биомассы растений, значительно проявились при инокуляции растений адаптированными популяциями гриба *C. magnusianum* и при дальнейшем культивировании растений на субстратах с внесением солей хрома и свинца. При этих условиях отмечено более интенсивное развитие грибной инфекции в корнях растений в отличие от использования контрольной популяции гриба, что свидетельствует о наиболее эффективном партнерстве гриба *C. magnusianum* и корневой системы растений в условиях экстремальных для жизнедеятельности растений.*

**THE EFFECT OF INOCULATION OF THE ROOT SYSTEM
OF PLANTS WITH ENDOPHYTE *Cylindrocarpon magnusianum*
ON PLANT PERFORMANCE WHEN EXPOSED
TO HEAVY METAL SALTS**

Bukharina I.L., Islamova N.A., Lebedeva M.A.

*Udmurt State University,
426034, Izhevsk, ul. Universitetskaya, 1
E-mail: buharin@udmlink.ru*

*The effect of inoculation with endotrophic micromycete *Cylindrocarpon magnusianum* on the physiological and biochemical parameters of test tomato plants under the action of heavy metal salts (TM) was studied. The experimental scheme included inoculation of a mushroom culture (control population) and populations of this mushroom, previously adapted to the action of a stress factor. Then inoculated plants were grown under control conditions and on substrates with different concentrations of heavy metal salts (zinc, copper, lead and chromium). A stimulating effect that increases the resistance of plants to the action of TM salts was not detected during inoculation of plants by the control population of the fungus *C. magnusianum*. When using non-biogenic chemical elements, adaptive plant reactions associated with the content of photosynthetic pigments in leaves and the formation of plant biomass were significantly manifested during inoculation of plants by adapted populations of the fungus *C. magnusianum* and during further cultivation of plants on substrates with the addition of chromium and lead salts. Under these conditions, a more intensive development of fungal infection in plant roots was observed, in contrast to the use of a control population of the fungus. These facts indicate the most effective partnership of the fungus *C. magnusianum* and the root system of plants in conditions that are extreme for plant life.*

Ключевые слова: *Cylindrocarpon magnusianum*, микромицеты, тяжелые металлы, инокуляция, биохимические показатели

Key words: *Cylindrocarpon magnusianum*, fungi, heavy metals, inoculation, biochemical indices

В настоящее время в научном сообществе повысился интерес к изучению роли консортивных связей растений с корневыми микромицетами. Определенные успехи достигнуты в изучении роли эндомикоризы и ее самой распространенной формы – арбускулярной микоризы (АМ), которая характерна для большинства современных филогенетических групп растений и представлена во всех биоммах земного шара [1]. Она формируется грибами, принадлежащими подотделу *Glomeromycotina* отдела *Mycoromycota* [2]. Но использование АМГ в растениеводстве ограничено, что является следствием их облигатной симбиотрофии [3]. В

связи с этим важно изучить роль других групп корневых микромицетов – эндофитов и их отдельных представителей в формировании механизмов устойчивости у высших растений.

Исторически были выделены две группы эндофитов (*Clavicipitaceus* (C) и *Nonclavicipitaceus* (NC)) на основе филогении и признаков жизненного цикла [4, 5]. В целом эта разнородная группа грибов может оказывать сильное воздействие на растительные сообщества посредством обеспечения устойчивости растений к абиотическому и биотическому стрессу. Особый интерес представляют исследования роли эндофитов

*Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ «Аспирант» №19-316-90003.

в формировании металлрезистентности растений, включая сельскохозяйственные культуры [4-8], причем в отношении особо опасных для растений химических элементов [9-13]. Ряд работ направлен на изучение возможности применения микромицетов в качестве гербицидов [14-17].

Один из перспективных микромицетов – эндофит *Cylindrocarpon magnusianum* Wollenw. [18-22]. Его метаболиты могут быть использованы в борьбе с нематодами [19], он способен расти в условиях высокого содержания нефтепродуктов в почве [18, 19]. В серии авторских экспериментов, проведенных с *C. magnusianum*, установлено, что культура этого гриба способна выдерживать действие высокого осмотического давления, сохраняя рост культурального мицелия. Опыты с инокулированными данным грибом растениями показали возможность его использования в качестве агента повышения солеустойчивости и термостойкости растений [20-22].

Целью нашей работы было изучение влияния инокуляции культурой гриба *C. magnusianum* на формирование адаптивных реакций растений к действию солей тяжелых металлов в субстрате (на примере тестовой культуры томата *Solanum lycopersicum*).

Методика. Культура *C. magnusianum* выделена из корневой системы древесных растений (*Acer negundo* L. хорошего жизненного состояния), длительно произрастающих в условиях городских почв с высоким содержанием солей тяжелых металлов (примагистральные посадки, санитарно-защитная зона предприятия «Ижсталь» г. Ижевска, Удмуртия). Гриб культивировали на питательной среде вне корневой системы растений. Его видовая принадлежность установлена методами микроскопирования и молекулярного анализа ДНК в лаборатории Лейбницкого института овощных и декоративных культур (г. Берлин) [23].

Согласно схеме эксперимента готовили популяции гриба, адаптированные к субстратам с разными концентрациями солей тяжелых металлов (мг/л):

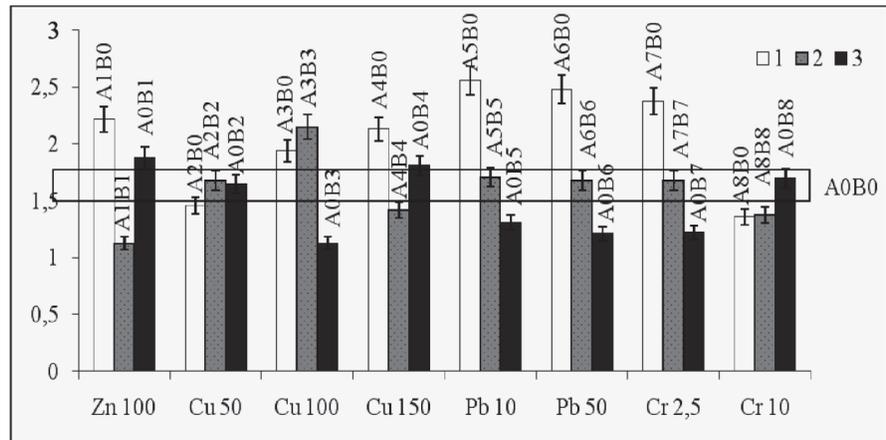


Рис. 1. Содержание хлорофилла а в листьях инокулированных растений томата при разных концентрациях тяжелых металлов в субстрате: 1, 2 – популяция гриба (A1 – Zn₁₀₀, A2 – Cu₅₀, A3 – Cu₁₀₀, A4 – Cu₁₅₀, A5 – Pb₁₀, A6 – Pb₅₀, A7 – Cr_{2,5}, A8 – Cr₁₀) + субстрат соответственно без тяжелых металлов (B) и с солями тяжелых металлов, мг/л (B1 – Zn₁₀₀, B2 – Cu₅₀, B3 – Cu₁₀₀, B4 – Cu₁₅₀, B5 – Pb₁₀, B6 – Pb₅₀, B7 – Cr_{2,5}, B8 – Cr₁₀); 3 – контрольная популяция (A0) + субстрат с солями тяжелых металлов B1-B8, мг/л; A0B0 – контрольная популяция гриба на субстрате без тяжелых металлов (прямоугольником обозначен доверительный интервал средних значений показателя для этого варианта).

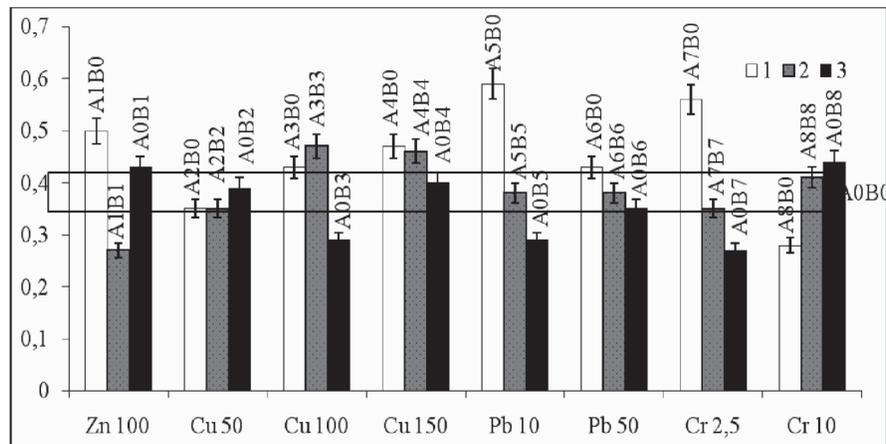


Рис. 2. Содержание хлорофилла b в листьях инокулированных растений томата в условиях разных концентраций тяжелых металлов в субстрате. Условные обозначения см. подпись к рис. 1.

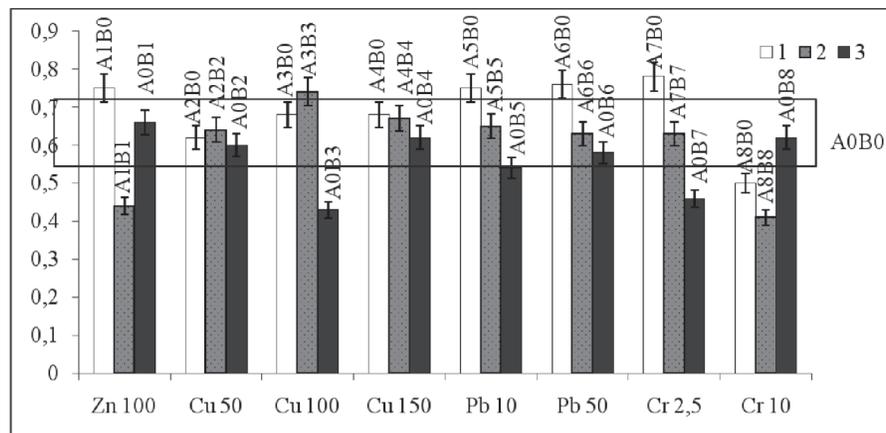


Рис. 3. Содержание каротиноидов в листьях инокулированных растений томата в условиях разных концентраций тяжелых металлов в субстрате. Условные обозначения см. подпись к рис. 1.

Биологические показатели инокулированных растений томата в условиях эксперимента

Вариант: популяция (А)/ субстрат (В)	Показатель					Развитие грибной ин- фекции	
	биомасса, г		содержание сухого вещества, %		содержание нитратов, мг/100г	частота встречае- мости, %	интенсив- ность, %
	надземная часть	корни	надземная часть	корни			
Контроль/Zn ₁₀₀	29,37±2,23*	4,70±0,28	12,83±0,67	7,85±0,33↓	3890,43±159,98	86,7	4,3
Контроль/ Cu ₅₀	25,54±0,80↓**	3,81±0,24	13,01±1,99	5,32±1,96↓	4327,69±144,6 ↑	80	4
Контроль/ Cu ₁₀₀	24,31±1,86	4,40±0,30	12,64±0,02	13,79±3,80↑	5326,66±110,4↑	86,7	4,3
Контроль/ Cu ₁₅₀	27,60±0,70	3,63±0,24	12,14±0,89	13,29±1,13↑	4308,72±298,07	53,6	2,7
Контроль/Pb ₁₀	24,51±1,28	3,88±0,35	8,85±0,50↓	10,58±2,01	4321,20±258,40	93,3	4,7
Контроль/Pb ₅₀	28,81±0,39	3,81±0,07	10,02±0,86↓	8,75±1,38	5014,62±466,07	93,3	4,7
Контроль/ Cr _{2,5}	26,87±0,35	3,30±0,14↓	11,74±1,87	8,89±1,79	4415,13±331,23	40	2
Контроль/ Cr ₁₀	25,58±0,45↓	4,72±0,28	11,59±0,98	7,75±0,18↓	3213,16±96,82↓	40	2
Zn ₁₀₀ / Контроль	25,58±0,73↓	3,84±0,12	14,92±2,32	9,35±1,41	3476,33±325,75	60	3
Zn ₁₀₀ / Zn ₁₀₀	27,80±0,64	4,72±0,45	14,95±1,23	11,19±2,20	3585,72±606,07	33,3	1,7
Cu ₅₀ / Контроль	23,96±1,63	2,16±0,18 ↓	10,99±1,14	14,78±2,82	3365,41±72,51	100	5
Cu ₅₀ / Cu ₅₀	29,68±1,05	2,13±0,23	14,10±1,64	15,22±2,97	4638,21±346,8↑	66,7	3,3
Cu ₁₀₀ /Контроль	19,82±0,40↓	2,30±0,15↓	10,91±1,64	13,17±2,43	4837,86±206,82	93,3	4,7
Cu ₁₀₀ /Cu ₁₀₀	35,29±0,25↑	2,39±0,69	12,67±0,82	12,68±2,45	3534,60±99,78	100	5
Cu ₁₅₀ / Контроль	27,99±0,81	1,93±0,04↓	9,44±1,79	16,10±3,80	3058,14±25,50↓	86,7	4,3
Cu ₁₅₀ / Cu ₁₅₀	24,16±1,12	2,23±0,18	12,26±1,21	13,25±2,73	4487,60±103,3↑	86,7	4,3
Pb ₁₀ / Контроль	32,66±2,01	2,98±0,15 ↓	13,67±1,92	10,24±0,65	3356,96±241,51	73,3	3,4
Pb ₁₀ /Pb ₁₀	26,30±0,87	2,36±0,22	11,41±1,09	11,71±1,01	4488,58±102,6↑	66,7	3,3
Pb ₅₀ / Контроль	21,88±1,31↓	1,55±0,10↓	12,39±1,36	10,98±1,16	3986,02±82,59	86,7	4,3
Pb ₅₀ /Pb ₅₀	28,16±1,30	2,49±0,36	12,92±1,16	10,01±1,17	4229,96±177,36	86,7	4,3
Cr _{2,5} /Контроль	21,59±2,04↓	1,92±0,08↓	12,24±0,26	11,38±1,85	4384,27±195,22	73,3	3,4
Cr _{2,5} /Cr _{2,5}	29,54±0,09↑	2,50±0,01↑	13,16±0,61	9,52±1,49	4161,79±494,02	73,3	3,4
Cr ₁₀ /Контроль	16,36±0,94↓	1,56±0,15↓	13,12±1,98	14,17±2,00	5188,76±622,04	80	4
Cr ₁₀ /Cr ₁₀	27,30±0,26↑	2,06±0,22	14,23±2,73	11,90±1,12	3583,89±471,03	80	4
Контроль/Контроль	29,30±0,70	5,44±0,63	15,33±2,02	9,46±0,15	3693,55±87,76	60	3

* Среднее значение показателя ± стандартное отклонение.
 ** Достоверное отличие от контроля: увеличение ↑ или уменьшение ↓ показателя (p < 0,05).
Примечание. Контроль – исходная, неадаптированная к тяжелым металлам популяция (соответствует А0 на рис. 1-3) и субстрат без металлов (соответствует В0 на рис. 1-3). А – адаптированные популяции гриба, выращенные на агаровых субстратах с разными концентрациями солей тяжелых металлов (мг/л) (соответствует А1-А8 на рис. 1-3); В – субстраты с разным содержанием солей тяжелых металлов (мг/л) (соответствует В1- В8 на рис. 1-3).

А0 – контрольный, А1 – на субстрате с Zn₁₀₀; А2 – Cu₅₀; А3 – Cu₁₀₀; А4 – Cu₁₅₀; А5 – Pb₁₀; А6 – Pb₅₀; А7 – Cr_{2,5}; А8 – Cr₁₀. Мицелиальные диски культуры гриба (∅ ≈ 5 мм) переносили на пентозо-декстрозную агаризированную среду (PDA medium) с внесенными, согласно расчетным концентрациям, солями тяжелых металлов и инокулировали в течение 2 недель в климатической камере «BinderKBWF720» при температуре 25 °С. Затем готовили суспензионные культуры этих популяций (содержание спор – 3 млн шт./мл; фрагментов мицелия – 200 шт./мл) и проводили инокуляцию растений методом полива семян в период пикировки. Для приготовления суспензионных культур гриба в стерильный картофельный бульон с декстрозой (Potato Dextrose Broth) вносили мицелиальные диски адаптированных популяций гриба и инокулировали в течение 10 дней в термо-шейкере-инкубаторе (температура – 5-27 °С, вращение – 60 мин⁻¹) [24].

Опыт включал следующие варианты: 1 – инокулированные томаты (инокуляция контрольным изолятом

А0) выращивали на субстратах с разным содержанием солей тяжелых металлов (мг/л): В0 – контрольный, без тяжелых металлов; В1 – Zn₁₀₀; В2 – Cu₅₀; В3 – Cu₁₀₀; В4 – Cu₁₅₀; В5 – Pb₁₀; В6 – Pb₅₀; В7 – Cr_{2,5}; В8 – Cr₁₀; 2 – томаты, инокулированные популяциями грибов, адаптированными к тяжелым металлам (А1–А8), выращивали на субстратах без солей (В0) и с внесением солей тяжелых металлов (В1–В8). Повторность вариантов опыта – 4-кратная. Субстрат представлял собой смесь торфа низкой зольности и песка 1:2. Растения выращивали в климатической камере «BinderKBWF720» при соблюдении оптимальных условий культуры томата (влажность субстрата – 75%, освещенность – 20000 лк (16 ч/сут), температура воздуха днем – 23 °С, ночью – 19 °С). Использовали карликовый сорт томата Балконное чудо. Растения выращивали в течение 4 месяцев до начала плодоношения. Экспериментальные исследования проведены в течение 2017-2019 гг. в научной лаборатории «Экологические биотехнологии» Удмуртского государственного университета. По завершении экспе-

римента развитие грибов эндофитов в корнях оценивали методом световой микроскопии [25].

Оценку устойчивости растений проводили на основе содержания нитратов в листьях – ионометрическим методом (ГОСТ 29270-95); биомассы и процентного содержания сухого вещества в надземной части и корневой системе растений – весовым методом (ГОСТ 28561-90); фотосинтетических пигментов в листьях среднего яруса (хлорофиллы *a* и *b*, каротиноиды) – спектрофотометрическим методом в ацетоновых экстрактах (поглощение 662, 644 и 440,5 нм соответственно), расчет концентрации пигментов – по уравнениям Холма-Веттштейна. Математическая обработка материала осуществлена с применением статистического пакета «Statistica 6.0» методами описательной статистики. Достоверные различия установлены при $p < 0,05$.

Результаты и обсуждение. Во всех вариантах с внесением цинка содержание пигментов в листьях растений имело общие закономерности: инокуляция растений контрольной популяцией (A0) при выращивании на субстрате с цинком не влияла на содержание фотосинтетических пигментов (рис. 1-3). Инокуляция растений адаптированными популяциями при выращивании на контрольном субстрате (B0) вызвала достоверное увеличение содержания хлорофиллов *a* и *b*, каротиноидов, в то время как при выращивании на субстрате с цинком содержание пигментов снижалось почти в два раза. Кроме того инокуляция контрольной популяцией при выращивании растений на субстрате с цинком привела к достоверному снижению содержания сухого вещества в корневой системе растений (табл.). Инокуляция адаптированными популяциями гриба вызвала достоверное снижение надземной биомассы растений (при выращивании на контрольном субстрате) и не повлияла на изучаемые параметры растений при культивировании на субстрате с внесением цинка.

Отмечены высокие показатели развития грибной инфекции *S. magnusianum* в корневой системе растений в варианте контрольная популяция/ Zn_{100} (табл.); при использовании адаптированных популяций грибная инфекция была менее развита, особенно в варианте Zn_{100}/Zn_{100} .

В вариантах с Cu_{100} содержание хлорофиллов *a* и *b* возросло при использовании адаптированных популяций, в то время как инокуляция контрольной популяцией привела к достоверному резкому снижению содержания пигментов. В условиях максимального содержания меди (Cu_{150}) не выявлено изменений в содержании каротиноидов, но использование адаптированных популяций увеличило содержание хлорофиллов.

Инокуляция растений контрольной популяцией гриба привела к росту содержания нитратов в листьях в вариантах субстратов Cu_{50} и Cu_{100} , а также к увеличению процентного содержания сухого вещества в корневой системе растений в вариантах Cu_{100} и Cu_{150} . Это согласуется с данными о влиянии инокуляции на растения при воздействии тяжелых металлов, что связано с изменением архитектуры корневой системы и накоплением общего азота [9]. Использование адаптированных популяций гриба при культивировании инокулированных растений на контрольном субстрате способствовало снижению биомассы корневой системы, а в варианте Cu_{150} – и содержания нитратов в листьях. При инокуляции адаптированными популяциями гриба на субстратах с Cu_{50} и Cu_{150} отмечен достоверный рост со-

держания нитратов в листьях, а при Cu_{100} – увеличение надземной биомассы растений. Наиболее интенсивно грибная инфекция формировалась при использовании адаптированных популяций Cu_{100} и Cu_{150} . Максимальное развитие грибной инфекции отмечено в варианте Cu_{100}/Cu_{100} .

Следует отметить использование небιοгенных химических элементов (хрома и свинца). При инокуляции растений контрольной популяцией гриба и при культивировании на субстрате Pb_{10} наблюдали достоверное снижение хлорофиллов *a* и *b*, на субстрате Pb_{50} – хлорофилла *a*, при этом достоверного уменьшения содержания каротиноидов не было. Использование адаптированных популяций гриба при выращивании растений на B0 вызвало увеличение содержания всех изучаемых пигментов, а при выращивании на субстратах с внесением солей свинца достоверных изменений по сравнению с контролем не выявлено.

Инокуляция растений контрольной популяцией гриба достоверно снизила процентное содержание сухого вещества в надземной части растений. При использовании адаптированных популяций и на контрольном субстрате отмечено снижение биомассы корневой системы растений, а на субстратах с Pb_{10} и Pb_{50} биомасса и содержание сухого вещества достоверно не изменились, но при этом отмечен рост содержания нитратов в листьях. Во всех вариантах со свинцом грибная инфекция в корневой системе растений имела высокие показатели развития, наибольшие – в вариантах контроль/ Pb_{10} , Pb_{50} и Pb_{10} , Pb_{50} /контроль.

В вариантах с хромом инокуляция растений контрольной популяцией при культивировании в субстрате с $Cr_{2,5}$ привела к достоверному снижению содержания пигментов в листьях, в субстрате с Cr_{10} подобное не отмечено. Инокуляция растений адаптированными популяциями гриба при их культивировании на контрольных субстратах различалась: при $Cr_{2,5}$ вызвала достоверный рост содержания фотосинтетических пигментов, при Cr_{10} – достоверное снижение их содержания. При культивировании растений на субстратах с $Cr_{2,5}$ достоверных изменений не выявлено, лишь при внесении Cr_{10} содержание хлорофилла *a* и каротиноидов снизилось при отсутствии достоверных различий с контролем в содержании хлорофилла *b*.

При инокуляции растений контрольной популяцией гриба и культивировании на субстрате с Cr_{10} показатели надземной биомассы, процентного содержания сухого вещества в корневой системе растений и нитратов в листьях уменьшились. Следует отметить инокуляцию растений адаптированными популяциями гриба: при культивировании на контрольных субстратах показатели биомассы надземной части и корневой системы растений снизились, но при культивировании на субстратах с хромом отмечен рост биомассы растений. В вариантах с хромом использование адаптированных популяций гриба привело к наиболее высоким показателям развития грибной инфекции в корне растений, максимальным – при наиболее высоком содержании хрома в субстрате (вариант Cr_{10}/Cr_{10}).

Результаты этих исследований с использованием небιοгенных, опасных для жизнедеятельности растений химических элементов, согласуются с данными наших работ, проведенных ранее [20-22], и научных публикаций других ученых о своеобразной форме партнерства эндотрофных грибов с корневой системой растений [9-11, 23]: защитное действие грибов наиболее эффективно проявляется в условиях, неблагоприятных для жиз-

недеятельности растений. Наиболее чувствительным показателем растений на эффект инокуляции оказалось содержание хлорофиллов *a* и *b*. Инокуляция контрольной популяцией гриба не способствовала формированию адаптивных реакций у растений, что выразилось в снижении содержания фотосинтетических пигментов и ряда других исследуемых показателей растений при их культивировании на субстратах с солями тяжелых металлов.

Инокуляция растений адаптированными популяциями имела положительный эффект для вариантов Cu₁₀₀ и Cu₁₅₀, причем при выращивании как на контрольном, так и на субстратах с медью; для Zn₁₀₀ – лишь при культивировании растений на контрольном субстрате.

В вариантах с небактериальными элементами адаптивные реакции растений наиболее значимо проявились при инокуляции растений адаптированными популяциями гриба и при дальнейшем культивировании растений на субстратах с солями хрома и свинца. Этот факт может свидетельствовать о наиболее эффективном партнерстве гриба *C. magnusianum* и растений в условиях стресса.

Грибная инфекция в корнях растений во всех вариантах была довольно хорошо развита. Использование для инокуляции растений адаптированных к действию солей хрома изолятов *C. magnusianum* при дальнейшем их культивировании на субстратах с солями хрома стимулировало развитие грибной инфекции в корне растений.

Литература

1. Wilkinson D.M. *At cross purposes* // *Nature*. – 2001. – N 412 (6846). – P. 485. doi:10.1038/35087676.
2. Юрков А.П., Крюков А.А., Горбунова А.О., Кожемяков А.П., Степанова Г.В., Мачс Э.М., Радионов А.В., Шишова М.Ф. Молекулярно-генетическая идентификация грибов арбускулярной микоризы. // *Экологическая генетика*. – 2018. – N 16 (2). – С. 11-23. doi: 10.17816/ecogen16211-23.
3. Ijdo M., Cranenbrouck S., Declerck S. *Methods for large-scale production of AM fungi: past, present and future* // *Mycorrhiza*. – 2011. – N 21. – P. 1-16. doi: 10.12691/ijebb-4-1-1.
4. Rodriguez R.J., White J.F., Arnold A.E., Redman R.S. *Fungal endophytes: diversity and functional roles* // *New Phytologist*. – 2009. – N 182. – P. 314-330. doi:10.1111/j.1469-8137.2009.02773.x.
5. El-Samad H.M., El-Hakeem K. N.S. *Strategy Role of Mycorrhiza Inoculation on Osmotic Pressure, Chemical Constituents and Growth Yield of Maize Plant Grown under Drought Stress* // *American Journal of Plant Sciences*. – 2019. – V. 10 – N 6. – P. 1102-1120. DOI: 10.4236/ajps.2019.106080.
6. Bilal S., Shahzad R., Imran M., Jan R., Min K., Lee I.-J. *Synergistic association of endophytic fungi enhances Glycine max L. resilience to combined abiotic stresses: Heavy metals, high temperature and drought stress* // *Industrial Crops & Products*. 143 (2020). 111931. – P. 1-10. https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2019.111931.
7. Surbhi Dabral S., Yashaswee, Varma A., Choudhary D.K., Bahuguna R.N., Nath M. *Biopriming with Piriformospora indica ameliorates cadmium stress in rice by lowering oxidative stress and cell death in root cells* // *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 186 (2019). 109741 – P. 1-12. https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2019.109741.
8. Ikram M., Ali I.N., Jan G., Jan F.G., Rahman I.U., Iqbal A., Hamayun M. *IAA producing fungal endophyte Penicillium roqueforti Thom., enhances stress tolerance and nutrients uptake in wheat plants grown on heavy metal contaminated soils* // *Plos one*. November 29, 2018. P. 2-22. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0208150.
9. Hou L., Yu J., Zhao L., He X. *Dark Septate Endophytes Improve the Growth and the Tolerance of Medicago sativa and Ammopiptanthus mongolicus Under Cadmium Stress* // *Frontiers in Microbiology*. – 2020. – V. 10. – P. 1-17. doi: 10.3389/fmicb.2019.03061.
10. Bilal S., Shahzad R., Khan A.L., Al-Harrasi A., Kim C.K., Lee I.-J. *Phytohormones enabled endophytic Penicillium funiculosum LHL06 protects Glycine max L. from synergistic toxicity of heavy metals by hormonal and stress-responsive proteins modulation* // *Journal of Hazardous Materials*. – 2019. – V. 379. 120824. https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2019.120824.
11. Li X., Zhang X., Wang X., Yang X., Cui Z. *Bioaugmentation-assisted phytoremediation of lead and salinity co-contaminated soil by Suaeda salsa and Trichoderma asperellum* // *Chemosphere*. – 224 (2019). 716e725. – V. 379. – P. 716-725. https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2019.02.184.
12. Sharma V.K., Li X., Wu G., Bai W., Parmar S., White Jr J.F., Li H. *Endophytic community of Pb-Zn hyperaccumulator Arabis alpina and its role in host plants metal tolerance* // *Plant Soil*. – 2019. – 437:397–411. https://doi.org/10.1007/s11104-019-03988-0.
13. Ali A., Bilal S., Khan A.L., Mabood F., Al-Harrasi A., Lee I.-J. *Endophytic Aureobasidium pullulans BSS6 assisted developments in phytoremediation potentials of Cucumis sativus under Cd and Pb stress* // *Journal of plant interactions*. – 2019. – V. 14, – N 1. – P. 303-313. https://doi.org/10.1080/17429145.2019.1633428.
14. Boyette C.D., Hoagland R.E., Stetina K.C. *Efficacy Improvement of a Bioherbicidal Fungus Using a Formulation-Based Approach* // *American Journal of Plant Sciences*. – 2016. – V. 7– N 16. – P. 2349-2358. DOI: 10.4236/ajps.2016.716206.
15. Boyette C. D., Hoagland R. E., Stetina K. C. *Hot Water Treatment Enhances the Bioherbicidal Efficacy of a Fungus* // *American Journal of Plant Sciences*. – 2018. – V. 9. – N 10. – P. 2063-2076. DOI: 10.4236/ajps.2018.910150.
16. Meepagala K.M., Clausen B.M., Johnson R.D., Wedge D.E., Duke S.O. *A Phytotoxic and Antifungal Metabolite (Pyrichalasin H) from a Fungus Infecting Brachiaria eruciformis (Signal Grass)* // *Journal of Agricultural Chemistry and Environment*. – 2019. – V. 8. – N 3. – P. 115-128. DOI: 10.4236/jacen.2019.83010.
17. Sobowale A.A. *Probable Effects of Dual Inoculation of Maize (Zea mays) Stem with Fusarium verticillioides and Certain Trichoderma Species on Fumonisin Content of Maize Seeds* // *American Journal of Plant Sciences*. – 2019. – V.10. – N 5. – P. 752-759. DOI: 10.4236/ajps.2019.105055.
18. Sogonov M.V., Velikanov L.L. *Soilmicrofungi from alpine and subnival ecosystems of the Northwestern Caucasus* // *Mikologiya i Fitopatologiya*. – 2004. – N 38 (3). – P. 50-58.
19. Amaral D.R., Oliveira D.F., Campos V.P., de Carvalho D.A., Nunes A.S. *Effect of plant and fungous metabolites on Meloidogyne exigua* // *Ciencia e Agrotecnologia*. – 2009. – N 33. – P. 1861-1865. doi: 10.1590/S1413-70542010000500021.
20. Бухарина И.Л., Исламова Н.А. *Исследование пределов устойчивости микроскопических грибов и формирование коллекции перспективных изолятов. Мат. годичное собрание общества физиологов рас-*

- тений России «Сигнальные системы растений: от рецептора до ответной реакции организма». – СбП., 2016. – С. 362-363.
21. Бухарина И.Л., Исламова Н.А., Жавад А.Ф., Лебедева М.А., Шашов Л.О. Влияние инокулята *Cylindrocarpum Magnusianum* на формирование адаптивных реакций растений к стрессовым факторам // *Аграрная Россия*. – 2019. – N 12. – С. 26-32.
22. Бухарина И.Л., Исламова Н.А., Жавад А.Ф., Абдуллах М.Р., Лебедева М.А., Шашов Л.О. Особенности формирования металлрезистентности при инокуляции томата микромицетом *Cylindrocarpum Magnusianum* // *Естественные и технические науки*. – 2019. – N 10 (136). – С. 105-112.
23. Bukharina I., Franken Ph., Kamasheva A., Vedernikov K., Islamova N. About the species composition of microscopic fungi in soils and woody plant roots in urban environment // *International Journal of Advanced Biotechnology and Research*. – 2016. – N 7(4). – P. 1386–1394. <http://www.bipublication.com>
24. Бухарина И.Л., Исламова Н.А. Патент на изобретение № 2722206 Способ приготовления и внесения грибного биопрепарата для повышения устойчивости растений, дата гос. регистрации в ГРИ РФ 28.05.2020.
25. Штарк О.Ю., Лабутова Н.М. Традиционные методы работы с арбускулярно-микоризными грибами. – СПб: ВНИИСХМ, 2014. – 44 с.

Поступила в редакцию 16.03.20

После доработки 10.04.20

Принята к публикации 10.05.20