

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего
образования
«Удмуртский государственный университет»

На правах рукописи



Исламова Надежда Александровна

ПРЕДЕЛЫ ТОЛЕРАНТНОСТИ *FUSARIUM EQUISETI* И *CYLINDROCARPON
MAGNUSIANUM* И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ИНОКУЛЯЦИИ РАСТЕНИЙ ПРИ
СОЗДАНИИ УСТОЙЧИВЫХ ИСКУССТВЕННЫХ ЭКОСИСТЕМ

1.5.15 – Экология (биологические науки)

Диссертация

на соискание ученой степени кандидата биологических наук

Научный руководитель:

доктор биологических наук, профессор

Бухарина Ирина Леонидовна

Ижевск – 2022

СОДЕРЖАНИЕ

| | |
|---|----|
| ВВЕДЕНИЕ..... | 4 |
| ГЛАВА 1 РОЛЬ КОНСОРТИВНЫХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ МЕЖДУ ВЫСШИМИ РАСТЕНИЯМИ И КОРНЕВЫМИ МИКРОМИЦЕТАМИ В АДАПТАЦИИ К УСЛОВИЯМ СРЕДЫ..... | 10 |
| 1.1 Особенности адаптивных реакций растений в условиях стресса..... | 10 |
| 1.2 Консортивные связи высших растений и грибов..... | 13 |
| 1.3 Влияние корневых эндофитов на устойчивость растений к засолению и загрязнению почв..... | 20 |
| 1.4 Объекты изучения консортивных связей высших растений и микровицетов..... | 27 |
| ГЛАВА 2 ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ..... | 33 |
| 2.1 Объекты исследований..... | 33 |
| 2.2 Условия и методы проведения исследований..... | 35 |
| ГЛАВА 3 ПРЕДЕЛЫ ТОЛЕРАНТНОСТИ МИКРОСКОПИЧЕСКИХ ГРИБОВ К ЗАСОЛЕНИЮ..... | 46 |
| 3.1 Исследование пределов толерантности микроскопических грибов к действию хлорида натрия..... | 46 |
| 3.2 Особенности металлорезистентности изучаемых видов микровицетов... | 53 |
| ГЛАВА 4 ПРИЕМ ИНОКУЛЯЦИИ И ФОРМИРОВАНИЕ АДАПТИВНЫХ РЕАКЦИЙ У РАСТЕНИЙ..... | 61 |
| 4.1 Влияние инокуляции микровицетами <i>Fusarium equiseti</i> и <i>Cylindrocarpon magnusianum</i> на устойчивость растений к действию хлорида натрия..... | 61 |
| 4.2 Влияние инокуляции микровицетами <i>Fusarium equiseti</i> и <i>Cylindrocarpon magnusianum</i> на устойчивость растений к тяжелым металлам..... | 69 |
| ГЛАВА 5 ИССЛЕДОВАНИЕ МЕХАНИЗМОВ МЕТАЛЛОРЕЗИСТЕНТНОСТИ МИКРОСКОПИЧЕСКИХ ГРИБОВ И ИНОКУЛИРОВАННЫХ ИМИ РАСТЕНИЙ..... | 99 |

| | |
|---|-----|
| 5.1 Динамика роста колоний <i>Fusarium equiseti</i> и <i>Cylindrocarpon magnusianum</i> и содержание малонового диальдегида в мицелии при культивировании на субстратах с внесением меди и хрома..... | 99 |
| 5.2 Эколого-биохимические особенности инокулированных растений при их выращивании на субстратах с внесением меди и хрома..... | 105 |
| ЗАКЛЮЧЕНИЕ..... | 118 |
| ВЫВОДЫ..... | 123 |
| СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ..... | 126 |
| ПРИЛОЖЕНИЯ..... | 145 |

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследования. Жизнедеятельность растений связана с микроорганизмами, в том числе симбиотическими микроскопическими грибами, обитающими в корнях растений (Железняков и др., 2020; Yan и др., 2019). Грибы влияют на способность растений более эффективно усваивать из почвы минеральные элементы, поддерживать жизнеспособность в условиях повышенных или низких температур, засоленности почв, а также проявлять устойчивость к патогенным организмам (Murphy и др., 2014; Rosier и др., 2016; Kumar, Dwivedi, 2019). В последние годы установлено, что в результате взаимодействия с корневыми микромицетами растения могут проявлять более широкие пределы устойчивости к внешним факторам, в том числе антропогенным. Культивирование растений, обладающих повышенной устойчивостью, важно для создания насаждений на техногенных территориях, в формировании санитарно-защитных зон промышленных предприятий, создании устойчивых искусственных экосистем (Титов, 2009; Ali и др., 2019). Однако наиболее изученные в этой области арбускулярно-микоризные грибы, формирующие эндомикоризу, имеют ряд особенностей, затрудняющих возможность их культивирования при разработке технологии микоризации в силу их облигатного симбиотрофизма. В этой связи перспективно изучение отдельных представителей группы корневых эндофитных микромицетов (Murphy и др., 2014), в том числе культивируемых вне корневой системы растений. Корневые эндофиты имеют широкий ареал распространения, морфологически разнообразны и способны противостоять стрессам окружающей среды. Культуры (изоляты) этих грибов, выделенные из загрязненных почв и корней растений, произрастающих в условиях длительного загрязнения, могут иметь широкие пределы толерантности к действию загрязняющих веществ, в том числе солей тяжелых металлов (Kumar, Dwivedi, 2019), что требует дополнительного изучения. В тоже время весьма актуально изучение влияния выделенных

штаммов и изолятов грибов на стрессоустойчивость растений, изучение инокуляции растений грибами как фактора адаптации к условиям среды.

Степень разработанности темы исследования. Изучение влияния абиотических и антропогенных факторов на процессы жизнедеятельности организма – одна из задач факториальной экологии. Ряд научных работ посвящен изучению влияния абиотических факторов на жизнедеятельность растений, в том числе состояние насаждений (Кузнецов, 2001; Костин, Ерофеева, 2010; Pareek, 2010). Однако недостаточно изученными остаются механизмы консортивных взаимодействий высших растений и микроскопических грибов в формировании устойчивости, в том числе в условиях техногенного загрязнения.

Автор опирался на труды отечественных ученых (Селиванов И.А., 1981; Неверова О.А., 2004; Гарибова Л.В., Лекомцева С.Н., 2005; Бухарина И.Л., 2009; Титов А.Ф., 2013; Штарк О.Ю., Лабутова Н.М., 2014; Литовка Ю.А., 2018; Васильева Е.Н. и др., 2019 и других) и зарубежных авторов, исследующих теоретические и практические вопросы влияния эндофитных грибов на жизнедеятельность и устойчивость растений (Andrade-Linares D.R. и др., 2012; Ikram M. и др., 2018; Domka A.M. и др., 2019; Bilal S. и др., 2020 и др.).

По литературным данным, представители группы корневых эндофитных микромицетов – *Fusarium equiseti* и *Cylindrocarpon magnusianum* – являются космополитами, встречаются в разных экологических условиях, в том числе на техногенно нарушенных территориях (Halleen и др., 2004; Macia-Vicente, 2009), и обладают партнерскими связями в формировании адаптивных реакций растений к стрессовым факторам, что актуально при разработке научных основ создания искусственных экосистем и управлении функционированием растений (Rydlova, Vosatka, 2003; Domka и др., 2019; Hou, 2020).

Цель работы: установить пределы толерантности *Fusarium equiseti* и *Cylindrocarpon magnusianum*, обосновать возможность использования их взаимодействия с растениями в формировании адаптивных реакций в условиях загрязнения почв.

В соответствии с поставленной целью решались следующие **задачи:**

1) изучить пределы толерантности микроскопических грибов, относящихся к родам *Fusarium*, *Cylindrocarpon*, *Arthopyrenia* и *Leptosphaeria*, к действию хлорида натрия в лабораторных условиях;

2) изучить пределы толерантности *F. equiseti* и *C. magnusianum* к действию тяжелых металлов в лабораторных условиях;

3) изучить влияние инокуляции растений культурами и адаптированными популяциями *F. equiseti* и *C. magnusianum* на их устойчивость к действию тяжелых металлов на примере анализа содержания фотосинтетических пигментов и биохимических показателей растений;

4) оценить степень развития грибной инфекции в корневой системе инокулированных растений;

5) обосновать возможность использования инокуляции растений *F. equiseti* и *C. magnusianum* для создания устойчивых экосистем.

Научная новизна исследования.

Впервые проведено исследование пределов толерантности микромицетов, относящихся к родам *Fusarium*, *Cylindrocarpon*, *Arthopyrenia* и *Leptosphaeria*, к действию хлорида натрия. Впервые исследовано влияние разных концентраций цинка, меди, хрома и свинца на рост колоний и содержание малонового диальдегида в мицелии *Fusarium equiseti* и *Cylindrocarpon magnusianum*. На примере тест-культуры томата показано влияние инокуляции культурами и специально подготовленными адаптированными популяциями *F. equiseti* и *C. magnusianum* на устойчивость растений к содержанию тяжелых металлов в субстрате.

Теоретическая и практическая значимость работы. Полученные результаты исследования дополняют имеющиеся и дают новые теоретические представления о металлорезистентности и солеустойчивости микромицетов, о роли консортивных связей высших растений и корневых микромицетов в формировании выносливости растений.

Разработана технология приготовления суспензии *F. equiseti* и *C. magnusianum* и инокуляции растений (патент на изобретение № 2722206 от

28.05.2020 «Способ приготовления и внесения грибного биопрепарата для повышения устойчивости растений», авторы Бухарина И.Л., Исламова Н.А.), которая позволяет обеспечить высокую частоту встречаемости грибной инфекции в корнях растений и, таким образом, оказывать влияние на физиологические и биохимические показатели инокулированных растений в условиях стресса.

Результаты исследований служат научной основой применения инокуляции для повышения устойчивости растений при создании искусственных экосистем. Материалы диссертационной работы внедрены в образовательный процесс Удмуртского государственного университета и используются при проведении лекционных, практических и лабораторных занятий по дисциплинам «Экология», «Основы биотехнологий в природообустройстве» для студентов, обучающихся по направлению подготовки «Природообустройство и водопользование».

Методы исследования. Основой диссертационной работы послужили результаты лабораторных экспериментов, проведенных автором в период 2015-2021 гг. в учебно-научной лаборатории «Экологические биотехнологии» ФГБОУ ВО «УдГУ». В ходе выполнения исследований использованы апробированные и общепринятые методы: культивирование микроорганизмов, молекулярно-генетический анализ, световая микроскопия, спектрофотометрия, морфометрия, биохимический анализ растений, математический статистический анализ.

Степень достоверности результатов. Достоверность результатов диссертационного исследования подтверждена четкой постановкой цели и задач, тщательным планированием экспериментов, использованием адекватных цели и задачам методов, корректным применением статистических методов обработки экспериментального материала.

Положения, выносимые на защиту:

1. Для корневых микромицетов характерны широкие пределы толерантности к действию солей хлорида натрия и тяжелых металлов.
2. Инокуляция растений культурами и особенно адаптированными к действию негативного фактора популяциями *Fusarium equiseti* и *Cylindrocarpon*

magnusianum влияет на ряд адаптивных реакций растений в условиях загрязнения почв тяжелыми металлами.

3. Технология инокуляции растений с использованием разработанного способа приготовления и внесения грибной суспензии обеспечивает высокие показатели развития полезной грибной инфекции в корневой системе растений.

4. Обоснована возможность применения инокуляции растений культурами и адаптированными к действию негативного фактора популяциями *Fusarium equiseti* и *Cylindrocarpon magnusianum* при создании устойчивых искусственных экосистем.

Личный вклад автора состоит в непосредственном участии в постановке цели и задач диссертационного исследования, выборе методик исследований, отборе образцов и проведении анализов растений, обобщении полученных результатов, формулировке основных научных положений, выносимых на защиту, в анализе результатов и формулировке выводов. Часть научных публикаций выполнена в соавторстве, доля участия автора диссертации в них составляет до 80%.

Апробация работы. Основные результаты исследований изложены на семинарах, научных сессиях и конференциях молодых ученых: Международная студенческая научно-практическая конференция в РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева (Москва, 2016); III Международная школа-конференция студентов, аспирантов и молодых ученых «Материалы и технологии XXI века» (Казань, 2018); IV Международная научная конференция «Экология и география растений и растительных сообществ» (Екатеринбург, 2018); всероссийских научно-практических конференциях: XII Всероссийский популяционный семинар памяти Н.В. Глотова «Проблемы популяционной биологии» (Йошкар-Ола, 2017); всероссийских научно-практических конференциях с международным участием: IX Съезд Общества физиологов растений России и Всероссийская научная конференция с международным участием «Физиология растений – основа создания растений будущего» (Казань, 2019), VI Всероссийская конференция с международным участием – ЭкоБиоТех (Уфа, 2019), VII Всероссийская

конференция с международным участием – ЭкоБиоТех (Уфа, 2021). Также исследования были поддержаны грантами РФФИ «Мой первый грант» № 16-34-00855 (2016-2018), «Аспиранты» № 19-316-90003 (2019-2022), и в конкурсе научно-исследовательских работ (грантов) молодых ученых, преподавателей и обучающихся УдГУ «Научный потенциал» в рамках реализации приоритетов развития УдГУ (вторая очередь).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 23 работы, в том числе 13 статей в журналах, включенных в Перечень рецензируемых научных изданий, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание ученой степени кандидата наук, на соискание ученой степени доктора наук (из них 1 статья в журнале, переводная версия которого индексируется Web of Science; 5 статей в журналах, индексируемых Scopus), 2 статьи в российских электронных научных журналах, 10 публикаций в сборниках материалов международных и всероссийских научных и научно-практических конференций.

Структура и объем диссертации: Диссертация изложена на 166 страницах, состоит из Введения, 5 глав, Заключения, Списка литературы, включающего 158 источников, из них 85 – на иностранном языке, и Приложения, изложенного на 21 странице. Работа содержит 32 рисунка и 67 таблиц, из них 36 – в приложении.

ГЛАВА 1 РОЛЬ КОНСОРТИВНЫХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ МЕЖДУ ВЫСШИМИ РАСТЕНИЯМИ И КОРНЕВЫМИ МИКРОМИЦЕТАМИ В АДАПТАЦИИ К УСЛОВИЯМ СРЕДЫ

1.1 Особенности адаптивных реакций растений в условиях стресса

Растения в процессе своей жизнедеятельности подвергаются различным неблагоприятным факторам: засухе, засолению, токсичности металлов, низкой или высокой температуре, действию патогенов, недостатку питательных веществ и т.д., вызывающим в них напряженное состояние – стресс (Загоскина, Назаренко, 2016; Saha, 2016). Стресс – это общая неспецифическая адаптационная реакция организма на действие любых неблагоприятных факторов (Пятыгин, 2008; Пахомова, 2018). Сами внешние факторы, вызывающие стресс, принято называть стрессорами (Чиркова, 1997).

В зависимости от вида, растения проявляют различные адаптивные реакции на действие неблагоприятных факторов. Одни виды имеют узкие пределы толерантности к факторам, выходящим за пределы оптимума, что значительно снижает их жизнеспособность в условиях стресса. Другие виды оказываются более устойчивыми и адаптируются к изменившимся условиям (Pareek, 2010) благодаря комплексу адаптивных реакций. В целом выделяется три фазы реакции растения на стресс: первичная стрессовая реакция (тревога), адаптация и истощение. В первой фазе происходит серьезное отклонение от нормы в физиолого-биохимических процессах. Если стрессовое воздействие достигло порогового уровня, то растение может погибнуть в этой фазе, в противном случае наступает вторая фаза – адаптация, по завершении которой растение нормально вегетирует в новых сложившихся условиях. В третьей фазе в растении подавляются основные жизнеобеспечивающие реакции, и если уровень стресса превышает пороговое значение, растение погибает. При прекращении действия стрессового фактора включаются процессы восстановления (Пятыгин, 2008; Кабашникова, 2014; Пахомова, 2018).

В последнее время значительный вклад в изменение состояния окружающей среды вносит хозяйственная деятельность человека. Оценивая устойчивость растений к антропогенным факторам, можно заметить, что они не обладают специализированными механизмами адаптации для произрастания в условиях техногенеза. В то время как способность к защите от других внешних биотических и абиотических факторов является обязательным свойством любого живого организма, в том числе и растений (Яковец, 2009). Общими чертами адаптивных реакций древесных и травянистых растений в городской среде можно выделить: сокращение критических периодов развития; перераспределение роста и формирования морфологических структур годичного вегетативного побега; повышение содержания аскорбиновой кислоты в листьях; возрастание водоудерживающей способности листьев у низкорослых деревьев и кустарников и ее снижение у травянистых растений; повышение концентрации танинов в побегах; изменение баланса основных элементов минерального питания (Бухарина, 2009).

В процессе эволюции у растений выработались специфические приспособления (адаптации) к определенным условиям среды. Конечным результатом адаптации является устойчивость. Адаптация (лат. *adaptio* – приспособление) – это процесс формирования защитных систем, обеспечивающих повышение устойчивости и развитие растений в ранее не пригодных для жизни условиях (Кузнецов, 2001; Волкова, 2019). По Ю.З. Кулагину (Неверова, 2004) можно выделить три уровня адаптационных стратегий растений к стрессовым условиям: клеточно-тканевый, организменный (онтогенетический) и популяционно-ценотический.

Клеточно-тканевый уровень включает в себя анатомическую, физиологическую и биохимическую формы устойчивости. К ним относятся особенности строения покровных и внутренних тканей, особенности жизнедеятельности (фотосинтез, дыхание, газообмен и т.д.) и метаболизма растений (Неверова, 2004).

На организменном уровне процесс адаптации основывается на отборе онтогенезов конкретных фенотипов, в процессе которого идет накопление адаптивных признаков и отбор на наиболее устойчивое воспроизводство адаптивной нормы в онтогенезе.

На популяционном уровне изучается смена численности растений и пространственное их перераспределение. Путем искусственного отбора меняется онтогенез внутри интродукционной популяции и со временем виды онтогенеза становятся однотипными (Шумик, 2016).

В последние годы существенно возрос интерес к межорганизменному уровню процессов адаптации. Сюда относятся консортивные связи между организмами разных систематических групп, в т.ч. между высшими растениями и эндофитными микроорганизмами, в том числе микроскопическими грибами (Yan et al., 2019), что стало объектом исследования и данной диссертационной работы. В настоящее время уже известно, что корневые эндофитные грибы способны повышать устойчивость растений к различным стрессовым условиям, включая засуху, повышенную температуру, засоление и загрязнение почв, в том числе тяжелыми металлами, действие патогенных организмов (Васильева, 2019; Rodriguez, 2004; Ali et al., 2019; Bilal et al., 2019).

Было отмечено, что некоторые особи древесных растений, произрастая в техногенно нарушенных и загрязненных условиях окружающей среды, в санитарно-защитных зонах промышленных предприятий и в примагистральных посадках, имеют, тем не менее, высокие баллы жизненного состояния. В результате проведенных исследований было выявлено, что в ризосфере и в корнях этих растений присутствуют эндофитные микроскопические грибы, которые, видимо, способствуют выживаемости древесных насаждений в стрессовых условиях (Бухарина, 2017). В целом проведено немало исследований, в основном зарубежными учеными, по изучению влияния инокуляции эндофитными грибами растений на устойчивость последних к действию различных факторов, которые подтверждают положительное влияние совместного существования растений и симбиотических микроорганизмов, в том числе в условиях, экстремальных для

жизнедеятельности растений (Rodriguez, 2004; Murphy et al., 2014; Dabral, 2019; Kumar, Dwivedi, 2019).

1.2 Консортивные связи высших растений и грибов

Растения содержат большое разнообразие микроорганизмов, таких как бактерии, грибы, археи, водоросли и протисты, как внутри, так и на поверхности их тканей и органов (Yan et al., 2019). В ходе долгосрочной эволюции между этими организмами постепенно формировались сложные взаимоотношения, которые по отношению к растению-хозяину могут быть отрицательными, положительными или нейтральными (Картыжова, 2017; Hassani et al., 2018).

Наиболее известными симбиотическими ассоциациями в корнях растений являются связи с грибами арбускулярной микоризы и ризобиями семейства Бобовые.

Симбиоз высших растений с микоризными грибами является обычным явлением для природных экосистем. Микориза – это симбиотическая ассоциация мицелия гриба с корнями высших растений. Более 80% наземных растений образует микоризы различных типов: эндотрофную, эктотрофную и эктоэндотрофную (Дьяков, 2007).

Эктотрофная микориза возникает, когда гифы гриба оплетают корень плотной сетью, образуя чехол либо микоризные трубки. Гифы гриба проникают сквозь ризодерму корня и распространяются по межклетникам, не проникая в клетки. Эндотрофная микориза отличается тем, что гифы гриба проникают в клетки коры корня (через поры, не проходя сквозь плазмалемму). На поверхности корня микориза выражена слабо, то есть вся основная часть гриба находится внутри корня. Эктоэндомикориза сочетает в себе признаки и эндо- и эктомикоризы (Пальцев, Телятникова, 2017).

Наиболее распространенной формой эндотрофного микоризообразования является арбускулярная микориза (АМ), которую формируют высшие растения и эндотрофные арбускулярные микоризообразующие грибы (АМГ). Не так давно

было высказано предположение, что арбускулярные микоризные грибы должны быть удалены из *Zygomycota*, поскольку они представляют собой собственный новый тип, *Glomeromycota* с четырьмя различными порядками. Два из этих порядков, *Glomerales* и *Diversisporales*, содержат роды *Glomus*, *Gigaspora*, *Scutellospora* и *Acaulospora* (Гарибова, Лекомцева, 2005; Franken, George, 2007).

Арбускулярные микоризные грибы являются неотъемлемыми компонентами большинства наземных экосистем (Селиванов, 1981; Smith, Read, 2008). Несмотря на большое разнообразие хозяев растений (около 225 000 видов), описано лишь около 130 видов АМГ (Franken, George, 2007).

Ряд исследований включает изучение механизмов колонизации (инокуляции) растений микроскопическими грибами. Колонизация растений грибом, включая колонизацию арбускулярно-микоризным грибом, происходит в два этапа. Вначале гифы растут межклеточно или пересекают внешние клетки линейными или простыми спиральными гифами. Далее на втором этапе, когда гифы гриба достигают внутренней коры корня, они развивают арбускулы. Арбускулы развиваются, когда верхушечная или боковая ветвь гифы проникает в клетку хозяина и там начинает дихотомически ветвиться. В результате этого обеспечивается предельно большая площадь контакта между грибом и цитоплазмой клетки (Космачевская, 2019), благодаря чему обеспечивается взаимообмен соединениями фосфора и углеводами (Железняков, 2020). Другими типичными структурами АМГ являются везикулы, которые формируются только представителями рода *Glomerales* (Franken, George, 2007). Везикулы – это сферические или овальные пузыревидные вздутия на концах гиф или утолщения гиф посередине. Сильно разрастаясь, они могут раздвигать ткани коры и выходить на поверхность корня, скапливаясь группами (Селиванов, 1981).

Арбускулярные микоризные грибы являются облигатными симбионтами и не способны размножаться в культуре *in vitro*. При этом они не являются специфичными, и их распространенность связана с типом почвы, ее механическим и химическим составом, влажностью и рН (Налян и др., 2009; Юрков и др., 2013; Gadkar et al., 2001). Невозможность культивирования АМГ вне

корней растений ограничивает их использование в растениеводстве. Именно поэтому в настоящее время актуальным является изучение других групп корневых эндофитов и их роли в жизнедеятельности растений.

Буквально «эндофит» при переводе с греческого языка означает «в растении». Использование этого термина так же широко, как его буквальное определение и спектр потенциальных хозяев и жителей, например бактерии, грибы, растения и насекомые в растениях, а также водоросли внутри водорослей. Любой орган хозяина может быть колонизирован. Столь же вариативно использование термина «эндофит» для различных стратегий симбиоза, от факультативно сапробических до паразитических, эксплуататорских и мутуалистических (Schulz, Boyle, 2006; Murphy et al., 2014).

Наиболее важными факторами, определяющими характер взаимоотношений, являются специфическая комбинация генотипов партнера и стадии развития, а также экологическая обстановка. Наличие питательных веществ в почве может незначительно влиять на степень колонизации благотворного эндофита и, в отличие от микориз, нет очевидного увеличения эндофит-ассоциированного переноса фосфора. Встречаются сведения о связи между успешной колонизацией эндофитов и высоким уровнем рН почвы и содержанием глины (Murphy et al., 2014).

В большинстве случаев растение-хозяин не страдает, а часто имеет преимущество от колонизации грибом. Это преимущество основано на точном балансе между требованиями эндофита и реакцией растения. Если взаимодействие становится несбалансированным, появляются симптомы заболевания, или гриб исключается индуцированными защитными реакциями хозяина (Kogel et al., 2006; Murphy et al., 2014).

Некоторые авторы также называют взаимодействия микоризных грибов с корнями их хозяев эндофитными. Однако существуют отличия между микоризными и эндофитными взаимодействиями. Грибы эндофиты не являются микоризными ассоциатами, которые проводят большую часть или всю свою жизнь в тканях растений, часто без внешних признаков своего присутствия. Хотя

различия между микоризными и эндофитными грибами не всегда четкие, и они могут быть функционально подобными, микоризные грибы образуют обнаруживаемые структуры взаимодействия в растительных клетках, тогда как эндофитные грибы обычно не имеют четкого внутриклеточного интерфейса (Schulz, Boyle, 2006; Murphy et al., 2014).

Считается, что среди эндофитов (бактерий и грибов) грибы имеют преимущество перед бактериями из-за их многогранной, вездесущей и морфологически разнообразной природы, а также из-за их большей способности противостоять стрессам окружающей среды. Несмотря на то, что бактерии являются прокариотами, а грибы - эукариотами, они имеют много общих черт своих ассоциаций с растениями-хозяевами, например оба колонизируют ткани корня внутри- и межклеточно, а часто и системно. Однако они несколько различаются по способам колонизации. Бактерии в основном колонизируют межклеточно, хотя они также были обнаружены внутри клеток, например *Azoarcus spp.* Они часто обнаруживаются в сосудистых тканях растений-хозяев, что благоприятно для распространения, тогда как бессимптомная колонизация грибами может быть межклеточной и внутриклеточной по всему корню (Schulz, Boyle, 2006).

Самым ранним свидетельством об ассоциациях грибов-эндофитов-растение было обнаружение грибных гиф и спор в окаменелых тканях в стеблях и листьях растений более 460 миллионов лет назад. Это открытие указывает на то, что коэволюция грибов и растений могла начаться в то время, когда растения впервые появились на земле (Глушакова, 2017; Redecker et al., 2000). На сегодняшний день эндофитные грибы были выделены из тканей наземных и подземных органов многих видов растений (Li et al., 2012; Wani et al., 2016). Исследования эндофитов в основном сосредоточены на эндофитных грибах, которые проживают в растениях в течение, по крайней мере, части их жизненного цикла, не вызывая явных симптомов. Это определение указывает на то, что ни один из взаимодействующих партнеров не оказывает негативного воздействия на другого,

оба из взаимодействующих партнеров получают выгоду от ассоциации (Yan et al., 2019).

Эндوفитные грибы делятся на две основные группы в зависимости от различий в таксономии, диапазона хозяев, способах колонизации, тканевой специфичности и экологической функции. Первая группа – это *Clavicipitaceous endophytes* (С-эндифиты) (Нурокреалес, Аскомицота), включающие свободноживущие и симбиотические виды, связанные с насекомыми и грибами или травами, тростником и осокой. Многие из их представителей производят алкалоиды, токсичные для животных и людей. Вторая группа – это *Nonclavicipitaceous endophytes* (NC-эндифиты) (Аскомицетес, Басидиомицетес) (Афра и др., 2016). В этой группе также выделяет три класса грибных симбионтов: микоризные грибы, эндифиты 1 класса и эндифиты 2 класса (Rodriguez et al., 2008). В настоящее время достаточно известно о микоризных грибах, которые живут в корнях, но также распространяются в ризосферу; об эндифитах 1 класса, которые полностью находятся внутри растений и могут быть связаны с корнями, стеблями, листьями или цветками, но ограничены несколькими хозяевами из класса однодольных (Rodriguez et al., 2005; Domka et al., 2019). Экологическая роль эндифитов 2 класса недостаточно изучена, и в последние годы представляет значительный интерес для научного сообщества. Грибы этого класса имеют широкий спектр растений-хозяев, являются самой большой группой грибных симбионтов, легко культивируются на искусственных средах и, вероятно, колонизируют все растения в естественных экосистемах. Значение и видовой состав эндифитов широко изучается уже с 1970-х годов, однако до сих пор точно неизвестно, какое количество видов составляют разнообразие эндифитов 2 класса в растительных сообществах (Rodriguez et al., 2008).

Отдельно также выделяется группа *Dark septate endophytes* (DSE) «Темные септальные эндифиты» как функциональная группа, выделенная на основании особого строения гиф мицелия с наличием темных меланизированных перегородок (Afra et al., 2016).

Эндوفитные грибы обычно используют две схемы распространения. Вертикальная передача грибов из материнских растений в семя потомства является основным механизмом заражения потомства. Горизонтальное распространение, бесполое спороношение, усиливается осенью в конце вегетационного периода (Schulz, Boyle, 2006). Исследования с четырьмя датами отбора проб показали, что некоторые виды *Fusarium* также могут переноситься дождевой водой (Rodriguez et al., 2016). Во время прорастания семян эндوفитные грибы проникают в растения, таким образом, осуществляя передачу грибов между растением-хозяином и его потомством. Кроме того, некоторые эндوفитные грибы в надземных тканях передаются по горизонтали через споры или фрагментацию гиф, биотическими (травоядными или насекомыми) или абиотическими диспергирующими агентами (ветер или дождь) от растения к растению, то есть между различными растениями-хозяевами (Yan et al., 2019).

Что касается подземных органов растения, то влияние на химическую связь между растениями и ризосферным микробиомом оказывает корневой экссудат. Он включает в себя низкомолекулярные соединения (например, сахара, аминокислоты, органические кислоты, нуклеотиды, пептиды, неорганические вещества и гормоны) и высокомолекулярные соединения (например, полисахариды и белки) (Bastias et al., 2017). Когда почвенные микроорганизмы распознают химические сигналы, выделяемые растениями, начинается процесс коммуникации и взаимодействия. Тем не менее, процессы, которые вызывают вариации эндوفитных грибов и бактерий в экосистемах, все еще остаются неясными. Вначале эндوفитные грибы могут прикрепляться к поверхности корня. Затем эти прикрепленные грибы проникают во внешние слои корневой системы растений, а затем мигрируют и колонизируют внутренние ткани растений, при этом не проникая в осевой цилиндр корня. Микроскопические наблюдения за ранней колонизацией корней томатов эндوفитным грибом *Trichoderma* показали, что целостность клеток при этом процессе не нарушалась. Однако в корнях огурца, колонизированных эндифитом, наблюдались высокая активность хитиназы и образование флуоресцентных продуктов в межклеточных

пространствах. Это может быть связано с тем, что эндофитные грибы продуцируют внеклеточные ферменты (Yan et al., 2019).

Установлено, что эндофитные сообщества, взаимодействуя с растением, не остаются статичными, а следуют за его изменениями в реальном времени. Так исследования показали, что болезни цитрусовых (пожелтение листьев) вызывают листовенные эндофитные сообщества, отличные от эндофитных сообществ здоровых листьев. Это говорит о том, что пожелтение листьев может способствовать росту некоторых эндофитов при одновременном подавлении роста других (Douanla-Meli et al., 2013). Эндофитные грибы также могут влиять на генетику и фенотипическую экспрессию хозяина, чтобы противостоять болезнетворным микроорганизмам и травоядным животным, компенсировать снижение фотосинтеза растений и изменение метаболизма азота хозяина (Mejía et al., 2009). Основываясь на этой динамической регуляции, эндофитные грибы поддерживают бессимптомную выживаемость и приносят пользу растениям-хозяевам. Таким образом, связь между эндофитными грибами и растениями-хозяевами является следствием точной регуляции генов, фенотипов и метаболизма хозяина (Yan et al., 2019).

Таким образом, эндофиты – это микроорганизмы (бактерии, грибы и одноклеточные эукариоты), которые могут жить, по крайней мере, часть своего жизненного цикла внутри клеток растений, обычно не вызывая патогенных симптомов. Это могут быть компетентные, факультативные, облигатные, условно-патогенные и пассажирские эндофиты. Эндофиты могут выполнять несколько функций и/или изменять функцию в течение своего жизненного цикла. Таксономический диапазон грибных эндофитов огромен, причем листовые эндофиты особенно разнообразны. Эндофиты корней также принадлежат к разным таксонам и могут иметь широкий спектр положительных эффектов. Корневые эндофиты изначально заражают растения через корень и обычно остаются в корнях, но иногда могут инфицировать или распространяться на другие ткани растения. Эндофитные грибы могут иметь благотворное влияние на

рост и выживаемость растений в стрессовых условиях, биоразнообразии и функционировании экосистемы (Rosier et al., 2016; Kumar, Dwivedi, 2019).

1.3 Влияние корневых микромицетов на устойчивость растений к засолению и загрязнению почв

Ухудшение качества почвы, вызванное засолением и загрязнением тяжелыми металлами, является растущей глобальной проблемой, возникающей в результате деятельности человека (Джувеликян и др., 2009; Li и др., 2019). Добыча полезных ископаемых, сжигание ископаемого топлива и угля, использование большого количества минеральных удобрений и пестицидов в сельском хозяйстве, применение антигололедных средств – всё это приводит к накоплению солей, в том числе тяжелых металлов, в почве и нарушению ее структуры (Водяницкий, 2013; Ikram et al., 2018; Bilal et al., 2020). Высокий уровень солей тяжелых металлов в почве не только ухудшает состояние почвы и ее структуры, но также меняет состав и характер жизнедеятельности микробных сообществ (Трифенова, Забелина, 2017).

Довольно высокой чувствительностью к засоленности почв обладают растения, в том числе те, которые широко используются в городском озеленении (газонные травы, мелкие кустарники, некоторые древесные растения – береза, липа, тополь (Шевякова, 2000)) и в сельском хозяйстве (салат, некоторые сорта пшеницы, ячменя) (Шихмуратов, 2011; Борисов, 2019; Бекмирзаев, 2020).

Условия техногенной среды отрицательно сказываются на развитии и жизненном состоянии древесных растений (Bukharina, 2013; Rostunov, 2017). Так в насаждениях санитарно-защитных зон промышленных предприятий доля растений, имеющих хорошее состояние, составляет 30 %, в магистральных посадках – 20 % (в пригородной и парковой зоне – 70 %) (Бухарина и др., 2007). Техногенные факторы нарушают баланс основных элементов минерального питания, отрицательно влияют на процессы фотосинтеза, дыхания и биосинтез вторичных веществ в растениях (Бухарина, Двоеглазова, 2010).

Одним из самых агрессивных для растений компонентов засоленных почв являются хлориды (Шевякова, 2000; Сушков, 2016). Избыточное содержание солей в почве оказывает отрицательное воздействие на морфометрические характеристики растений (снижение роста, замедленное прорастание семян), а также биохимические процессы, протекающие в них (поглощение и транспорт основных элементов растения, нарушение метаболизма) (Борисов, 2019; Иванищев, 2020; Sharma et al., 2019). Высокая концентрация солей также может нарушать азотный обмен и способствовать накоплению продуктов белкового распада (Борисов, 2019).

Другим не менее опасным загрязнителем почвы в условиях техногенной среды являются тяжелые металлы (ТМ). Тяжелые металлы в почвах находятся в разной степени доступности для растений. Водорастворимые формы ТМ, как правило, представлены хлоридами, нитратами, сульфатами и органическими комплексными соединениями (Маджугина, 2008). Необходимые для растений металлы (металлы-микроэлементы) стимулируют синтез белков, жиров и углеводов, участвуют в процессах обмена веществ, связываясь с биологически активными веществами (гормонами, витаминами, белками), стимулируют ростовые процессы, повышают иммунитет растений, способствуют повышению содержания хлорофиллов и т. д. (Титов, 2013). Хотя многие металлы необходимы для жизнедеятельности растений, при повышенных концентрациях становятся токсичными, потому что образуют свободные радикалы, вызывая окислительный стресс, и могут заменять основные металлы в пигментах или ферментах, нарушая их функции (Nwaichi, Dhankher, 2016).

В основе токсического действия ТМ на растения лежит их высокое сродство к сульфгидрильным группам клеточных белков. Встраиваясь в молекулу белка или фермента, эти химические элементы вызывают замедление клеточного деления, изменяют структуру и проницаемость мембран, снижают активность ферментов. В результате этого происходят изменения биохимических реакций и физиологических процессов, в частности, ингибируются многие фотосинтетические реакции, изменяется интенсивность дыхания, нарушается

водный обмен и минеральное питание (Евсеева, 2005; Маджугина, 2008; Титов, 2013; Bilal et al., 2020). При этом большая часть металлов накапливается в тканях корня, что является своеобразным барьером на пути их распространения в надземные органы растения. Однако при более высоких концентрациях ТМ в корнеобитаемой зоне подобные защитные барьеры уже не срабатывают, в результате чего содержание металлов в корнях и надземной части становится практически одинаковым, что в итоге приводит к гибели растения. Кроме того, токсичность тяжелых металлов может привести к ингибированию ферментативной и метаболической активности почвенной микробиоты, что снижает эффективность деградации органических загрязнителей (Трифорова, Забелина, 2017).

У растений для противодействия загрязнению почвы металлами выявлены различные биохимические и молекулярные защитные стратегии, включающие гормональную регуляцию, антиоксидантные ферменты, переносчики и хелаторы металлов (Ali et al., 2019).

Кроме того, способность растений формировать адаптивные механизмы (защитные реакции) к солям, в том числе тяжелых металлов, часто применяют в восстановлении нарушенных и загрязненных почв. Так фиторемедиация считается наиболее перспективной технологией в очистке загрязненных земель благодаря своей простоте, экономичности и общему положительному воздействию на окружающую среду (Weyens et al., 2009; Li et al., 2012).

Фиторемедиация - это применение растений для удаления загрязняющих веществ и солей из почвы и других сред, таких как вода, воздух и т. д. Таким образом, фиторемедиация – это альтернативный метод по отношению к традиционным физическим или химическим методам, поскольку фиторемедиация обеспечивает экономически эффективную и длительную работу и эстетическое решение для восстановления засоленных почв, загрязненных тяжелыми металлами (Копчик, 2014; Li et al., 2012). Фиторемедиация позволяет не только удалить из почвы загрязняющие вещества, но также препятствует

выщелачиванию почв, тем самым поддерживая или улучшая структуру почвы и повышая ее плодородие (Гончарова, 2010).

Однако применение фиторемедиации в загрязненных металлом почвах требует особого подбора растений, способных адаптироваться к определенным стрессовым условиям и обладающих высокой устойчивостью к действию загрязнителей. Растения, используемые для ремедиации почвы, должны обладать следующими параметрами: высокой скоростью роста, большой надземной биомассой, высокой сопротивляемостью к болезням и вредителям, иметь глубоко разрастающуюся корневую систему (Галиулин, 2009).

В этой связи эндофитные грибы благодаря достаточно высокой биомассе и продукции вторичных метаболитов в условиях стресса, вызванного металлами, хорошо совместимы для стратегий биоремедиации (Ali et al., 2019). Они продемонстрировали огромный потенциал в улучшении процессов фиторемедиации за счет уменьшения доступности металлов, изменения рН почвы, высвобождения хелатирующих агентов наряду с множеством ферментативных свойств (Ikram et al., 2018).

Ассоциация растений и грибов-эндофитов считается очень важной для устойчивости как к биотическому, так и к абиотическому стрессу растений (Ali et al., 2019). Эти микроорганизмы в жизни растений выполняют функцию средообразования и общего питания. Ризосферные грибы также могут оказывать и прямое защитное действие одних растений относительно других (Нурмухаметов, 2009; Нетрусов, 2017).

Эндофитные грибы имеют также особое значение в биотехнологии сельскохозяйственных культур, которые не могут образовывать микоризные ассоциации (Domka et al., 2019). Так было показано, что инокуляция грибом *Mucor sp.* улучшает вегетацию *Arabidopsis arenosa* в условиях различных стрессов, включая дефицит воды и недостаток питательных веществ, таких как азот, фосфор, органические вещества и т.д. Такие исследования предполагают, что эндофитные грибы, как микоризные, могут быть так же эффективны для уменьшения стресса растений. Кроме того, производство инокулята, которое

является серьезной проблемой для микоризных грибов, намного проще получить для эндофитных грибов (Domka et al., 2019).

В загрязненных металлами средах эндофиты обнаруживаются повсеместно, и некоторые из них могут улучшить переносимость действия металлов у растений-хозяев (Sharma et al., 2019). Считается, что важным фактором является происхождение и источник инокулята. Те изоляты грибов, которые были получены из загрязненных тяжелыми металлами почв, были наиболее эффективными (Rydlova, Vosatka, 2003; Domka et al., 2019; Hou, 2020), что указывает на способность грибов эндофитов адаптироваться к условиям высокой техногенной нагрузки. Однако если такие изоляты выращивают на почвах, свободных от тяжелых металлов, для производства инокулята, они теряют способность передавать толерантность растениям (Malcova, 2003), то есть не повышают их устойчивость.

Устойчивость эндофитного гриба к металлам определяется как способность организма выдерживать токсичность металлов с помощью одного или нескольких механизмов. К таким стратегиям толерантности к металлу можно отнести осаждение внеклеточного металла, подавленный приток, усиленный отток металла, выработку внутриклеточных или внеклеточных ферментов, связывание металла с клеточными стенками, внутриклеточную секвестрацию и комплексообразование (Oladipoa et al., 2018). Штамм гриба *Chaetomium cupreum* показал различия между грибами, выращенными в контрольных условиях и в условиях стресса, вызванного солями тяжелых металлов. Гифы в контрольных условиях были упакованы неплотно; однако присутствие меди сильно стимулировало образование плотно упакованных гиф (Ortiz et al., 2019). Исследования также выявили увеличение шероховатости клеточной поверхности клеток гриба, подвергшегося воздействию тяжелых металлов (Gola et al., 2016).

В исследованиях Gola et al., (2016) гриб *Beauveria bassiana* при средних концентрациях показал лучшие результаты при использовании нескольких ТМ, чем одного. Эндофитные грибы, такие как *Aspergillus*, *Alternaria*, *Mucor*, *Steganosporium* и *Phoma*, также проявляли заметную устойчивость к токсичности

металлов в загрязненных средах. Кроме того, они способны защитить растения от негативного воздействия стресса, вызванного металлом (Bilal et al., 2019). Так изолят гриба *Aspergillus flavus* CR500, устойчивый к Cr (VI), выделенный из гальванических сточных вод, способен переносить 800 мг/л Cr (VI). Изолят показал многообразный биохимический (реактивные формы кислорода, антиоксидантный ответ) и морфологический (сужение и набухание, внешний рост мицелия) ответ при действии высоких концентраций Cr (VI). Удаление хрома также происходит посредством адсорбции на поверхности мицелия (Kumar, Dwivedi, 2019). *Pseudomonas orientalis* и *Chaetomium cupreum*, выделенные из почвы, загрязненной металлами, способствуют стимулированию роста растений и снижению стресса, вызванного высокими концентрациями меди в почве, особенно *C. cupreum* (Ortiz et al., 2019). S. Bilal с соавторами (2020) было показано, что *Mucor sp.* обладает высокой толерантностью к повышенным уровням Zn, Cd и Pb и ускоряет рост растения-хозяина в условиях стресса токсичных металлов. При инокуляции растений *Arabidopsis arenosa* представителями рода *Mucor* в условиях стресса, вызванного токсичностью металлов, растение получало больше азота и демонстрировало значительно подавленную активность каталазы, что свидетельствует о подавлении окислительного стресса, вызванного токсичными металлами (Bilal et al., 2020).

Совместная инокуляция грибами *Paecilomyces formosus* и *Penicillium funiculosum* продемонстрировала жизненно важную стратегию для развития *Glycine max L.* в загрязненной металлами (Ni, Cd и Al) почве в полузасушливых и высокотемпературных условиях (Bilal et al., 2020). У семян риса, инокулированных *Piriformospora indica*, отмечается значительно более высокая длина корневых побегов и биомасса по сравнению с не инокулированными растениями, выращенными на средах с содержанием Cd (Dabral, 2019).

Инокуляция грибами значительно снижает стресс, вызванный тяжелыми металлами. Кроме того, было обнаружено, что инокулированные растения более эффективно усваивают азот, что особенно важно в богатых металлами средах обитания, которые часто бедны биодоступными минеральными элементами

(Domka et al., 2019). Фосфор также является важным макроэлементом для роста растений; однако присутствие металлов в почве снижает поглощение этого элемента (Zaidi et al., 2006). Эндоефитные грибы способствуют повышению доступности фосфора в условиях стресса, связанного с металлами, посредством таких процессов, как подкисление, хелатирование и высвобождение органических кислот (Ortiz et al., 2019).

Таким образом, было признано, что эндоефитные грибы производят полезные вторичные метаболиты, которые укрепляют защитные системы сельскохозяйственных культур и снижают различные экологические стрессы, такие как засоление, гипоксия, засуха, температура и токсичность, вызванная тяжелыми металлами (Ali et al., 2019). Помимо фитогормонов, грибные эндоефиты считаются потенциальным источником внеклеточных ферментов, таких как целлюлазы, протеазы, липазы, фосфатаза, амилазы и т.д., которые способствуют росту и влияют на ферментативную активность почвы. Эндоефитные грибы, способные продуцировать экзоферменты, могут быть более полезными для способности растений удобрять, поглощать и перемещать основные питательные вещества из почвы. Кроме того, они позволяют растению-хозяину устранять внешние химические стрессы, такие как воздействие солей тяжелых металлов, из-за способности ферментов образовывать комплексы металлов (Ali et al., 2019).

Полезные грибные корневые эндоефиты обладают способностью ограничивать действие химических веществ на растения, повышать их устойчивость к патогенам и стрессу, сохраняя при этом урожайность. Осознание этого потенциала означает, что исследования в этой области крайне важны и актуальны (Murphy et al., 2014).

1.4 Объекты изучения консортивных связей высших растений и микромицетов

В настоящее время идет поиск объектов для изучения роли консортивных связей высших растений и микроскопических грибов в формировании устойчивости растений. При этом имеет значение подбор объектов – грибов, которые могут быть культивированы вне корневой системы растений.

По результатам изучения литературных источников выявлено, что на загрязненных территориях, в том числе с содержанием в почве солей тяжелых металлов (ТМ), практически повсеместно обнаружены эндофиты (Bilal и др., 2019; Sharma и др., 2019). При этом отмечено, что условия происхождения (места нахождения) эндофитного организма оказывают влияние на его устойчивость к загрязнителям (Rydlova, Vosatka, 2003; Domka et al., 2019; Hou, 2020).

Ранее на территории санитарно-защитных зон (СЗЗ) промышленных предприятий «Ижсталь» и «Керамоблок» в г. Ижевске (Удмуртская республика) были обследованы древесные насаждения, из корневой системы которых выделены культуры микроскопических грибов. Предприятие «Ижсталь» является одним из основных загрязнителей города. В насаждениях СЗЗ данного предприятия зарегистрированы антропогенные почвы с преобладанием хемоземов, уровень загрязнения которых оценивается как опасный. Содержание многих химических элементов здесь, в том числе меди, хрома, свинца и цинка, превышает значений ПДК (Приложения Б). Уровень загрязнения почвы на данной территории связан как со спецификой предприятия (производит сталь и чугун), так и с особенностями ландшафта. Предприятие расположено в центральной исторической части города и находится в низинной топографической зоне. В насаждениях санитарно-защитной зоны промышленного предприятия «Керамоблок» уровень загрязнения почв оценивается как умеренно опасный. Оценка жизненного состояния древесных растений на данных территориях показала, что они находятся в хорошем жизненном состоянии (Bukharina, 2016).

Культуры грибов были выделены в результате выполнения международных грантов (Erasmus Mundus, Fullbright) и культивируются в учебно-научной лаборатории «Экологические биотехнологии» ФГБОУ ВО «УдГУ» (руководитель Бухарина И.Л.). В данной коллекции представлен ряд видов грибов, которые могут быть использованы в изучении влияния инокуляции на устойчивость растений к солям тяжелых металлов. Среди них такие виды как *Fusarium equiseti*, *Cylindrocarpon magnusianum*, *Arthopyreniaceae sp.*, *Leptosphaeria sp.* и *Fusarium oxysporum*. Их систематическое описание представлено в приложении А.

Arthopyreniaceae sp. относится к лишайниковым аскомицетам (Ravera, 2014). Обнаруживается преимущественно на древесных субстратах (Barr, 1990), также был выделен в лекарственном растении *Fagopyrum tataricum* (Zhong, 2017). Аскомы этого гриба погруженные, отдельные или сгруппированные внизу и приподнятые, от малого до среднего размера. Перидиум относительно мягкий, красновато-коричневый снаружи, бледный внутри, с коричневыми гифами в субстрате, конденсирующимися сверху в неглубокий клипеус. Аски продолговато-булавовидные, короткие ножки, 1-2-4-8-споровые. Аскоспоры прозрачные, продолговатые, эллипсовидные, концы тупые, с несколькими поперечными перегородками; стенка гладкая, окруженная узким гелевым покрытием. Анаморфы неизвестны (Barr, 1990).

Leptosphaeria sp., также относящийся к аскомицетам (Lin, 2010), является высоковирулентным и вызывает сходные симптомы фитофтороза у сахарного тростника (O'Neill, 1996). В то же время было выявлено, что штамм *Leptosphaeria sp.*, выделенный из морской водоросли *Sargassum tortile* C. Agardh (*Sargassaceae*), продуцирует противоопухолевые и цитотоксические соединения, лептозины (Takahashi, 1994). Аскомы этого гриба погружены в ткань, но иногда обнажаются в зрелом возрасте. Аскомальная стенка толщиной в несколько клеток. В центре расположены широкие перегородчатые псевдопарафизы. Аски от цилиндрической до булавовидной формы, с коротким стеблем, с 4-8 спорами. Аскоспоры веретеновидные, цилиндрические или булавовидные, часто суженные в средней части перегородки, от желтоватого до коричневого цвета, часто

гладкие, с концевыми шаровидными отростками, иногда покрытыми студенистой оболочкой (Hanlin, 2000).

Fusarium oxysporum является специфичным к широкому спектру хозяев-растений (Буланов, 2014; Michielse, 2009). Некоторые из *Fusarium oxysporum* известны тем, что вызывают корневую гниль и фузариозное увядание растений (Буланов, 2014; Жернова, Степановских, 2014), в то время как другие считаются непатогенными и могут конкурировать за питательные вещества и место заражения на корне, вызывая защитные реакции растений (Fravel, 2003). Воздушная грибница *Fusarium oxysporum* пленчато-паутинистая, розово-карминово-лилового, реже светло-желтого или белого цвета. Конициальное спороношение представлено микро- и макроконидиями. Микроконидии одноклеточные, продолговатые, бесцветные, образуются в грибнице или ложных головках. Макроконидии веретеновидно-серповидные, эллиптически изогнутые или почти прямые, с постепенно и равномерно сужающейся неудлиненной верхней клеткой, с 3-5 перегородками, образуются в воздушном мицелии, иногда в спородохиях или пионнотах. Гриб также образует большое количество одно-, двухклеточных бесцветных хламидоспор и темные микросклероции (Пересылкин, 1990).

Fusarium equiseti – это широко встречающийся в природе корневой эндифит, являющийся космополитом и обладающий способностью колонизировать корни растений, не являющихся хозяевами (Macía-Vicente, 2009). Мицелий гриба обширный и пушистый, белого цвета, часто с некоторым оттенком пурпурного или желтого, со временем приобретает коричневатую окраску (Литовка, 2018; Barnett, 1962). Макроконидии толстостенные, септированные, формируются в спородохиях, с сильно суженными концами. Микроконидии образуются редко в воздушном мицелии; мелкие, овальной формы. Хламидоспоры обильные, толстостенные, располагаются в группах и цепочках (Литовка, 2018).

Грибы рода фузариум широко распространены в природе. Виды этого рода, как и другие микроскопические грибы, участвуют в общем круговороте веществ в

природе. Обладая большим разнообразием ферментов, они способны разрушать органические соединения. Отдельные виды рода фузариум обладают свойством синтезировать различные биологически активные вещества (например, витамины, антибиотики и токсины) (Горленко, 1976).

Гриб долгое время считался патогенным (Ramdial et al., 2017; Wheeler, 1999), однако в последнее время привлек к себе внимание способностью выступать в качестве биоконтроллера в борьбе с корневыми патогенами (Macía-Vicente, 2009). Так в условиях гидропонной системы с использованием минеральной ваты *Fusarium equiseti* показал хорошие результаты в борьбе против корневой гнили томата (Hoginouchi, 2007). Эндофит также губительно повлиял на нематоды корневых узлов (*Meloidogyne incognita*), патогена, который поражает корни многих видов растений (Nitao, 2001). Двойная инокуляция растений *Glomus* и *Fusarium equiseti* либо только грибом *Fusarium* обладает потенциалом для снижения тяжести заболевания вируса мозаики, подавления антракнозной болезни огурца и увеличения роста растений (Elsharkawy, 2012; Saldajeno, Nyakumachi, 2011).

В исследованиях с разными концентрациями солей тяжелых металлов *F. equiseti* продемонстрировал высокую устойчивость. Так было установлено, что эндофит, сохраняя высокую жизнеспособность при концентрации свинца 300 мг/л, потенциально может использоваться в качестве биосорбента для удаления тяжелых металлов, особенно свинца, из загрязненных участков (Akinkunmi, 2015). Существенного влияния на рост гриба не оказали и соли NaCl и KCl, а также повышенная температура (35°C) (Palmero, 2011; Marín, 2015).

Cylindrocarpon sp. – род несовершенных грибов, которые могут встречаться в виде почвенных обитателей, сапрофитов на мертвом растительном материале или патогенов или слабых патогенов различных травянистых и древесных растений (Halleen et al., 2004). Гриб также был выделен из трюфеля (*Tuber spp.*) – эктомикоризного аскомицета (Pacioni et al., 2007). Помимо этого, исследователи относят *Cylindrocarpon magnusianum* к группе грибов, встречающихся в местах

загрязнения почв нефтью, что может быть востребовано в восстановлении нефтезагрязненных земель (Sogonov, Velikanov, 2004).

Гриб имеет клочковатый, желтовато-белый, воздушный мицелий, колонии с обратной стороны охряного цвета. Макроконидии цилиндрические, на верхушках закругленные, обычно с тремя поперечными перегородками, образуются на верхушках боковые ответвления конидиеносцев, где собраны ложные головки. Микроконидии шаровидные (3-3,5 мкм) в диаметре. Хламидоспоры шаровидные, многочисленные, в цепочках, коричневые, 10-16 мкм в диаметре (Литвинов, 1967). Конидиеносцы прямостоячие, тонкие, гиалиновые, нерегулярно разветвленные, заканчиваются тонкими фиалидами. Конидии (фиалоспоры) в большинстве своем 3–4-клеточные, но часто изменчивые, гиалиновые, цилиндрические, образующиеся последовательно и собирающиеся в мелкие частицы (Barnett, 1972).

Было выявлено, что *Cylindrocarpon magnusianum* обладает антагонистическими свойствами к фитонематодам. Так гриб способен продуцировать активные вещества против *Meloidogyne exigua Goeldi*, нематоды, широко распространенной на кофейных полях Бразилии (Amaral et al., 2009), и продуцировать фитотоксические вещества в экспериментах с растительными паразитами-нематодами (Carvalho, 2006).

Тест-культуры

Для изучения механизмов и экологической роли взаимосвязи корневых микромицетов с высшими растениями используется ряд тестовых культур (томат, огурец, арабидопсис и др.), обладающих высокой скоростью роста корневой системы, быстрым заражением корней грибами (Andrade-Linares, 2012). Широко представлены исследования, в которых в качестве тест-культуры используется томат (Bhatia et al., 2004; Horinouchi et al., 2007; Smith, Read, 2008; Andrade-Linares, 2012).

Томат (*Lycopersicon esculentum Mill.*) принадлежит к семейству пасленовых (Solonaceae). По своей природе растение является многолетним, но коммерчески выращивается как однолетняя культура (Bhatia et al., 2004). Культура

теплолюбивая, оптимальная температура для ее выращивания 22...25 °С, при температуре ниже 10 °С пыльца в цветках не созревает и неоплодотворенная завязь опадает. Значительная разница между дневной и ночной температурой стимулирует генеративное развитие растения, поэтому оптимальная дневная температура для выращивания – 19-25 °С, ночная – 16-18 °С (Комарова, Карпухин, 2018). Растение плохо переносит повышенную влажность воздуха, но требует много воды для роста плодов. Для нормального роста требуется также достаточное количество света, иначе произойдет задержка в развитии растения: листья бледнеют, образовавшиеся бутоны опадают, стебли сильно вытягиваются. Хотя строго установленных норм освещенности для культуры томата не установлены, известно, что при низкой освещенности около 4 клк растения вытягиваются в высоту, увеличивается площадь листа, но при этом уменьшается толщина листа и стебля, что приводит к уменьшению сухой массы растения. При уровне освещенности свыше 8 клк высота растений и площадь листовой поверхности начинают уменьшаться, листья деформируются и становятся более плотными (Кукотин, Пономарева, 2018). Томат не требователен, может расти на самых разнообразных почвах с кислотностью, не превышающей 5,0 (Петров и др., 2017).

ГЛАВА 2 ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1 Объекты исследований

Для проведения исследований были использованы микромицеты из коллекции изолятов грибов, выделенных из корней древесных растений, произрастающих в насаждениях города Ижевска (Удмуртская республика) в условиях длительного загрязнения почв солями, в том числе тяжелых металлов (систематическое описание грибов представлено в разделе 1.4).

С целью изучения пределов толерантности к действию разных концентраций хлорида натрия объектами исследования были *Fusarium equiseti*, *Fusarium oxysporum*, *Cylindrocarpon magnusianum*, *Arthopyreniaceae sp.* и *Leptosphaeria sp.* В экспериментах по изучению пределов выносливости к действию тяжелых металлов и в экспериментах по изучению влияния инокуляции на устойчивость растений в качестве объектов использовались два вида микромицетов *Fusarium equiseti* и *Cylindrocarpon magnusianum*. В таблице 1 показаны места произрастания и виды растений, из корневой системы которых были выделены изоляты изучаемых видов грибов.

Таблица 1 – Культуры микроскопических грибов, используемые в эксперименте № 1

| № | Культура гриба | Вид древесного растения, из корней которого выделена культура гриба | Место отбора растения |
|---|-----------------------------------|---|--|
| 1 | <i>Cylindrocarpon magnusianum</i> | Ель колючая (<i>Picea pungens Engelm.</i>) | Насаждения СЗЗ промышленного предприятия «Ижсталь» |
| 2 | <i>Arthopyreniaceae sp.</i> | Клен ясенелистный (<i>Acer negundo L.</i>) | Насаждения СЗЗ промышленного предприятия «Ижсталь» |
| 3 | <i>Leptosphaeria sp.</i> | Клен ясенелистный (<i>Acer negundo L.</i>) | Насаждения СЗЗ промышленного предприятия «Ижсталь» |

| | | | |
|---|---------------------------|--|---|
| 4 | <i>Fusarium oxysporum</i> | Клен ясенелистный (<i>Acer negundo</i> L.) | Насаждения СЗЗ промышленного предприятия «Керамоблок» |
| 5 | <i>Fusarium equiseti</i> | Ель колючая (<i>Picea pungens</i> Engelm.) | Насаждения СЗЗ промышленного предприятия «Ижсталь» |

Видовая принадлежность грибов установлена методами молекулярного анализа ДНК. Экстрагирование ДНК проводили при помощи UltraCleanSoil DNA IsolationKit. Для проведения PCR-анализа использовались праймеры ITS1-ITS4, ITS F-ITS A, ITS F-ITS B и FLR3-FLR4. Затем осуществлялось клонирование PCR продукта при помощи встраивания ДНК кишечной палочки (*Escherichia coli*), а далее – подготовка плазида и PCR-анализ с использованием праймера M13. После подтверждения наличия в плазмиде ДНК грибов образцы направлялись на секвенирование (метод «Sangersequencing»). Для сравнения полученных результатов с известными последовательностями были использованы: перечень аннотированных последовательностей, представленных в EMBL (<http://www.ebi.ac.uk/>), NSBI (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>) databases. Экстрагирование ДНК корней, образцов почв и изолированных грибов проводили в Лейбницком институте овощных и декоративных культур (Германия) и в генетической лаборатории лесного факультета Технического университета Зволена (Словакия) (Bukharina, Franken, Kamasheva et al., 2016; Bukharina, Islamova, Lebedeva, 2018).

В качестве тест-культуры при проведении экспериментов были использованы два сорта томата: Флорида петит и Балконное чудо.

Флорида петит – среднеранний штамбовый сорт. Карликовые растения, высотой до 25 см. Очень декоративные, не требуют пасынкования. Период созревания составляет 90-95 дней. Характеризуется достаточно большим количеством плодов в кисти, масса которых составляет 20-40 г. Сорт устойчив к пониженной освещенности. Оптимальная температура для прорастания 22-25°C.

Пикировка осуществляется в фазе 2-3 настоящих листьев. Уход за растениями заключается в поливах по мере необходимости (особенно важно поливать томат перед цветением, с появлением завязей и вначале созревания плодов), подкормках.

Балконное чудо – скороспелый сорт для возделывания в открытом грунте, на балконе или подоконнике, не требует пасынкования. Период созревания не более трех месяцев. Растение формирует компактный куст, с 5-6 простыми кистями, высотой до 30 см. В каждой кисти образуется до 7 красных плодов, массой 30-40 г.

2.2 Условия и методы проведения исследований

Исследования проведены в УНЛ «Экологические биотехнологии» ФГБОУ ВО «Удмуртский государственный университет» в период 2015-2021 гг.

Культуры грибов выращивались на питательной агаровой среде (PDA), которую готовили из декстрозного бульона (24 г), агара-агара (15 г) в 1 дм³ дистиллированной воды, стерилизовали в автоклаве при температуре 121 °С в течение 15 минут, после остывания добавляли антибиотик стрептомицин (0,0018 мг/100 мл) и вносили в чашки Петри (Ø 90 мм) в объеме 20 мл.

Накопительные культуры (суспензии) грибов готовили авторским методом (патент на изобретение № 2722206 от 28.05.2020 «Способ приготовления и внесения грибного биопрепарата для повышения устойчивости растений», авторы Бухарина И.Л., Исламова Н.А.). Для приготовления грибной суспензии готовили декстрозный бульон и автоклавировали при температуре 121 °С в течение 15 минут. После охлаждения бульон разливали в колбы по 200 мл, добавляли антибиотик стрептомицин (0,0018 мг/100 мл) и помещали высежки грибов. Колбы закрывали стерильными пробками и устанавливали в шейкер-инкубатор BioSan ES-20/60 (Латвия) со скоростью вращения 60 оборотов/мин и температурой 25 °С. Через две недели, когда гриб увеличивался в объеме в несколько раз, смесь процеживали, мицелий разбавляли дистиллированной водой и тщательно

перемешивали. Содержание спор в суспензии – 1-10 млн. шт./мл, фрагментов мицелия – 100 шт./мл; микоризирующая способность составляет 10^{-2} . После перемешивания суспензию использовали для инокуляции (заражения) растений.

Технология культивирования тест-культуры томата.

Семена томата предварительно протравливали, для чего их замачивали на 15-20 минут в 1 %-ном теплом растворе KMnO_4 , промывали дистиллированной водой и выращивали в стерильном субстрате из торфа и песка в соотношении 2:1. Затем проводили пикировку. Сеянцы томата пересаживали в отдельные контейнеры в субстрат, состоящий из стерильных кокосовой стружки и песка в соотношении 3:1 (масса сухого субстрата – 160 г, доводили до влажности 60 %, объем влажного субстрата – 370 см^3) с содержанием ТМ согласно схеме эксперимента. Во время пикировки томата проводили инокуляцию (заражение) культурой гриба и его адаптированными к ТМ популяциями путем введения грибной суспензии в субстрат в воронку с бумажным фильтром под корень растения. Инокулированные растения в данном и последующих экспериментах выращивались в климатической камере BINDER KBWF-720 (Германия) в условиях, отвечающих требованиям культивирования томата: дневная температура $+23^\circ\text{C}$ (8:00-20:00) и ночная – $+19^\circ\text{C}$ (20:00-8:00); освещенность – 20000 лк, продолжительность светового дня 10 часов.

Тест-культуру поливали питательным раствором ABC, разработанным в лаборатории Лейбницкого института овощных и декоративных культур (г. Берлин). Раствор представляет собой смесь растворов А, В, С и дистиллированной воды (соответственно 10 мл, 200 мл, 0,1 мл и 790 мл). Раствор А включает в себя $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ – 150 г/л, KNO_3 – 70 г/л и хелат железа 6 % – 2,8 мл/л. Раствор В состоит из KH_2PO_4 (0,140 г/л), K_2SO_4 (1,6 г/л), MgSO_4 (11 г/л), CaSO_4 (2,5 г/л), раствор С – из MnSO_4 (13,2 г/л), ZnSO_4 (1,6 г/л), H_3BO_4 (31 г/л), MoO_3 (0,8 г/л), NaCl (0,28 г/л), CuSO_4 (1,7 г/л).

Исследования представляли собой ряд последовательных лабораторных экспериментов. На первом этапе исследования (эксперимент № 1) особенностей роста и пределов устойчивости культур микроскопических грибов к разным

концентрациям хлорида натрия был проведен эксперимент с пятью видами грибов (таблица 1). Культуры грибов выращивались на питательной агаровой среде с внесением хлорида натрия в концентрациях 0,5; 1 и 1,5 моль/л, контроль – без внесения хлорида натрия. Среду разливали в чашки Петри и проводили посев высечек (дисков) грибов диаметром 7 мм. Через каждые трое суток после посева проводили измерения диаметра и скорости роста колоний гриба. Опыт проводили в пятикратной повторности.

Для дальнейших исследований влияния тяжелых металлов на рост микроскопических грибов были отобраны две культуры – *Fusarium equiseti* и *Cylindrocarpon magnusianum*, показавшие наилучшие эффекты выживаемости и особенности жизнедеятельности по результатам первого эксперимента. Культуры грибов также выращивали на питательной агаровой среде с добавлением различных концентраций солей тяжелых металлов. Схема эксперимента №2 представлена в таблице 2.

Таблица 2 – Схема эксперимента № 2 с культурами грибов *Cylindrocarpon magnusianum* и *Fusarium equiseti*

| Zn, мг/л | Cu, мг/л | Cr, мг/л | Pb, мг/л |
|----------|----------|----------|----------|
| 100 | 50 | 2,5 | 25 |
| 200 | 100 | 5 | 50 |
| 300 | 150 | 10 | 100 |

Для эксперимента использовали соли $ZnSO_4 \times 7H_2O$, $CuSO_4 \times 5H_2O$, $K_2Cr_2O_7$ и $PbSO_4$ с пересчетом на моделируемые концентрации металлов. В ходе эксперимента наблюдали показатели диаметра и скорости роста колоний гриба. Таким образом, были выращены популяции грибов *Fusarium equiseti* и *Cylindrocarpon magnusianum*, адаптированные к разным концентрациям ТМ. Эти популяции затем были использованы в создании накопительных культур (суспензии) и технике инокуляции ими растений.

Целью последующих экспериментов (эксперименты №№ 3-8) было выявление роли инокуляции в формировании устойчивости растений к действию разных концентраций солей, в том числе тяжелых металлов.

С растениями проводили эксперименты двух видов. Эксперименты № 3 (*Cylindrocarpon magnusianum*) и 4 (*Fusarium equiseti*) заключались в инокуляции растений культурами грибов и популяциями этих грибов, предварительно адаптированными к разным концентрациям хлорида натрия. Инокуляцию томата в данном и последующих экспериментах проводили в фазе формирования первой пары настоящих листьев во время пикировки растений. В ходе эксперимента проводился полив тестовых культур питательным раствором с добавлением хлорида натрия в концентрациях согласно схеме эксперимента (таблицы 3, 4). Варианты опыта выполнялись в трехкратной повторности. В качестве субстрата использовали стерильные кокосовую стружку и песок в соотношении 3:1. Согласно схеме эксперимент №3 включал следующие варианты: 1 – абсолютный контроль (A0B0); 2 – без инокуляции (A0) при выращивании на субстрате с внесением NaCl 0,5 моль/л (B1); 3 – инокуляция культурой гриба (A1) при выращивании на субстрате без соли (B0) и с внесением NaCl 0,5 моль/л (B1); 4 – инокуляция адаптированными популяциями гриба (A2-A3) при выращивании на субстратах без соли (B0) и с внесением солей (B1-B2). Повторность вариантов опыта – 3-кратная.

Таблица 3 – Схема эксперимента № 3 с культурой гриба *Cylindrocarpon magnusianum*

| фактор А – культура / популяция гриба | фактор В – содержание NaCl в субстрате |
|--|--|
| A0 – без гриба | B0 – без NaCl |
| A1 – К – культура гриба | B1 – NaCl 0,5 моль/л |
| A2 – 0,5 моль/л – адаптированная популяция | B2 – NaCl 1 моль/л |
| A3 – 1 моль/л – адаптированная популяция | |

Эксперимент №4 включал варианты: 1 – абсолютный контроль (A0B0); 2 – инокуляция культурой гриба (A1) при выращивании на субстрате с внесением NaCl 0,5 моль/л (B1); 3 – инокуляция адаптированными к NaCl популяциями гриба (A2-A3) при выращивании на субстратах без соли (B0) и с внесением NaCl 0,5 моль/л (B1). Повторность вариантов опыта – 3-кратная.

Таблица 4 – Схема эксперимента № 4 с культурой гриба *Fusarium equiseti*

| фактор А – культура / популяция гриба | фактор В – содержание солей в субстрате |
|---|---|
| A0 – без гриба | B0 – без соли |
| A1 – К – культура гриба | B1 – NaCl 0,5 моль/л |
| A2 – 0,5 моль/л NaCl – адаптированная популяция | |
| A3 – 1 моль/л NaCl – адаптированная популяция | |

Поскольку при инокуляции *Fusarium equiseti* у растений был получен положительный эффект при их выращивании на субстратах с хлоридом натрия, то с этим грибом был проведен эксперимент № 5 по выращиванию инокулированных растений на субстратах с содержанием цинка в разных концентрациях, схема эксперимента представлена в таблице 5.

Таблица 5 – Схема эксперимента № 5 с культурой гриба *Fusarium equiseti*

| фактор А – культура / популяция гриба | фактор В – содержание цинка в субстрате |
|---|---|
| A0 – без гриба | B0 – без соли |
| A1 – К – культура гриба | B1 – Zn 50 мг/л |
| A2 – Zn 50 мг/л – адаптированная популяция | B2 – Zn 100 мг/л |
| A3 – Zn 100 мг/л – адаптированная популяция | B3 – Zn 200 мг/л |
| A4 – Zn 200 мг/л – адаптированная популяция | |

Согласно схеме эксперимент №5 включал следующие варианты: 1 – абсолютный контроль (A0B0); 2 – инокуляция культурой гриба (A1) при

выращивании на субстрате с внесением цинка (В1-В3); 3 – инокуляция адаптированными к солям цинка популяциями гриба (А2-А4) при выращивании на субстратах без цинка (В0) и с внесением цинка (В1-В3). Повторность вариантов опыта – 3-кратная.

В качестве тестовых растений для инокуляции использовали низкорослый сорт томата – Флорида петит.

По окончании эксперимента проводили морфологический и биохимический анализы растений, определяли степень развития грибной инфекции в корневой системе растений.

Далее проводились эксперименты по инокуляции растений томата (культурами грибов и их адаптированными популяциями), при этом внесение моделируемых концентраций химических элементов осуществлялось непосредственно в субстрат. Схемы экспериментов (№ 6 и 7) представлены в таблице 6.

Таблица 6 – Схема экспериментов (№ 6 и 7) по инокуляции тест-культуры культурами и адаптированными популяциями *Cylindrocarpon magnusianum* и *Fusarium equiseti*

| фактор А – культура гриба / популяция гриба | фактор В – содержание тяжелых металлов в субстрате |
|---|--|
| А0 – без гриба | В0 – без солей ТМ |
| А1 – К – культура гриба | В1 – Zn 100 мг/кг |
| А2 – Zn 100 мг/л – адаптированная популяция | В2 – Cu 50 мг/кг |
| А3 – Cu 50 мг/л – адаптированная популяция | В3 – Cu 100 мг/кг |
| А4 – Cu 100 мг/л – адаптированная популяция | В4 – Cu 150 мг/кг |
| А5 – Cu 150 мг/л – адаптированная популяция | В5 – Pb 10 мг/кг |
| А6 – Pb 10 мг/л – адаптированная популяция | В6 – Pb 50 мг/кг |
| А7 – Pb 50 мг/л – адаптированная популяция | В7 – Cr 2,5 мг/кг |
| А8 – Cr 2,5 мг/л – адаптированная популяция | В8 – Cr 10 мг/кг |
| А9 – Cr 10 мг/л – адаптированная популяция | |

Согласно схеме эксперименты № 6,7 включали следующие варианты: 1 – абсолютный контроль (A0B0); 2 – инокуляция культурой гриба (A0) при выращивании на субстрате без ТМ (B0) и с внесением ТМ (B1-B8); 3 – инокуляция адаптированными популяциями гриба (A2–A9) при выращивании на субстрате без ТМ (B0) и с внесением ТМ (B1–B8). Повторность вариантов опыта – 3-кратная.

Соли $ZnSO_4 \times 7H_2O$, $CuSO_4 \times 5H_2O$, $K_2Cr_2O_7$ и $PbSO_4$ с пересчетом на моделируемые концентрации металлов вносились непосредственно в субстрат до пересадки растений.

В качестве тестовой культуры для инокуляции использовали сорт томата – Балконное чудо. В качестве субстрата использовали стерильные кокосовую стружку и песок в соотношении 3:1.

Растения в рассадный период и до начала цветения выращивали в климатической камере BINDER KBWF-720. Со стадии начала цветения томаты выращивали на гидропонной установке Dutch Pot Aero с автоматическим поливом и искусственным освещением (лампы искусственного освещения) с программным блоком регуляции режима освещения (продолжительность светового дня – 10 часов).

По окончании экспериментов проводили морфологический анализ (биомасса надземной части, биомасса корней), биохимический анализ (содержание: сухого вещества в корнях и надземной части; фотосинтетических пигментов; аскорбиновой кислоты (витамина С) и нитратов в листьях) растений, определяли степень развития грибной инфекции в корневой системе опытных растений.

Для изучения биохимических особенностей эндотрофных микромицетов *F. equiseti* и *S. magnusianum* при воздействии разных концентраций тяжелых металлов в субстрате был проведен ещё один эксперимент, в котором в качестве тяжелых металлов использовали биогенный и небιοгенный химические элементы (эксперимент № 8). Грибы культивировали на агаровой среде с внесением разных концентраций меди и хрома: Cu – 50; 100; 150 мг/л; Cr – 2,5; 5; 10 мг/л. В

эксперименте особенности реакции гриба и затем растений на условия стресса оценивались по содержанию малонового диальдегида (МДА).

По окончании эксперимента адаптированные к меди и хрому популяции *Fusarium equiseti* также были использованы для эксперимента № 9 для инокуляции культуры томата при дальнейшем выращивании на субстратах с содержанием меди и хрома (таблица 7).

Таблица 7 – Схема эксперимента № 9 по инокуляции тест-культуры культурой и адаптированными популяциями *Fusarium equiseti*

| А – фактор – культура гриба / популяция гриба | В – фактор – содержание ТМ в субстрате |
|---|--|
| А0 – без гриба | В0 – без солей ТМ |
| А1 – Cu 50 мг/л – адаптированная популяция | В1 – Cu 50 мг/кг |
| А2 – Cu 100 мг/л – адаптированная популяция | В2 – Cu 100 мг/кг |
| А3 – Cu 150 мг/л – адаптированная популяция | В3 – Cu 150 мг/кг |
| А4 – Cr 2,5 мг/л – адаптированная популяция | В4 – Cr 2,5 мг/кг |
| А5 – Cr 5 мг/л – адаптированная популяция | В5 – Cr 5 мг/кг |
| А6 – Cr 10 мг/л – адаптированная популяция | В6 – Cr 10 мг/кг |

Таким образом, эксперимент № 9 включал следующие варианты: 1 – абсолютный контроль (А0В0); 2 – инокуляция адаптированными популяциями гриба (А1–А6) при выращивании на субстрате без ТМ (В0) и с внесением ТМ (В1–В6). Повторность вариантов опыта – 3-кратная.

Соли ТМ с пересчетом на моделируемые концентрации также вносились непосредственно в субстрат до пересадки растений.

В качестве тестовых растений для инокуляции использовали сорт томата – Балконное чудо. В качестве субстрата использовали стерильные кокосовую стружку и песок в соотношении 3:1.

По окончании эксперимента помимо комплекса показателей, наблюдаемых ранее, было определено содержание МДА в листьях томата. Также определяли содержание ТМ (меди и хрома) в листьях растений и субстрате. Анализ ТМ

проведен в испытательной лаборатории АО Агрохимцентра «Удмуртский» (номер в реестре аккредитованных лиц № RA.RU.21ПА13 от 16.08.2016 г.).

Описание методов лабораторного анализа.

Биомасса и процентное содержание сухого вещества в надземной части и корневой системе растений определены весовым методом с помощью аналитических весов HR-250 AZG (Япония), сушильного шкафа ШСУ-М (Россия) и анализатора влажности OHAUS MB-27 (США) (ГОСТ 31640-2012).

Количественное определение фотосинтетических пигментов (хлорофиллов *a*, *b* и каротиноидов) было проведено на спектрофотометре ПЭ-5400 ВИ (Россия) путем определения оптической плотности спиртовой вытяжки пигментов с дальнейшим расчетом концентрации пигментов по уравнениям Холма-Ветштейна (Гавриленко, Жигалова, 2003; Булда и др., 2008). Плотность экстракта на спектрофотометре измеряли при длинах волн, соответствующих максимумам поглощения хлорофиллов *a* (660 нм) и *b* (642,5 нм) в красной области спектра и при длине волны абсорбционного максимума каротиноидов (440,5 нм).

Содержание аскорбиновой кислоты в листьях растений определяли по ГОСТ 24556-89 (титриметрический метод).

Содержание нитратов в листьях растений томата определяли по методу ЦИНАО (Аринушкина, 1961). Принцип метода основан на извлечении нитратов из гомогенизированного образца растений раствором алюмокалиевых квасцов с последующим потенциометрическим определением их в суспензии или растворе с помощью ионно-селективного электрода.

Содержание малонового диальдегида (МДА) в мицелии гриба и листьях растений оценивали по степени накопления продукта его реакции с тиобарбитуровой кислотой (ТБК), определяя оптическую плотность раствора на спектрофотометре при длине волны 532 нм (Жильцова, 2011). Для определения содержания МДА в листьях растений навеску гомогенизировали в реакционной среде, содержащей 0,5% раствор ТБК в 20 % трихлоруксусной кислоте (ТХУ).

При определении содержания МДА в мицелии гриба в пробирку с грибной биомассой добавляли 2 мл дистиллированной воды и 3 мл 10% ТХУ. Из получившегося гомогената отбирали пробу 2 мл и добавляли 0,5% ТБК.

Степень развития грибной инфекции (инокулята) в корневой системе растений.

Предварительно осуществляли подготовку корневой системы растений. Корни промывали проточной водой в ситах диаметром 200 мкм. Далее проводили обеззараживание корней. Для этого их погружали на 30 секунд в 70 %-ный этиловый спирт, 5 мин – в 2,5 %-ный раствор NaCl. После этого проводили шестикратное промывание корней дистиллированной водой и высушивали естественным путем (для проведения анализа ДНК), либо помещали для фиксации в 15 %-ный этиловый спирт для дальнейшей мацерации и определения степени развития грибной инфекции в корнях растений.

Степень развития полезной грибной инфекции (инокулята) в корневой системе растений определяли с помощью метода Травло (Штарк, Лабутова, 2014) с предварительной мацерацией корней.

Мацерацию корней томата проводили с использованием водяной бани WB-4MS. Корни, находящиеся в 10 %-ном растворе KOH, в течение 10 минут держали в водяной бане при температуре 95 °С. Далее корни на 3 минуты погружали в 5 %-ный раствор HCl, после чего заливали 1 %-ным раствором трипана и помещали в водяную баню (температура 95 °С) на 5 минут, затем заливали 96% этанолом и опять помещали на 2 минуты в водяную баню с такой же температурой. После проведенной мацерации корни растений заливали специальным раствором (молочная кислота, глицерин и дистиллированная вода в соотношении 1:2:1) и хранили до процедуры микроскопирования.

Степень развития грибной инфекции в корневой системе определяли методом микроскопирования с использованием цифрового микроскопа Levenhuk D870T (Германия) с кинокамерой, 8 Мпикс, тринокулярного при увеличении $\times 100$. Для количественного учета использовали шкалу насыщенности корней микромицетами, которая включает 6 классов (таблица 8). Каждый класс

соответствует определенной плотности грибной инфекции в корне и, соответственно, проценту плотности от максимальной.

Таблица 8 – Классы насыщенности корней микромицетами для определения интенсивности развития грибной инфекции

| Классы | 5 | 4 | 3 | 2 | 1 | 0 |
|----------|--------|-------|-------|-------|------|-----|
| Средняя | 95 % | 80 % | 50 % | 20 % | 5 % | 0 % |
| Диапазон | 100-88 | 87-66 | 65-36 | 35-13 | 12-1 | 0 |

Далее рассчитывали показатели, характеризующие общее развитие эндотрофных грибов в корне растения: частоту встречаемости грибной инфекции (F, %) и интенсивность развития грибной инфекции в корне (M, %).

Частоту встречаемости грибной инфекции, выраженную в процентах, вычисляли по формуле:

$$F = \frac{100 \times (N - n)}{N}$$

где N – общее число просмотренных отрезков;

n – число отрезков без гриба.

Интенсивность развития грибной инфекции, пересчитанную на 1 см корня и выраженную в процентах, рассчитывали по формуле:

$$M = \frac{95 \times n_5 + 80 \times n_4 + 50 \times n_3 + 20 \times n_2 + 5 \times n_1}{N}$$

где n_5 – сумма отрезков корней, относящихся к 5 классу;

n_4 – сумма отрезков корней, относящихся к 4 классу и т. д.;

N – общее число просмотренных отрезков.

Математическая обработка результатов проведена с использованием пакета «Statistica 6.0» методами описательной статистики. Достоверность различий вариантов опыта установлена при $p < 0,05$.

ГЛАВА 3 ПРЕДЕЛЫ ТОЛЕРАНТНОСТИ МИКРОСКОПИЧЕСКИХ ГРИБОВ К ЗАСОЛЕНИЮ

3.1 Исследование пределов толерантности микроскопических грибов к действию хлорида натрия

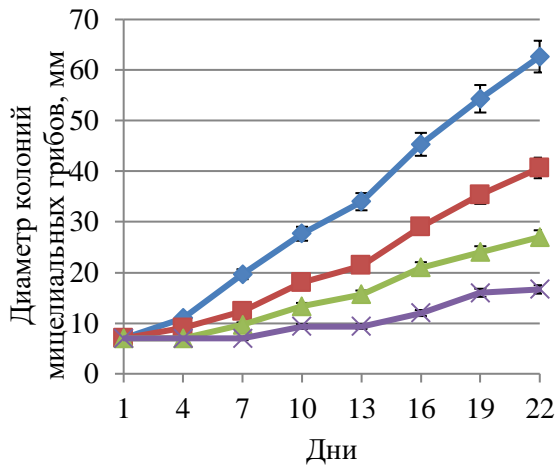
В проведенных исследованиях были использованы культуры грибов из коллекции учебно-научной лаборатории «Экологические биотехнологии» Удмуртского государственного университета, сформированной в результате выполнения международных грантов (Erasmus Mundus, Fullbright) (руководитель Бухарина И.Л.). Изоляты грибов были выделены из корневой системы древесных растений, длительно произрастающих в насаждениях на территории санитарно-защитных зон (СЗЗ) промышленных предприятий «Ижсталь» и «Керамоблок» в г. Ижевске. Предприятие «Ижсталь» является одним из основных загрязнителей города. В насаждениях СЗЗ данного предприятия зарегистрированы антропогенные почвы с преобладанием хемоземов, уровень загрязнения которых оценивается как опасный. Содержание многих химических элементов здесь, в том числе меди, хрома, свинца и цинка, превышает значений ПДК (таблица Б.1 Приложения Б). Уровень загрязнения почвы на данной территории связан как со спецификой предприятия (производство стали и чугуна), так и с особенностями ландшафта. Предприятие расположено в центральной исторической части города и находится в низинной топографической зоне. В насаждениях санитарно-защитной зоны промышленного предприятия «Керамоблок» уровень загрязнения почв оценивается как умеренно опасный. Оценка жизненного состояния древесных растений на данных территориях показала, что они находятся в хорошем жизненном состоянии (Bukharina, 2016).

По результатам изучения литературных источников выявлено, что на загрязненных территориях, в том числе с содержанием в почве солей тяжелых металлов (ТМ), повсеместно обнаружены эндофиты (Bilal и др., 2019; Sharma и др., 2019). При этом отмечено, что условия происхождения (места нахождения)

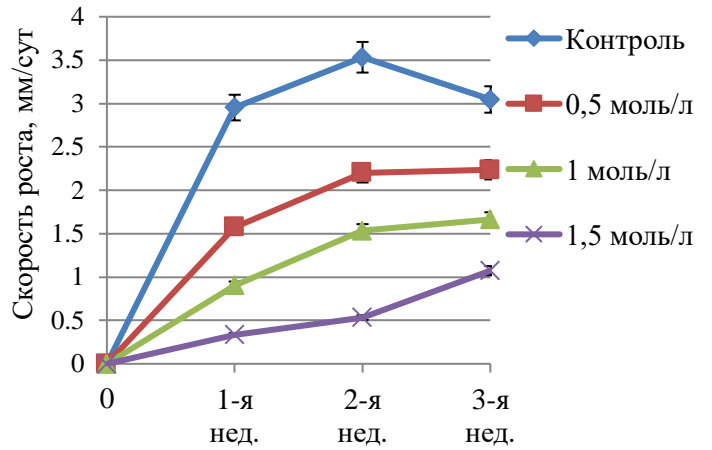
эндобитного организма оказывают влияние на его устойчивость к загрязнителям (Rydlova, Vosatka, 2003; Domka et al., 2019; Hou, 2020). Отсюда возникло предположение, что изолированные культуры грибов, выделенные из корней растений, длительное время произрастающих в условиях загрязнения, могут обладать устойчивостью к засолению почв, в том числе к высоким концентрациям хлорида натрия и солей ТМ.

Хлорид натрия является легкорастворимой солью и может входить в состав различных антигололедных средств, в том числе, используемых на территории Удмуртской республики (Петров, 2019). В связи с этим в почвах вблизи автомобильных и пешеходных дорог наблюдается повышенное содержание хлоридов, что в свою очередь ведет к засолению и деградации почв, опасных для растений и почвенных микроорганизмов (Меланхолин, Лысиков, 2002; Бухарина, 2009; Петров, 2019).

Для изучения устойчивости к засолению были использованы пять микромицетов *Arthopyreniaceae sp.*, *Leptosphaeria sp.* и *Fusarium oxysporum*, *Fusarium equiseti* и *Cylindrocarpon magnusianum*. Культуры грибов (изоляты) выращивали на агаризированных субстратах с внесением разных концентраций хлорида натрия. Состояние грибов оценивали, измеряя диаметр колоний гриба каждые трое суток после посева, и рассчитывали скорость роста колоний культуры в течение трех недель. Результаты представлены на рисунках 1-5 и в Приложении Б.

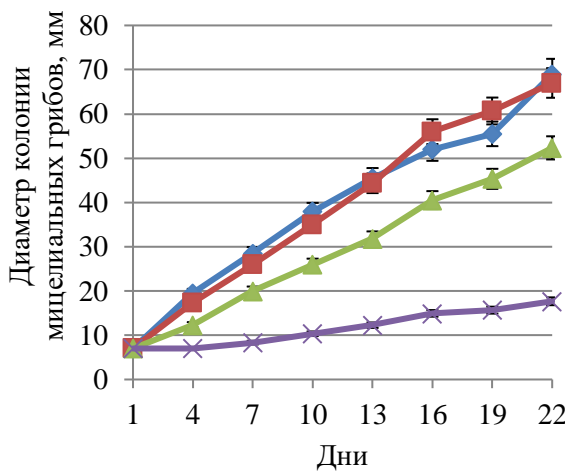


А

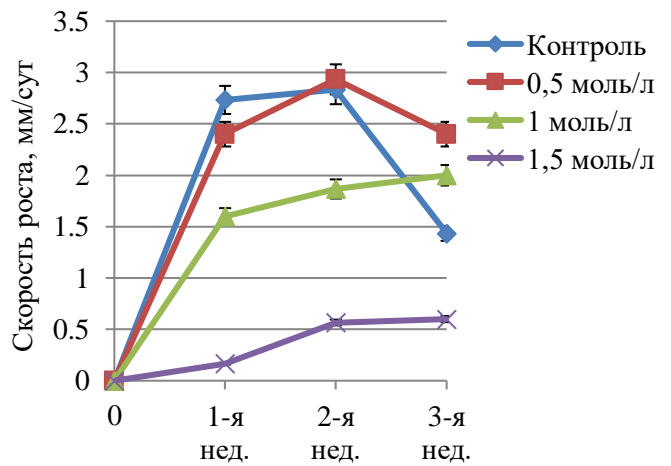


В

Рисунок 1 – Динамика размеров (А) и скорость роста колоний (В) *Arthoryreniaceae sp.* на субстратах с разной концентрацией NaCl

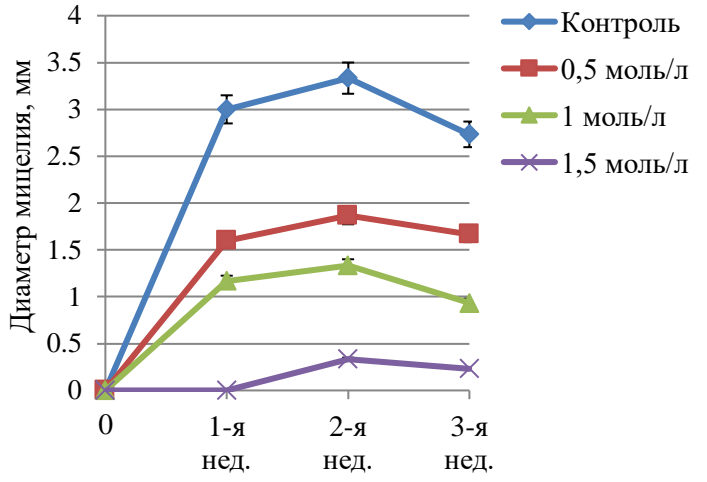
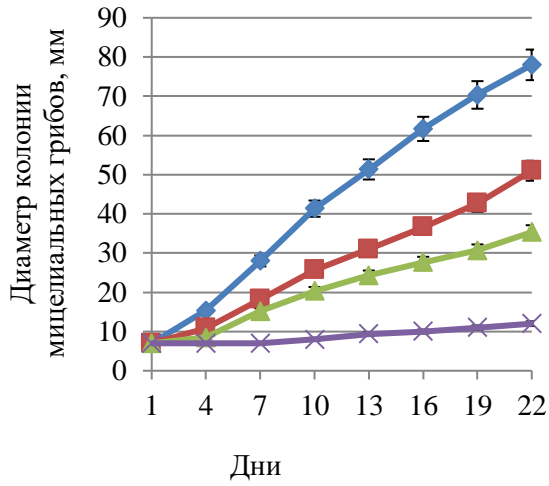


А



В

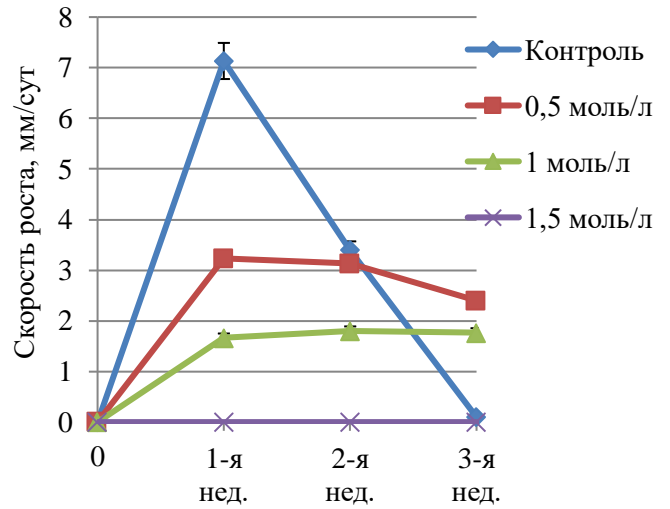
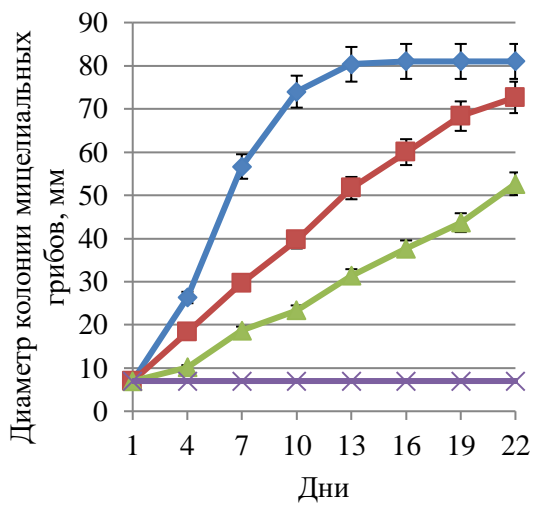
Рисунок 2 – Динамика размеров (А) и скорость роста колоний (В) *Cylindrocarpon magnusianum* на субстратах с разной концентрацией NaCl



А

В

Рисунок 3 – Динамика размеров (А) и скорость роста колоний (В) *Leptosphaeria sp.* на субстратах с разной концентрацией NaCl



А

В

Рисунок 4 – Динамика размеров (А) и скорость роста колоний (В) *Fusarium oxysporum* на субстратах с разной концентрацией NaCl

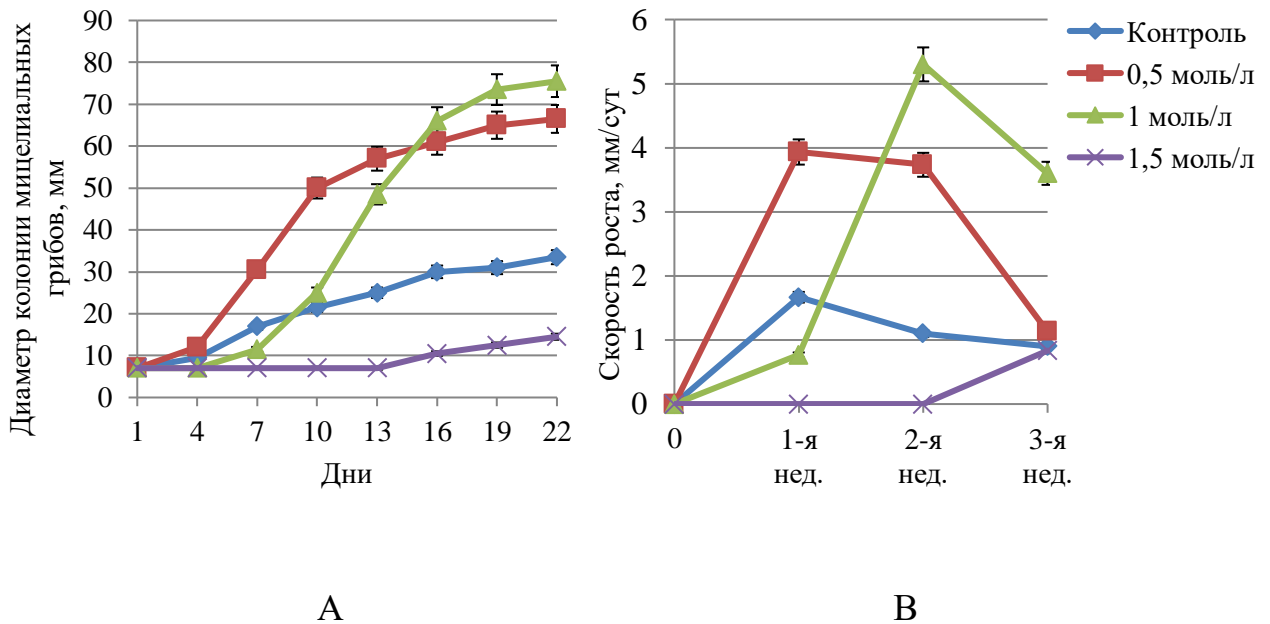


Рисунок 5 – Динамика размеров (А) и скорость роста колоний (В) *Fusarium equiseti* на субстратах с разной концентрацией NaCl

Результаты эксперимента показали, что у всех изучаемых культур грибов размеры колоний уменьшались с увеличением концентрации хлорида натрия в субстрате. Исключением были: *Cylindrocarpon magnusianum*, у которого не наблюдалось достоверной разницы между вариантом 0.5 моль/л и контролем в размерах колоний; *Fusarium equiseti*, у которого в вариантах 0.5 и 1.0 моль/л размеры колоний существенно превосходили показатели контрольного варианта.

Хлорид натрия в максимальной концентрации оказался токсичным для всех изучаемых культур грибов, а для *Fusarium oxysporum* концентрация 1.5 моль/л была летальной. Следует отметить, что при такой концентрации хлорида натрия *Cylindrocarpon magnusianum* проявил признаки роста, но лишь со второй недели эксперимента.

Анализ скорости роста колоний грибов выявил особенности ростовых процессов в течение эксперимента. У *Arthopyreniaceae sp.* в контроле скорость роста колоний составляла 3,0-3,5 мм/сут. и в течение трех недель достоверно не менялась. В вариантах 1.0-1.5 моль/л NaCl в первую неделю скорость роста колоний гриба была существенно ниже, чем в контроле и составляла соответственно $0,9 \pm 0,2$; $0,3 \pm 0,1$ мм/сут. В последующие недели скорость роста

колоний в этих вариантах стала возрастать, но достигла контрольных значений только на третьей неделе эксперимента. Лишь в варианте 0.5 моль/л скорость роста не имела отличий от контроля в течение всего эксперимента. Следовательно, для этого вида гриба хлорид натрия в концентрации 0.5 моль/л не влияет на рост колоний.

Скорость роста колоний *Cylindrocarpon magnusianum* в контроле также в течение трех недель достоверно не менялась и составляла 2,5...2,8 мм/сут. В варианте 0.5 моль/л в течение всего эксперимента скорость роста не имела существенных различий с контролем. В вариантах 1.0 и 1.5 моль/л в первую неделю скорость роста колоний гриба была существенно ниже, чем в контроле и составляла соответственно $1,6 \pm 0,0$ и $0,3 \pm 0,2$ мм/сут. Далее со второй недели культивирования в варианте 1.0 моль/л скорость роста колоний стала возрастать и достигла значений контроля. В варианте 1.5 моль/л NaCl скорость роста со второй недели несколько возросла – на 0,3 мм/сут., но оставалась такой же низкой до конца эксперимента.

У *Leptosphaeria sp.* в контроле скорость роста колоний в течение всего времени эксперимента достоверно не менялась и составляла 2,7...3,3 мм/сут. В вариантах 0.5 и 1.0 моль/л в первую неделю скорость роста была существенно ниже, чем в контроле и составляла соответственно $1,6 \pm 0,2$ и $1,2 \pm 0,3$ мм/сут. Во вторую неделю изменений не наблюдалось, скорость роста колоний гриба в этих вариантах также не достигла значений контроля. Лишь на третьей неделе эксперимента скорость роста в вариантах 0.5 и 1.0 моль/л достоверных отличий от контроля не имела. В варианте 1.5 моль/л рост колоний гриба стал наблюдаться со второй недели, однако скорость роста была чрезвычайно низкой.

В контроле у *Fusarium oxysporum* в первую неделю эксперимента скорость роста была весьма значительной – $7,1 \pm 1,1$ мм/сут, поэтому, из-за ограниченности пространства в чашке Петри, в последующие недели она стала достоверно снижаться. В вариантах 0.5 и 1.0 моль/л в первую неделю скорость роста колоний гриба была достоверно ниже, чем в контроле, хотя по численным значениям, особенно в варианте 0.5 моль/л, существенно превосходила показатели других

изучаемых культур грибов. Со второй недели скорость роста колоний гриба в данных вариантах уже не имела достоверных различий с контролем. При концентрации NaCl 1.5 моль/л рост колоний в течение эксперимента не наблюдался. Таким образом, эта концентрация хлорида натрия для *F. oxysporum* оказалась пороговой.

У *Fusarium equiseti* в контроле скорость роста колоний была невысокой и достоверно снижалась в течение трех недель от $1,7 \pm 0,2$ до $0,9 \pm 0,0$ мм/сут. Стоит отметить, что культура *F. equiseti* отличалась самыми низкими показателями роста среди изученных культур грибов. В вариантах 0.5 и 1.0 моль/л в первую неделю эксперимента скорость роста достоверно не имела отличий от контрольного варианта. Со второй недели скорость роста колоний гриба в варианте 1.0 моль/л увеличилась и до конца эксперимента имела достоверно более высокие показатели по сравнению с контролем и другими вариантами эксперимента. В варианте 0.5 моль/л в течение двух последующих недель скорость роста колоний гриба также достоверно не отличалась от контроля. При концентрации NaCl 1.5 моль/л рост колоний гриба начался на третьей неделе эксперимента, при этом скорость роста была весьма низкой и от контроля достоверно не отличалась.

Таким образом, изучаемые культуры грибов имели видоспецифические особенности ростовых процессов, в том числе, в условиях солевого стресса. У контрольных вариантов *Arthopyreniaceae sp.*, *Cylindrocarpon magnusianum* и *Leptosphaeria sp.* скорость роста колоний в течение всего эксперимента оставалась примерно одинаковой. Представители рода *Fusarium* имели существенные различия в динамике и показателях роста. *Fusarium oxysporum* отличался высокой скоростью роста в контроле, а *Fusarium equiseti*, наоборот, имел самые низкие показатели.

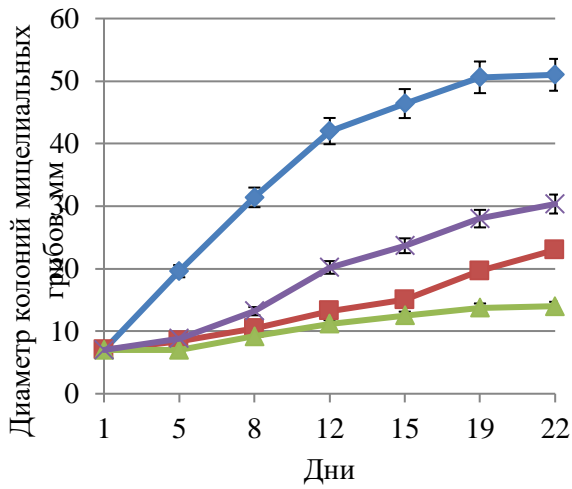
Внесение в среду хлорида натрия вызвало ингибирование роста всех изучаемых культур грибов: скорость роста была существенно ниже, чем в контроле, за исключением *Cylindrocarpon magnusianum* и *Fusarium equiseti*. Концентрации 0.5 и 1 моль/л стимулировали рост *Fusarium equiseti*, в течение

всего эксперимента показатели роста колоний были существенно выше, чем в контроле. На примере представителей рода *Fusarium* можно отметить, что вид гриба с более интенсивным ростом колоний оказался менее устойчив к внесению хлорида натрия в субстрат. Для вида с максимальной скоростью ростовых процессов концентрация NaCl 1.5 моль/л оказалась летальной.

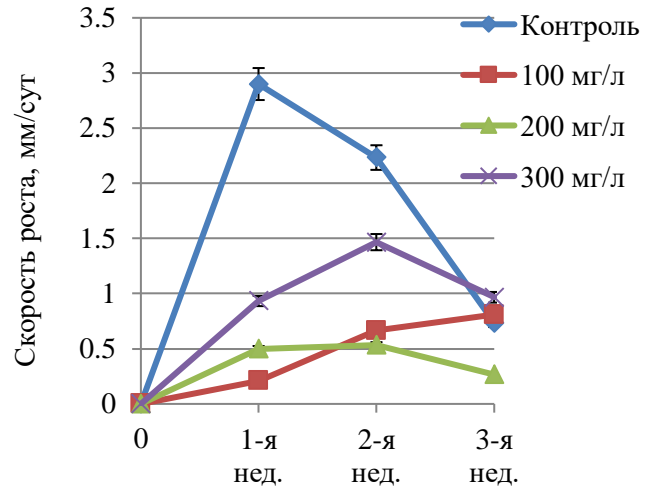
3.2 Особенности металлорезистентности изучаемых видов микромицетов

Выбор тяжелых металлов для изучения металлорезистентности микромицетов определен актуальностью высокого содержания и превышения значений ПДК металлов в промышленных центрах. Моделируемые концентрации ТМ в опыте планировались следующим образом. За основу были взяты ПДК металлов в почве: значения концентраций менее, примерно равные и больше ПДК. ПДК валового содержания свинца в почве составляет 32 мг/кг, шестивалентного хрома – 0,05 мг/кг. ПДК подвижной формы меди в почве – 3 мг/кг, цинка – 23 мг/кг (ГН 2.1.7.2041-06). Но по результатам предварительного тестирования культур грибов было установлено, что ТМ (Zn, Cu, Pb и Cr⁶⁺) в концентрациях, равных ПДК или меньше, не оказывали какого-либо достоверного воздействия на рост культур гриба. Исходя из этого, моделируемые концентрации этих элементов были увеличены. При планировании экспериментов также учитывалась растворимость металлов, выбранных для изучения, в жидкой питательной среде.

Для дальнейших исследований влияния разных концентраций тяжелых металлов были отобраны два вида микромицетов – *Cylindrocarpon magnusianum* и *Fusarium equiseti*, у которых были определены высокие показатели толерантности к хлориду натрия и проявились адаптивные реакции, выраженные в регуляции ростовых процессов. В качестве тяжелых металлов были использованы цинк и медь (биогенные элементы) и хром и свинец (не биогенные элементы, отличаются особой опасностью для жизнедеятельности организмов). Результаты измерений диаметра и скорости роста колоний *C.magnusianum* представлены на рисунках 6-9 и Приложении В, *F.equiseti* – на рисунках 10-13 и Приложении В.

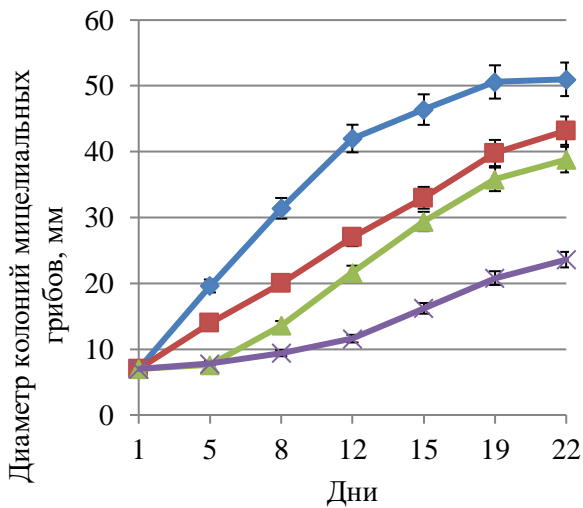


А

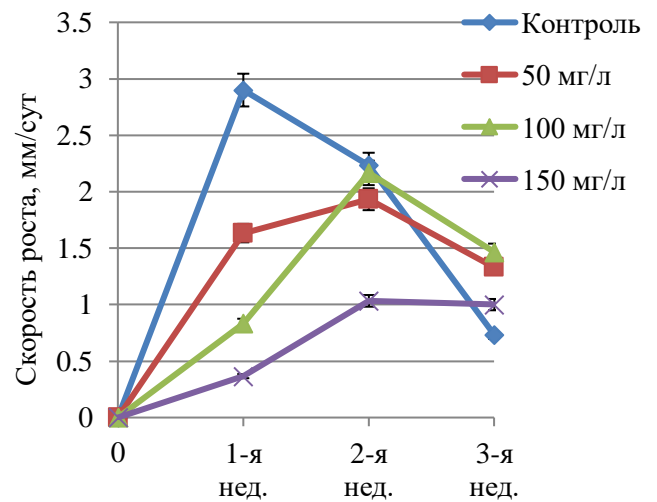


В

Рисунок 6 – Динамика размеров (А) и скорость роста (В) колоний *Cyindrocarpon magnusianum* на субстратах с разной концентрацией цинка

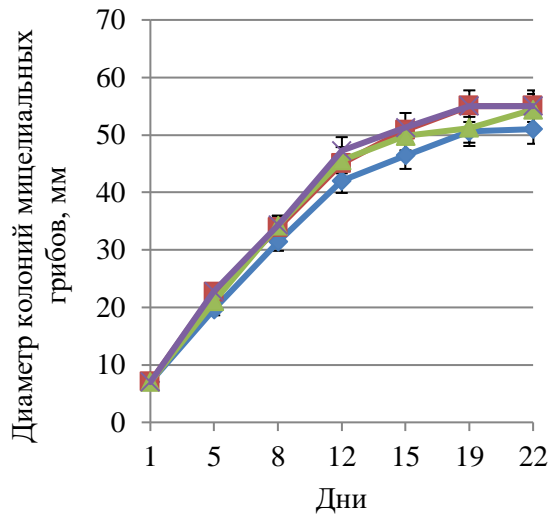


А

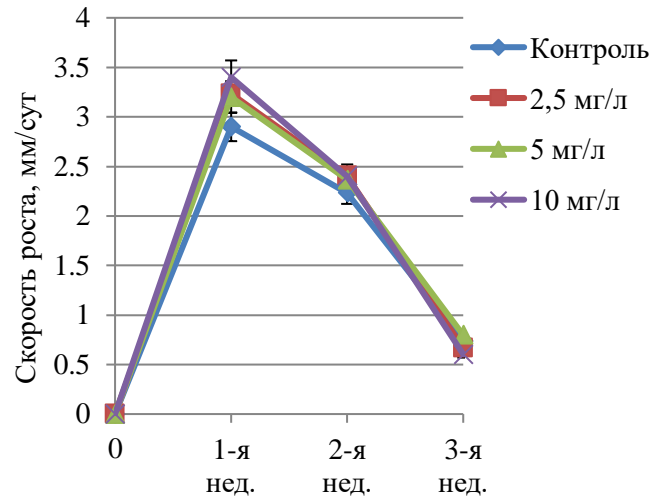


В

Рисунок 7 – Динамика размеров (А) и скорость роста (В) колоний *Cyindrocarpon magnusianum* на субстратах с разной концентрацией меди

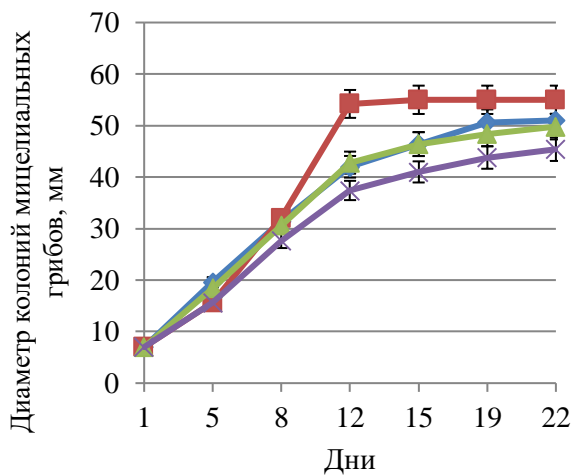


А

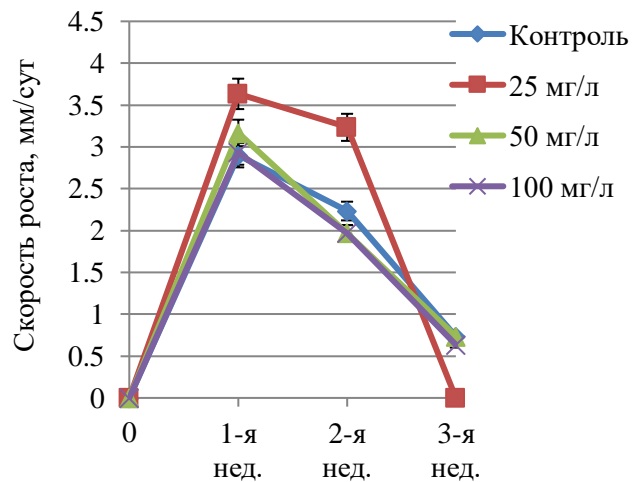


В

Рисунок 8 – Динамика размеров (А) и скорость роста (В) колоний *Cylindrocarpon magnusianum* на субстратах с разной концентрацией хрома



А



В

Рисунок 9 – Динамика размеров (А) и скорость роста (В) колоний *Cylindrocarpon magnusianum* на субстратах с разной концентрацией свинца

Результаты эксперимента показали, что внесение цинка и меди вызвало ингибирование роста *Cylindrocarpon magnusianum*. Размеры колоний гриба во всех вариантах с внесением Zn и Cu были достоверно меньше по сравнению с контролем и достоверно уменьшались по мере роста концентрации химического

элемента в субстрате (рис. 6А, 7А). Тем не менее, наибольшие концентрации ТМ – Zn 300 мг/л и Cu 150 мг/л, – не оказались для грибов пороговыми.

Скорость роста колоний *C. magnusianum* при внесении в субстрат цинка и меди в разных концентрациях в первую неделю эксперимента была достоверно ниже, чем в контроле (рис. 6В, 7В). Из изученных биогенных элементов более агрессивным для *C. magnusianum* оказался цинк. Тем не менее, даже при высокой концентрации меди и цинка в субстрате ростовые процессы мицелия наблюдались и даже увеличивались со второй недели культивирования.

Хром и свинец оказались менее токсичными для *C. magnusianum*. Размеры колоний грибов при всех моделируемых концентрациях хрома достоверно не отличались от контроля (рис. 8А). А при содержании в среде свинца в концентрации 25 мг/л диаметр колоний *C. magnusianum* был больше, чем у контрольного варианта (рис. 9А).

Скорость роста колоний во всех вариантах с содержанием хрома не имела отличий от контроля и, также как в контроле, сначала возрастала, а затем снижалась. Достоверных различий в скорости роста колоний между всеми опытными вариантами и контролем не установлено (рис. 8В). Следовательно, содержание хрома в субстрате не оказало негативного воздействия на рост *C. magnusianum*.

Результаты эксперимента с *Fusarium equiseti* представлены на рисунках 10-13 и в Приложении В.

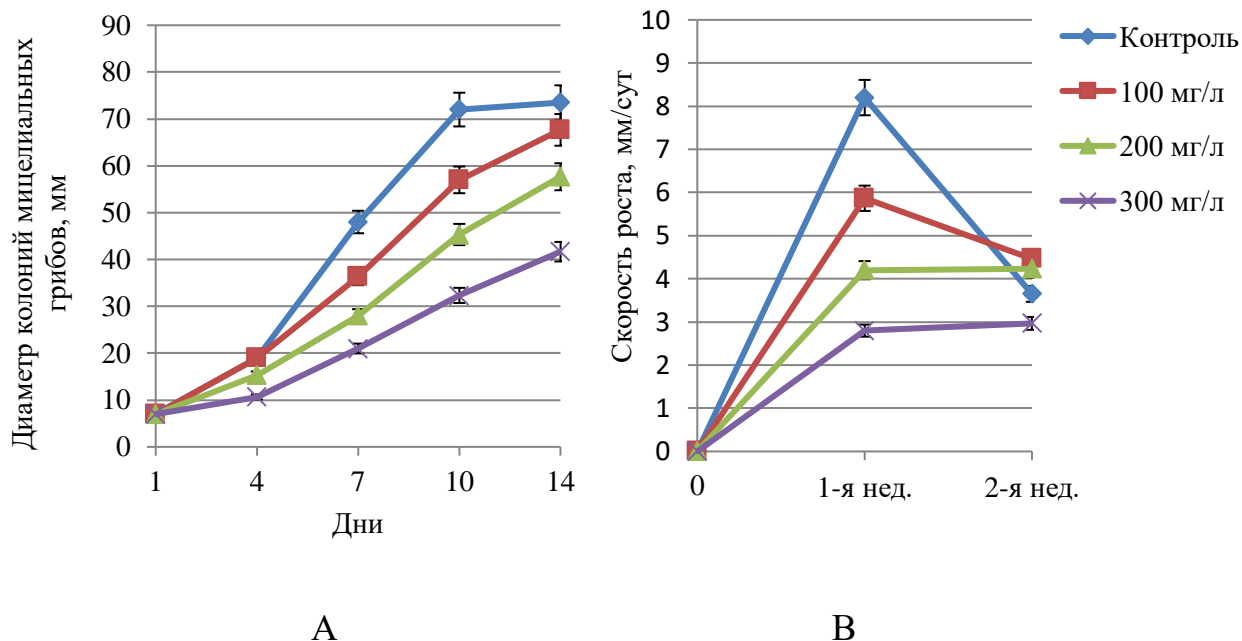


Рисунок 10 – Динамика размеров (А) и скорость роста (В) колоний *Fusarium equiseti* на субстратах с разной концентрацией цинка

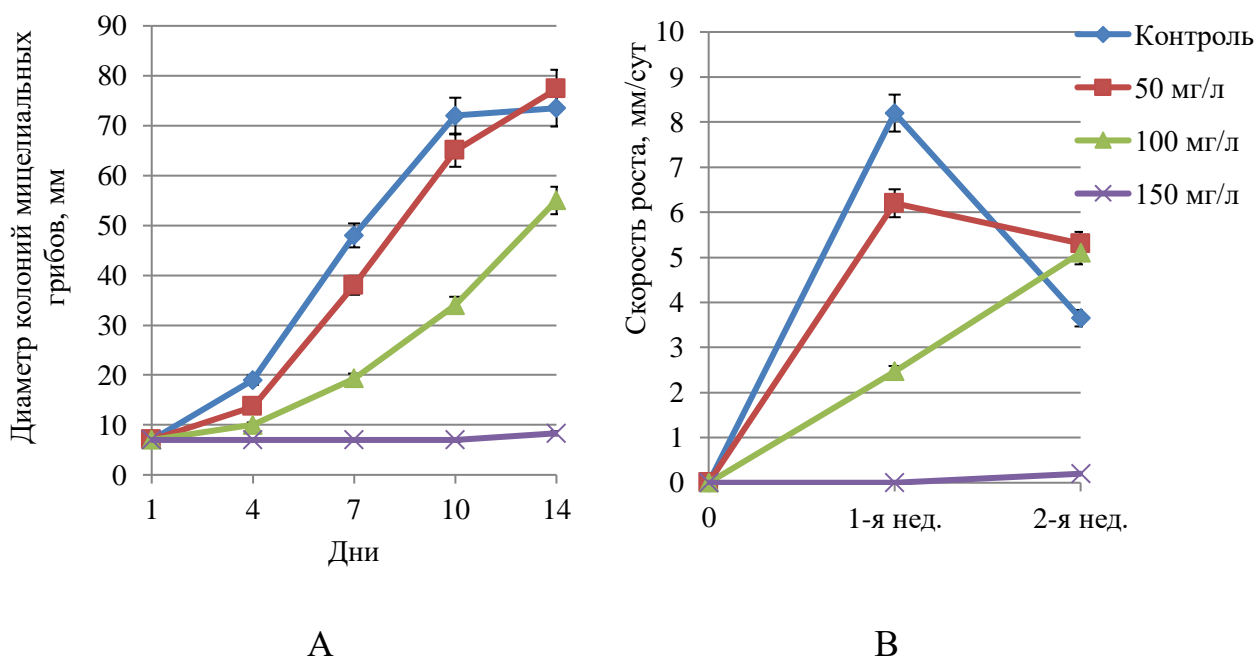


Рисунок 11 – Динамика размеров (А) и скорость роста (В) колоний *Fusarium equiseti* на субстратах с разной концентрацией меди

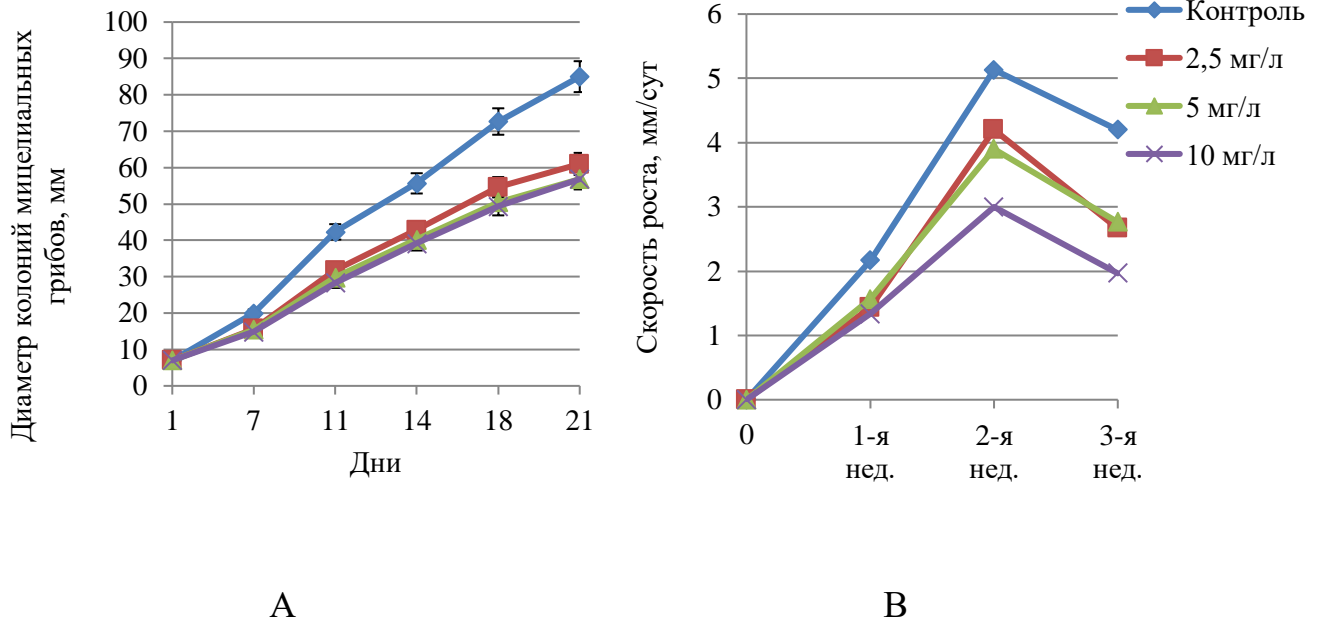


Рисунок 12 – Динамика размеров (А) и скорость роста (В) колоний *Fusarium equiseti* на субстратах с разной концентрацией хрома

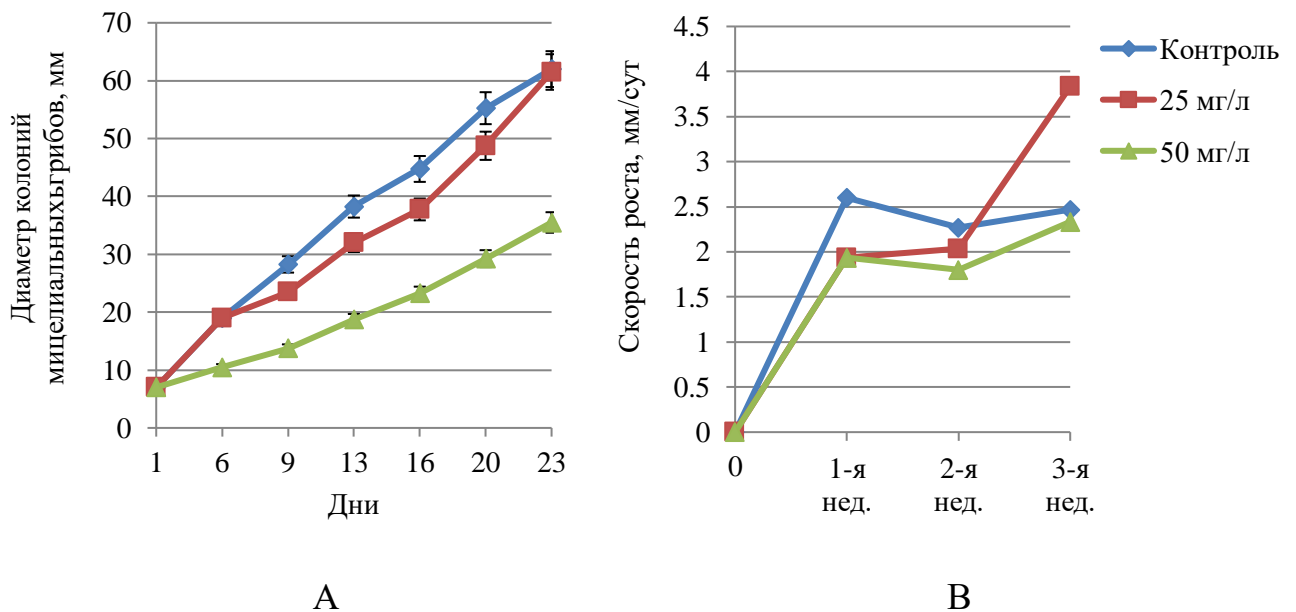


Рисунок 13 – Динамика размеров (А) и скорость роста (В) колоний *Fusarium equiseti* на субстратах с разной концентрацией свинца

В эксперименте с *F. equiseti* результаты были аналогичны с *C. magnusianum*. Наибольшее негативное влияние на культуру *F. equiseti* также оказали цинк и медь. При внесении цинка размеры колоний *F. equiseti* уменьшались с увеличением концентрации цинка в субстрате (рис. 10А). Концентрация меди 150

мг/л оказалась для гриба токсичной, но не пороговой. На второй неделе эксперимента даже при такой концентрации меди начался рост колоний (рис. 11А). При этом при самой низкой из изучаемых концентраций меди в субстрате (50 мг/л) диаметр колоний гриба в первые недели эксперимента незначительно отличался от контрольного варианта, а к концу эксперимента даже достиг значений контроля.

Скорость роста колоний *F. equiseti* при внесении в субстрат цинка в разных концентрациях была достоверно ниже контрольных значений, при концентрации 300 мг/л – наименьшей. При внесении в субстрат меди, так же как и в варианте с цинком, в первую неделю эксперимента скорость роста культуры с увеличением концентрации металла снижалась и была ниже контрольных значений. В ходе эксперимента при концентрации меди 100 мг/л скорость роста колоний возросла, а в варианте Cu 150 мг/л рост колоний начался, но скорость роста была очень низкой и значительно ниже контроля.

Варианты Cr 2.5, Cr 5 и Cr 10 мг/л имели меньшие размеры диаметра колоний по сравнению с контролем. При этом достоверной разницы между собой варианты с внесением хрома не имели. Размеры колоний *F. equiseti* при концентрации свинца 25 мг/л в начале и конце эксперимента не имели достоверных отличий от контроля.

Скорость роста колоний *F. equiseti* при внесении в субстрат хрома в первую неделю эксперимента лишь в варианте Cr 2.5 мг/л была достоверно ниже, чем в контроле. Далее в течение следующих двух недель скорость роста колоний во всех опытных вариантах достоверно от контроля не отличалась. При этом максимальная скорость роста во всех вариантах наблюдалась на второй неделе эксперимента.

В эксперименте с внесением свинца скорость роста колоний *F. equiseti* во всех опытных вариантах, так же как в эксперименте с *C. magnusianum*, в течение всего эксперимента от контроля достоверно не отличалась. При этом максимальная скорость роста колоний в опытных вариантах наблюдалась на третьей неделе эксперимента.

Таким образом, проведенные эксперименты показали высокую устойчивость *F. equiseti* и *C. magnusianum* к содержанию ТМ в субстрате. Результаты имели черты сходства с результатами исследований микроскопических грибов, выделенных из техногенных территорий с повышенным содержанием тяжелых металлов в почве или воде. Так в проведенных нами исследованиях *F. equiseti* проявил высокую устойчивость к содержанию хрома и свинца в субстрате, где размеры колоний культур грибов достоверно не отличались от контроля, либо имели небольшие численные различия с контролем, при концентрации свинца 25 мг/л даже наблюдался стимулирующий эффект. При этом известны результаты других исследований, в которых изоляты грибов *Aspergillus flavus* CR500, *Macrophomina phaseolina*, *Pseudomonas orientalis* и *Chaetomium cupreum* проявляли высокий индекс толерантности к содержанию Cr (VI), применяя морфологическую и биохимическую ответные реакции (Kumar, Dwiwedi, 2019; Ortiz, 2019; Shoaib, 2019). В исследованиях W.A. Akinkunmi (2015) показана способность *F. equiseti* адсорбировать большое количество свинца (97,9 %) из среды с концентрацией свинца 300 мг/л. Устойчивость изолятов грибов к содержанию меди и цинка в субстрате показана в работах с *Fomitopsis meliae*, *Trichoderma ghanense* и *Rhizopus microscopus*, выделенными из мест добычи золота, и энтомопатогенным грибом *Beauveria bassiana*, способным адсорбировать из загрязненной воды такие тяжелые металлы, как Zn, Cu, Cd, Cr (VI) и Ni (Gola, 2016; Oladipoa, 2018).

Полученные в ходе данного эксперимента результаты демонстрируют высокую устойчивость *F. equiseti* и *C. magnusianum* к содержанию тяжелых металлов в субстрате и возможность их использования в качестве инокулята для эксперимента по повышению выносливости растений.

ГЛАВА 4 ПРИЕМ ИНОКУЛЯЦИИ И ФОРМИРОВАНИЕ АДАПТИВНЫХ РЕАКЦИЙ У РАСТЕНИЙ

Одной из задач исследований было изучение влияния инокуляции растений культурами и адаптированными популяциями *Fusarium equiseti* и *Cylindrocarpon magnusianum* на формирование устойчивости к хлориду натрия и тяжелым металлам.

4.1 Влияние инокуляции микромицетами *Fusarium equiseti* и *Cylindrocarpon magnusianum* на устойчивость растений к действию хлорида натрия

В проведенных экспериментах мы инокулировали растения культурами грибов *C. magnusianum* и *F. equiseti* (Контроль), либо предварительно адаптированными к действию стрессора (0.5 и 1 моль/л NaCl) популяциями грибов (обозначения: NaCl_{0,5} и NaCl₁). Растения выращивали на субстрате без внесения солей (контроль) и с внесением NaCl (0.5 и 1 моль/л). Эффективность приема инокуляции и состояние растений оценивали по биохимическим и морфометрическим показателям, проводя сравнение не инокулированных и инокулированных растений. Также оценивали степень развития грибной инфекции в корневой системе растений.

Результаты биохимических показателей и степени развития грибной инфекции в корневой системе растений в эксперименте с *C. magnusianum* представлены в таблицах 9, 10.

Инокуляция растений культурой *C. magnusianum* (при культивировании на контрольных субстратах) не оказала существенного влияния на изучаемые показатели растений. Однако инокуляция растений популяцией *C. magnusianum*, NaCl₁ вызвала уменьшение биомассы корней растений, популяцией NaCl_{0,5} – увеличение содержания в листьях хлорофилла *b*.

Таблица 9 – Биологические показатели тест-культуры в условиях эксперимента с *Cylindrocarpon magnusianum*

| Варианты опыта: культура или популяция гриба / содержание NaCl в субстрате | Показатели тест-культуры | | | | Развитие грибной инфекции в корневой системе | |
|--|--|--|-------------------------------|--------------------------|--|------------------|
| | биомасса, г | | содержание сухого вещества, % | | частота встречаемости, % | интенсивность, % |
| | надземная часть | корни | надземная часть | корни | | |
| Без гриба / Контроль ¹ | 29,14±2,69 ³ 22,46...35,82 | 4,38±0,15 4,01...4,75 | 8,50±0,12 8,22...8,79 | 7,13±0,68 5,44...8,81 | Без инокуляции | |
| Без гриба / NaCl _{0,5} | 2,01±0,36 1,12...2,89 | Растения имели минимальные размеры, определение показателей было невозможным | | | | |
| Культура / Контроль ² | 27,34±1,99 22,40...32,28 | 3,29±0,77 1,37...5,21 | 8,19±0,28 7,50...8,87 | 6,67±0,31 5,89...7,45 | 90,00 | 4,50 |
| NaCl _{0,5} / Контроль | 34,75±3,78 25,36...44,14 | 4,48±1,70 0,25...8,71 | 9,11±0,24 8,52...9,69 | 6,13±0,16 5,73...6,53 | 86,67 | 4,33 |
| NaCl ₁ / Контроль | 25,76±4,92 13,52...37,99 | 2,70±0,42 1,65...3,74 | 7,74±0,40 6,76...8,72 | 6,60±0,15 6,22...6,98 | 90,00 | 5,50 |
| Культура / NaCl _{0,5} | 1,78±0,56 0,38...3,18 | Растения имели минимальные размеры, определение показателей было невозможным | | | 83,33 | 4,17 |
| NaCl _{0,5} / NaCl _{0,5} | 1,55±0,02 1,51...1,59 | | | | 96,67 | 5,33 |
| NaCl ₁ / NaCl _{0,5} | 2,00±0,53 0,70...3,31 | | | | 96,67 | 6,83 |
| NaCl ₁ / NaCl ₁ | 0,57±0,11 0,30...0,83 | | | | 100,00 | 5,50 |

¹ Абсолютный контроль – неинокулированное растение, выращенное на субстрате без внесения соли.

² Контроль – растение, инокулированное культурой гриба и выращенное на субстрате без внесения соли.

³ Среднее значение показателя ± стандартное отклонение, доверительный интервал для среднего значения.

Применимо к таблицам 10-14.

Таблица 10 – Содержание фотосинтетических пигментов в листьях тест-культуры в условиях эксперимента с *Cylindrocarpon magnusianum*

| Варианты опыта: культура или популяция гриба / содержание NaCl в субстрате | Содержание фотосинтетических пигментов в листьях, мг/г | | |
|--|--|--------------------------------|--------------------------------|
| | хлорофилл <i>a</i> | хлорофилл <i>b</i> | каротиноиды |
| Без гриба / Контроль ¹ | 0,095 ± 0,009 ³ 0,073...0,117 | 0,032 ± 0,002 0,028...0,035 | 0,230 ± 0,014 0,195...0,265 |
| Культура / Контроль ² | 0,062 ± 0,013 0,031...0,093 | 0,022 ± 0,004 0,012...0,032 | 0,144 ± 0,040 0,045...0,243 |
| NaCl _{0,5} / Контроль | 0,101 ± 0,005 0,089...0,113 | 0,036 ± 0,000 0,036...0,036 | 0,270 ± 0,047 0,153...0,387 |
| NaCl ₁ / Контроль | 0,080 ± 0,007 0,064...0,096 | 0,029 ± 0,003 0,022...0,036 | 0,181 ± 0,015 0,145...0,217 |

Эффективность работы фотосинтетического аппарата в экстремальных условиях окружающей среды является одним из главных показателей адаптивного потенциала растений (Амунова, 2018; Платонова, Белоус, 2019). Так суммарное содержание хлорофиллов и каротиноидов может меняться в зависимости от каких-либо изменений в действии факторов внешней среды. Немаловажная роль в работе фотосинтетического аппарата принадлежит такому показателю, как соотношение хлорофилла *a* к хлорофиллу *b* (хл. *a*/хл. *b*). Это соотношение связано с активностью «главного» хлорофилла *a*, чем оно больше, тем интенсивнее фотосинтез (Титова, 2010). При уменьшении содержания хлорофилла *a* в листьях растений происходит увеличение доли вспомогательных пигментов — хлорофилла *b* или каротиноидов, выполняющих функции дополнительных и защитных пигментов, что рассматривается как адаптивная реакция ассимиляционного аппарата растений на любой стресс (Павлова и др., 2010).

В проведенных нами исследованиях помимо общего содержания хлорофиллов *a*, *b* и каротиноидов оценивалось влияние инокуляции растений эндофитными грибами при их выращивании на субстратах с хлоридом натрия или тяжелыми металлами на соотношения хлорофилла *a* к хлорофиллу *b* (хл. *a*/хл. *b*) и

суммы хлорофиллов к содержанию каротиноидов (хл.*a*+хл.*b*/каротиноиды) (таблица 11).

Таблица 11 – Показатели суммы и соотношения фотосинтетических пигментов в листьях тест-культуры в условиях эксперимента с *Cylindrocarpon magnusianum*

| Варианты опыта: культура или популяция гриба / содержание NaCl в субстрате | Сумма пигментов, мг/г | Соотношение хл. <i>a</i> /хл. <i>b</i> | Соотношение хл. <i>a</i> +хл. <i>b</i> / каротиноиды |
|---|-----------------------------|---|--|
| Без гриба / Контроль ¹ | 0,357 | 2,97 | 0,55 |
| Культура / Контроль ² | 0,228 | 2,82 | 0,58 |
| NaCl _{0,5} / Контроль | 0,407 | 2,81 | 0,51 |
| NaCl ₁ / Контроль | 0,290 | 2,76 | 0,60 |

Наибольший показатель суммы хлорофиллов и каротиноидов наблюдался в варианте инокуляции растений популяцией NaCl_{0,5}. У инокулированных растений других вариантов сумма фотосинтетических пигментов в листьях была ниже показателей абсолютного контроля.

Соотношение хл.*a*/хл.*b* также было ниже показателя у абсолютного контроля, но незначительно, на 0,15...0,21, а соотношение хл.*a*+хл.*b*/каротиноиды, наоборот, превышало показатели абсолютного контроля на 0,03...0,05 (исключение – вариант инокуляции растений популяцией NaCl_{0,5}). Следовательно, инокуляция растений повлияла на фотосинтетический аппарат, вызвав снижение содержания хлорофилла *a* и увеличение содержания каротиноидов.

В вариантах культивирования растений на субстратах с внесением раствора хлорида натрия установлено, что у всех растений, с инокуляцией *C. magnusianum* и без инокуляции, наблюдалось значительное уменьшение биомассы надземной и корневой части растений. Следовательно, инокуляция культурой и адаптированными к NaCl популяциями *C. magnusianum* положительно не повлияла на показатели биомассы растений.

Оценка степени развития грибной инфекции в корнях инокулированных растений показала, что во всех вариантах встречаемость грибной инфекции (инокулята) составляла более 80 %. Интенсивность развития грибной инфекции в корневой системе инокулированных растений соответствовала первому классу.

В целом можно заключить, что в данном эксперименте инокуляция *S. magnusianum* не повлияла на формирование адаптивных реакций к засолению у растений.

По аналогичной схеме был заложен эксперимент с *Fusarium equiseti*. Полученные в опыте результаты представлены в таблицах 12-14.

Таблица 12 – Биологические показатели тест-культуры в условиях эксперимента с *Fusarium equiseti*

| Варианты опыта: культура или популяция гриба / содержание NaCl в субстрате | Показатели растений | | | |
|--|--|----------------------------|---|---|
| | биомасса, г | | содержание сухого вещества в надземной части, % | массовая доля аскорбиновой кислоты в листьях, мг/100 г |
| | надземная часть | корни | | |
| Без гриба / Контроль ¹ | 18,61 ± 2,95 ³ 11,28...25,93 | 2,22 ± 0,10 1,98...2,45 | 12,66 ± 1,67 8,52...16,80 | 68,30 ± 8,78 46,50...90,10 |
| К / Контроль ² | 2,06 ± 0,79 0,10...4,02 | 0,21 ± 0,04 0,10...0,32 | 8,43 ± 0,38 7,49...9,36 | Растения имели минимальные размеры |
| К / NaCl _{0,5} | 0,94 ± 0,17 0,51...1,37 | 0,19 ± 0,06 0,04...0,35 | 15,47 ± 1,83 10,92...20,03 | |
| NaCl _{0,5} / Контроль | 2,08 ± 0,69 0,37...3,79 | 0,40 ± 0,10 0,15...0,64 | 11,58 ± 2,34 5,76...17,39 | 17,70 ± 0,00 17,70...17,70 |
| NaCl _{0,5} / NaCl _{0,5} | 0,81 ± 0,00 0,80...0,83 | 0,17 ± 0,01 0,15...0,19 | 20,69 ± 0,55 19,31...22,07 | Растения имели минимальные размеры, определение показателя было невозможным |
| NaCl ₁ / Контроль | 0,92 ± 0,17 0,48...1,35 | 0,23 ± 0,02 0,18...0,28 | 8,71 ± 0,50 7,47...9,96 | |
| NaCl ₁ / NaCl _{0,5} | 0,76 ± 0,15 0,40...1,13 | 0,21 ± 0,05 0,10...0,32 | 15,67 ± 0,15 15,29...16,05 | |

Таблица 13 – Содержание фотосинтетических пигментов в листьях тест-культуры в условиях эксперимента с *Fusarium equiseti*

| Варианты опыта: культура или популяция гриба / содержание NaCl в субстрате | Содержание фотосинтетических пигментов в листьях, мг/г | | |
|---|---|--------------------------------|--------------------------------|
| | хлорофилл <i>a</i> | хлорофилл <i>b</i> | каротиноиды |
| Без гриба / Контроль ¹ | 2,091 ± 0,431 ³ 1,021...3,160 | 0,479 ± 0,095 0,243...0,715 | 0,689 ± 0,088 0,471...0,906 |
| К/ Контроль ² | 1,087 ± 0,360 0,193...1,981 | 0,204 ± 0,065 0,043...0,364 | 0,436 ± 0,125 0,126...0,745 |
| К / NaCl _{0,5} | 0,420 ± 0,162 0,018...0,822 | 0,088 ± 0,029 0,017...0,158 | 0,212 ± 0,055 0,075...0,349 |
| NaCl _{0,5} / Контроль | 1,938 ± 0,226 1,377...2,498 | 0,455 ± 0,129 0,135...0,774 | 0,648 ± 0,142 0,295...1,001 |
| NaCl _{0,5} / NaCl _{0,5} | 0,182 ± 0,000 0,182...0,182 | 0,048 ± 0,000 0,048...0,048 | 0,117 ± 0,000 0,117...0,117 |
| NaCl ₁ / Контроль | 0,580 ± 0,233 1,002...2,157 | 0,312 ± 0,052 0,183...0,441 | 0,651 ± 0,158 0,259...1,043 |
| NaCl ₁ / NaCl _{0,5} | 0,369 ± 0,057 0,227...0,511 | 0,086 ± 0,026 0,022...0,149 | 0,181 ± 0,066 0,018...0,343 |

Наибольшие средние значения биомассы надземной части и корневой системы растений установлены в абсолютном контроле.

При культивировании растений на контрольном субстрате анализ результатов показал следующее: инокуляция растений культурой *F. equiseti* вызвала достоверное уменьшение биомассы надземной части и корней растений. По показателям процентного содержания сухого вещества в надземной части и концентрации фотосинтетических пигментов в листьях достоверной разницы с абсолютным контролем не выявлено. Инокуляция растений адаптированными популяциями *F. equiseti* также вызвала уменьшение биомассы надземной части и корней растений по сравнению с абсолютным контролем во всех вариантах. В содержании сухого вещества в надземной части и фотосинтетических пигментов в листьях растений также не было достоверных различий с абсолютным контролем и контролем. Лишь у растений, инокулированных популяцией NaCl_{0,5}, содержание

аскорбиновой кислоты в листьях было достоверно ниже по сравнению с абсолютным контролем.

Общая сумма хлорофиллов и каротиноидов (таблица 14) снизилась по сравнению с абсолютным контролем почти в 2 раза, однако у растений, инокулированных популяцией $\text{NaCl}_{0,5}$ это снижение было незначительным. Соотношение $\text{хл.}a/\text{хл.}b$ в контроле превышало значения абсолютного контроля. В остальных вариантах это соотношение было ниже значений абсолютного контроля. Соотношение суммы хлорофиллов и каротиноидов во всех опытных вариантах было ниже показателей абсолютного контроля.

Таблица 14 – Показатели суммы и соотношения фотосинтетических пигментов в листьях тест-культуры в условиях эксперимента с *Fusarium equiseti*

| Варианты опыта: культура или популяция гриба / содержание NaCl в субстрате | Сумма пигментов, мг/г | Соотношение $\text{хл.}a/\text{хл.}b$ | Соотношение $\text{хл.}a+\text{хл.}b/каротиноиды$ |
|---|-----------------------------|--|--|
| Без гриба / Контроль ¹ | 3,259 | 4,37 | 3,73 |
| Культура / Контроль ² | 1,727 | 5,33 | 2,96 |
| Культура / $\text{NaCl}_{0,5}$ | 0,720 | 4,77 | 2,40 |
| $\text{NaCl}_{0,5}$ / Контроль | 3,041 | 4,26 | 3,69 |
| $\text{NaCl}_{0,5}$ / $\text{NaCl}_{0,5}$ | 0,347 | 3,79 | 1,97 |
| NaCl_1 / Контроль | 1,543 | 1,86 | 1,37 |
| NaCl_1 / $\text{NaCl}_{0,5}$ | 0,636 | 4,29 | 2,51 |

Далее проведен сравнительный анализ вариантов с внесением NaCl в субстрат. На субстрате с NaCl 0.5 моль/л у растений, инокулированных культурой *F. equiseti* и популяциями $\text{NaCl}_{0,5}$ и NaCl_1 , биомасса надземной части, корней и содержание фотосинтетических пигментов в листьях были достоверно ниже, чем в абсолютном контроле. При этом достоверной разницы между растениями, инокулированными культурой гриба и растениями, инокулированными адаптированными популяциями *F. equiseti*, не наблюдалось. Содержание сухого вещества в надземной части инокулированных растений, наоборот, имело более высокие значения, чем в контрольном варианте, при выращивании растений на

субстрате с NaCl 0.5 моль/л. Общая сумма хлорофиллов и каротиноидов снизилась по сравнению с абсолютным контролем в 3-5 раз. Показатели соотношения хл.*a*/хл.*b* и хл.*a*+хл.*b*/каротиноиды были ниже значений абсолютного контроля. Следовательно, на сумму и соотношение фотосинтетических пигментов оказали влияние как инокуляция растений, так и содержание соли в субстрате, в большинстве случаев вызвав их снижение. Стоит также отметить, что у растений, инокулированных популяцией NaCl₁, при выращивании на субстрате с содержанием NaCl 1 моль/л соотношения хл.*a*/хл.*b* и хл.*a*+хл.*b*/каротиноиды было выше, чем при выращивании на контрольном субстрате. Следовательно, инокуляция адаптированной популяцией оказала на фотосинтетический аппарат растений положительное влияние.

Развитие грибной инфекции в корнях инокулированных растений представлено в таблице 15.

Таблица 15 – Частота встречаемости и интенсивность развития грибной инфекции (инокулята) в корнях тест-культуры в условиях эксперимента с *Fusarium equiseti*

| Варианты опыта: культура или популяция гриба / содержание NaCl в субстрате | Частота встречаемости, % | Интенсивность, % |
|--|-----------------------------|---------------------|
| К / Контроль ¹ | 86,67 | 5,33 |
| К / NaCl _{0,5} | 86,67 | 4,33 |
| NaCl _{0,5} / Контроль | 100,00 | 5,00 |
| NaCl _{0,5} / NaCl _{0,5} | 93,33 | 4,67 |
| NaCl ₁ / Контроль | 100,00 | 5,00 |
| NaCl ₁ / NaCl _{0,5} | 100,00 | 9,00 |

Отмечено наличие полезной грибной инфекции в корнях у всех инокулированных растений. При этом наибольшая интенсивность развития грибной инфекции – 9 %, по сравнению с другими вариантами, была у растений, инокулированных адаптированной к 1 моль/л NaCl популяцией и выращенных на субстрате с NaCl 0.5 моль/л.

Таким образом, инокуляция растений культурой *F. equiseti* и ее адаптированными популяциями не оказала влияния на показатели растений при их выращивании на контрольном субстрате. Лишь при инокуляции культурой *F. equiseti* увеличилось соотношение содержания хлорофилла *a* к содержанию хлорофилла *b*. Однако установлено положительное влияние инокуляции при культивировании растений на субстрате с внесением солей. Так при выращивании инокулированных растений на субстрате с NaCl 0.5 моль/л наблюдалось увеличение содержания сухого вещества в надземной части. У растений, инокулированных популяцией NaCl₁, при выращивании на субстрате с содержанием NaCl 1 моль/л увеличился показатель соотношения $\text{хл.}a/\text{хл.}b$ и $\text{хл.}a+\text{хл.}b/\text{каротиноиды}$ по сравнению с выращиванием на контрольном субстрате.

4.2 Влияние инокуляции микромицетами *Fusarium equiseti* и *Cylindrocarpon magnusianum* на устойчивость растений к тяжелым металлам

В предыдущих экспериментах установлено, что инокуляции растений культурой *Fusarium equiseti* при выращивании растений на субстратах с внесением разных концентраций хлорида натрия оказала положительное влияние на соотношение фотосинтетических пигментов и содержание сухого вещества в надземной части растений, поэтому был проведен аналогичный вегетационный эксперимент, моделирующий внесение в субстрат цинка в разных концентрациях (50, 100 и 200 мг/л). Цинк также вносились в виде раствора соли в субстрат при поливе растений.

Эффективность приема инокуляции и состояние растений оценивали по биохимическим и морфометрическим показателям, проводя сравнение не инокулированных и инокулированных растений. Также оценивали степень развития грибной инфекции в корневой системе растений.

Результаты биохимических показателей и степени развития полезной грибной инфекции в корневой системе растений представлены в таблицах 16-18.

Таблица 16 – Биологические показатели тест-культуры томата в условиях эксперимента с *Fusarium equiseti*

| Варианты опыта: культура или популяция гриба / содержание цинка в субстрате | Показатели растений | | | |
|---|---|----------------------------|---|--|
| | биомасса, г | | содержание сухого вещества в надземной части, % | массовая доля аскорбиновой кислоты в листьях, мг/100 г |
| | надземная часть | корни | | |
| К / Контроль ¹ | 2,06 ± 0,79 ² 0,10...4,02 | 0,21 ± 0,04 0,10...0,32 | 8,43 ± 0,38 7,49...9,36 | Растения имели минимальные размеры |
| Zn ₁₀₀ / Контроль | 1,76 ± 0,15 1,39...2,13 | 0,21 ± 0,05 0,09...0,34 | 9,13 ± 2,38 3,22...15,04 | |
| Zn ₂₀₀ / Контроль | 3,79 ± 1,01 1,28...6,30 | 0,63 ± 0,13 0,31...0,96 | 13,24 ± 0,53 11,94...14,55 | 32,12 ± 6,97 14,80...49,44 |
| К/ Zn ₅₀ | 14,89 ± 0,22 14,35...15,43 | 1,43 ± 0,16 1,03...1,83 | 12,83 ± 0,38 11,88...13,78 | 44,60 ± 2,97 37,21...51,99 |
| Zn ₅₀ / Zn ₅₀ | 17,49 ± 2,51 11,26...23,73 | 1,98 ± 0,50 0,73...3,24 | 12,24 ± 2,22 6,72...17,76 | 48,77 ± 8,21 28,38...69,15 |
| К / Zn ₁₀₀ | 13,34 ± 3,33 5,07...21,60 | 1,30 ± 0,34 0,45...2,15 | 12,04 ± 1,75 7,69...16,38 | 47,61 ± 11,97 17,88...77,35 |
| Zn ₁₀₀ / Zn ₁₀₀ | 13,46 ± 2,74 6,66...20,26 | 1,27 ± 0,37 0,34...2,20 | 14,14 ± 0,65 12,52...15,76 | 46,52 ± 3,62 37,52...55,53 |
| К / Zn ₂₀₀ | 5,15 ± 0,96 2,78...7,53 | 0,69 ± 0,02 0,63...0,75 | 11,53 ± 0,42 10,49...12,56 | 28,49 ± 1,16 25,61...31,36 |
| Zn ₂₀₀ / Zn ₂₀₀ | 6,43 ± 2,07 1,30...11,57 | 0,44 ± 0,13 0,13...0,75 | 10,63 ± 0,96 8,24...13,03 | 23,22 ± 0,52 21,94...24,50 |

¹Контроль – растение, инокулированное культурой гриба и выращенное на субстрате без внесения соли.

²Среднее значение показателя ± стандартное отклонение, доверительный интервал для среднего значения. Применимо к таблицам 17-19.

Сравнивали эффект инокуляции культурой гриба и адаптированными популяциями без внесения в субстрат цинка. При инокуляции растений адаптированной популяцией гриба Zn₂₀₀, наблюдалось большее содержание сухого вещества в надземной части, хлорофилла *b* и общей суммы пигментов в листьях по сравнению с вариантом инокуляции культурой гриба. Больше по сравнению с контролем в этом варианте было и соотношение суммы хлорофиллов к содержанию каротиноидов. Следовательно, инокуляция адаптированной

популяцией *F. equiseti* имела определенный физиологический эффект для растений.

Таблица 17 – Содержание фотосинтетических пигментов в листьях тест-культуры томата в условиях эксперимента с *Fusarium equiseti*

| Варианты опыта: культура или популяция гриба / содержание цинка в субстрате | Содержание фотосинтетических пигментов в листьях, мг/г | | |
|---|---|--------------------------------|--------------------------------|
| | хлорофилл <i>a</i> | хлорофилл <i>b</i> | каротиноиды |
| К/ Контроль ¹ | 1,087 ± 0,360 ² 0,193...1,981 | 0,204 ± 0,065 0,043...0,364 | 0,436 ± 0,125 0,126...0,745 |
| Zn ₁₀₀ / Контроль | 1,077 ± 0,230 0,506...1,648 | 0,228 ± 0,050 0,105...0,351 | 0,441 ± 0,057 0,300...0,581 |
| Zn ₂₀₀ / Контроль | 1,929 ± 0,040 1,831...2,027 | 0,445 ± 0,001 0,443...0,447 | 0,681 ± 0,023 0,625...0,737 |
| К / Zn ₅₀ | 2,374 ± 0,116 2,086...2,662 | 0,519 ± 0,052 0,390...0,648 | 0,761 ± 0,018 0,716...0,806 |
| Zn ₅₀ / Zn ₅₀ | 2,141 ± 0,165 1,732...2,549 | 0,484 ± 0,030 0,409...0,559 | 0,686 ± 0,025 0,624...0,748 |
| К / Zn ₁₀₀ | 0,412 ± 0,355 0,530...3,294 | 0,550 ± 0,098 0,307...0,792 | 0,721 ± 0,050 0,598...0,844 |
| Zn ₁₀₀ / Zn ₁₀₀ | 2,191 ± 0,122 1,888...2,494 | 0,490 ± 0,036 0,401...0,578 | 0,680 ± 0,015 0,644...0,716 |
| К / Zn ₂₀₀ | 0,560 ± 0,226 0,999...2,120 | 0,321 ± 0,059 0,174...0,468 | 0,565 ± 0,063 0,408...0,722 |
| Zn ₂₀₀ / Zn ₂₀₀ | 1,818 ± 0,423 0,768...2,867 | 0,424 ± 0,122 0,121...0,727 | 0,611 ± 0,102 0,359...0,863 |

Далее анализировали варианты опыта с внесением в субстрат цинка, аналогично предыдущим экспериментам оценивая показатели растений, инокулированных культурой гриба и адаптированными популяциями гриба. Внесение цинка в концентрации 50 мг/л вызвало у растений, инокулированных культурой и адаптированными популяциями гриба, рост значений большинства исследуемых показателей (кроме содержания аскорбиновой кислоты и каротиноидов) по сравнению с контролем. При этом достоверной разницы в измеряемых показателях между растениями, инокулированными культурой гриба, и растениями, инокулированными популяцией Zn₅₀, не наблюдалось.

При внесении в субстрат цинка в концентрации 100 мг/л инокулированные культурой *F. equiseti* растения в сравнении с контролем имели достоверно большее значение биомассы надземной части и корней, а также хлорофилла *a*. Достоверной разницы в измеряемых показателях между растениями, инокулированными культурой гриба, и растениями, инокулированными популяцией Zn 100, также не наблюдалось. Однако стоит особо отметить, что растения, инокулированные популяцией Zn₁₀₀, при их выращивании на субстрате с содержанием цинка в той же концентрации имели значения биомассы надземной части, корней и содержания фотосинтетических пигментов более численно превышающие значения варианта при выращивании тест-культуры на контрольном субстрате. Следовательно, инокуляция данной популяцией *F. equiseti* имела более существенный положительный эффект при выращивании растений на субстрате с содержанием цинка, чем на субстрате без его внесения.

Внесение в субстрат цинка в концентрации 200 мг/л повлияло на увеличение биомассы корней и содержания сухого вещества в надземной части растений, инокулированных культурой гриба, по сравнению с контролем. Растения, инокулированные популяцией Zn₂₀₀, достоверной разницы с контролем в измеряемых показателях не имели. Однако так же, как и при других концентрациях цинка в субстрате, достоверной разницы в измеряемых показателях между растениями, инокулированными культурой гриба, и растениями, инокулированными популяцией Zn 200, не наблюдалось.

Анализ суммы и соотношения пигментов показал (таблица 18), что сумма фотосинтетических пигментов во всех опытных вариантах, кроме K/Zn₁₀₀ и K/Zn₂₀₀, была выше, чем в контроле. В двух отличных вариантах также минимальными из всех представленных были показатели соотношения пигментов хл.*a*/хл.*b* и хл.*a*+хл.*b*/каротиноиды. В остальных вариантах опыта соотношение хл.*a*/хл.*b* по сравнению с контролем снизилось, а соотношение хл.*a*+хл.*b*/каротиноиды – возросло. Следовательно, содержание хлорофиллов в листьях инокулированных растений в данном эксперименте увеличивалось по отношению к синтезу каротиноидов. Также следует отметить, что у растений,

инокулированных популяциями Zn₁₀₀ и Zn₂₀₀, при выращивании на субстрате с соответствующим содержанием цинка, соотношения хл.*a*/хл.*b* и хл.*a*+хл.*b*/каротиноиды было выше, чем при выращивании на контрольном субстрате. Следовательно, как и в предыдущем эксперименте, инокуляция растений адаптированными популяциями оказала положительное влияние на фотосинтетический аппарат растений.

Таблица 18 – Показатели суммы и соотношения фотосинтетических пигментов в листьях тест-культуры в условиях эксперимента с *Fusarium equiseti*

| Варианты опыта: культура или популяция гриба / содержание цинка в субстрате | Сумма пигментов, мг/г | Соотношение хл. <i>a</i> /хл. <i>b</i> | Соотношение хл. <i>a</i> +хл. <i>b</i> / каротиноиды |
|---|-----------------------------|---|--|
| Культура / Контроль ¹ | 1,727 | 5,33 | 2,96 |
| Zn ₁₀₀ / Контроль | 1,746 | 4,72 | 2,96 |
| Zn ₂₀₀ / Контроль | 3,055 | 4,33 | 3,49 |
| Культура / Zn ₅₀ | 3,654 | 4,57 | 3,80 |
| Zn ₅₀ / Zn ₅₀ | 3,311 | 4,42 | 3,83 |
| Культура / Zn ₁₀₀ | 1,683 | 0,75 | 1,33 |
| Zn ₁₀₀ / Zn ₁₀₀ | 3,361 | 4,47 | 3,94 |
| Культура / Zn ₂₀₀ | 1,446 | 1,74 | 1,56 |
| Zn ₂₀₀ / Zn ₂₀₀ | 2,853 | 4,29 | 3,67 |

Результаты оценки степени развития полезной грибной инфекции в корневой системе инокулированных тестовых культур представлены в таблице 19.

Наличие грибов в корнях отмечено у всех инокулированных растений. При этом наибольшая интенсивность развития грибной инфекции – 6 %, по сравнению с другими вариантами, была у растений, инокулированных адаптированной к Zn 100 мг/л популяцией и выращенных на субстрате с цинком в той же концентрации.

Таблица 19 – Частота встречаемости и интенсивность развития грибной инфекции (инокулята) в корнях тест-культуры в условиях эксперимента с *Fusarium equiseti*

| Варианты опыта: культура или популяция гриба / содержание цинка в субстрате | Частота встречаемости, % | Интенсивность развития грибной инфекции, % |
|---|--------------------------------|--|
| К / Контроль ¹ | 86,67 | 5,33 |
| Zn ₁₀₀ / Контроль | 93,33 | 4,67 |
| Zn ₂₀₀ / Контроль | 93,33 | 4,67 |
| К/ Zn ₅₀ | 100,00 | 5,00 |
| Zn ₁₀₀ / Zn ₅₀ | 93,33 | 4,67 |
| К / Zn ₁₀₀ | 100,00 | 5,00 |
| Zn ₁₀₀ / Zn ₁₀₀ | 100,00 | 6,00 |
| К / Zn ₂₀₀ | 100,00 | 5,00 |
| Zn ₂₀₀ / Zn ₂₀₀ | 100,00 | 5,00 |

Таким образом, при выращивании растений на контрольном субстрате физиологический адаптивный эффект для растений имела лишь инокуляция адаптированной к Zn 200 мг/л популяцией *F. equiseti*. При внесении в субстрат цинка в разных концентрациях у растений, инокулированных культурой гриба и адаптированными популяциями, наблюдались более высокие значения измеряемых показателей растений, чем при их выращивании на контрольном субстрате. При этом достоверной разницы в измеряемых показателях между растениями, инокулированными культурой гриба, и растениями, инокулированными адаптированными популяциями, не выявлено.

Далее результаты, представленные выше, получены в экспериментах, когда тяжелые металлы вносились субстрат в виде растворов (пересчет содержания тяжелого металла в мг/л) при поливе растений.

В последующих экспериментах было проведено однократное внесение солей металлов в субстрат в виде порошков (пересчет на содержание химического элемента в мг/кг субстрата).

Следующий эксперимент включал инокуляцию растений микромицетами *F. equiseti* и *C. magnusianum* при культивировании растений на субстратах с разными концентрациями тяжелых металлов: Zn – 100 мг/кг; Cu – 50, 100, 150 мг/кг; Pb – 10, 50 мг/кг; Cr – 2.5 и 10 мг/кг. Контрольный вариант – растение, инокулированное культурой гриба и выращенное на контрольном субстрате, абсолютный контроль – не инокулированное растение, выращенное на контрольном субстрате.

Результаты измерения биологических показателей томата в эксперименте с *Cylindrocarpon magnusianum* представлены в таблице 20, содержание фотосинтетических пигментов – на рисунках 14-16, соотношение фотосинтетических пигментов – в таблице 21, содержание аскорбиновой кислоты – на рисунке 17 и в Приложении Г.

Таблица 20 – Влияние разных концентраций тяжелых металлов на биологические показатели тест-культуры в условиях эксперимента с *Cylindrocarpon magnusianum*

| Вариант: культура или популяция / содержание тяжелых металлов в субстрате | Показатели растений | | | | |
|---|--|----------------------------|----------------------------------|-------------------------------|-------------------------------------|
| | биомасса, г | | содержание сухого вещества, % | | содержание нитратов, мг/100г |
| | надземная часть | корни | надземная часть | корни | |
| Без гриба / Контроль ¹ | 47,07 ± 1,67 ³ 44,41...49,74 | 1,46 ± 0,10 1,31...1,62 | 10,55 ± 0,97 9,01...12,08 | 51,73 ± 6,10 42,03...61,43 | 7135 ± 930 6205...8065 |
| Контроль / Контроль ² | 29,30 ± 0,70 27,55...31,05 | 5,44±0,63 3,88...7,00 | 15,33±2,02 13,31...17,35 | 9,46±0,15 9,25...9,61 | 3693,55±87,76 3475,53...3911,57 |
| Zn ₁₀₀ / Контроль | 25,58±0,73 23,76...27,40 | 3,84±0,12 3,56...4,13 | 14,92±2,32 12,60...17,24 | 9,35±1,41 7,94...10,76 | 3476,33±371,75 2552,84...4399,81 |
| Cu ₅₀ / Контроль | 23,96±1,63 19,91...28,00 | 2,16±0,18 1,72...2,60 | 10,99±1,14 9,85...12,13 | 14,78±2,82 11,96...17,60 | 3365,41±72,51 3185,30...3545,53 |
| Cu ₁₀₀ / Контроль | 19,82±0,40 18,83...20,81 | 2,30±0,15 1,93...2,67 | 10,91±1,64 9,27...12,55 | 13,17±2,43 10,74...15,60 | 4837,86±206,82 4324,10...5351,62 |
| Cu ₁₅₀ / Контроль | 27,99±0,81 25,98...30,00 | 1,93±0,04 1,84...2,02 | 9,44±1,79 7,65...11,23 | 16,10±3,80 12,3...19,9 | 3058,14±25,50 2994,80...3121,48 |
| Pb ₁₀ / Контроль | 32,66±2,01 27,66...37,65 | 2,98±0,15 2,61...3,35 | 13,67±1,92 11,75...15,59 | 10,24±0,65 9,59...10,89 | 3356,96±214,51 2824,09...3889,82 |
| Pb ₅₀ / Контроль | 21,88±1,31 18,63...25,13 | 1,55±0,10 1,30...1,80 | 12,39±1,36 11,03...13,75 | 10,98±1,16 9,82...12,14 | 3986,02±82,59 3780,87...4191,18 |

| | | | | | |
|---------------------------------------|-------------------------------|--------------------------|-----------------------------|-----------------------------|-------------------------------------|
| Cr _{2,5} / Контроль | 21,59±2,04 16,52...26,67 | 1,92±0,08 1,73...2,11 | 12,24±0,26 11,98...12,50 | 11,38±1,85 9,53...13,23 | 4384,27±195,22 3899,31...4869,23 |
| Cr ₁₀ / Контроль | 16,36±0,94 14,02...18,71 | 1,56±0,15 1,18...1,93 | 13,12±1,98 11,14...15,10 | 14,17±2,00 12,17...16,17 | 5188,76±622,04 3643,52...6733,99 |
| Контроль / Zn ₁₀₀ | 29,37 ± 2,23 23,84...34,90 | 4,70±0,28 4,00...5,39 | 12,83±0,67 12,16...13,50 | 7,85±0,33 7,52...8,18 | 3890,43±159,98 3493,02...4287,84 |
| Zn ₁₀₀ / Zn ₁₀₀ | 27,80±0,64 26,20...29,39 | 4,72±0,45 3,60...5,84 | 14,95±1,23 13,72...16,18 | 11,19±2,20 8,99...13,39 | 3585,72±606,07 2080,15...5091,29 |
| Контроль / Cu ₅₀ | 25,54 ±0,80 23,56...27,52 | 3,81±0,24 3,21...4,42 | 13,01±1,99 11,02...15,00 | 5,32±1,96 3,36...7,28 | 4327,69±144,58 3968,54...4686,85 |
| Cu ₅₀ / Cu ₅₀ | 29,68±1,05 27,08...32,28 | 2,13±0,23 1,56...2,70 | 14,10±1,64 12,46...15,74 | 15,22±2,97 12,25...18,19 | 4638,21±346,8 3776,78...5499,64 |
| Контроль / Cu ₁₀₀ | 24,31±1,86 19,70...28,92 | 4,40±0,30 3,64...5,15 | 12,64±0,02 12,62...12,66 | 13,79±3,80 9,99...17,59 | 5326,66±110,37 5052,49...5600,83 |
| Cu ₁₀₀ / Cu ₁₀₀ | 35,29±0,25 34,66...35,92 | 2,39±0,69 0,67...4,10 | 12,67±0,82 11,85...13,49 | 12,68±2,45 10,23...15,13 | 3534,60±99,78 3286,72...3782,48 |
| Контроль / Cu ₁₅₀ | 27,60±0,70 25,85...29,35 | 3,63±0,24 3,02...4,24 | 12,14±0,89 11,25...13,03 | 13,29±1,13 12,16...14,42 | 4308,72±298,07 3568,28...5049,16 |
| Cu ₁₅₀ / Cu ₁₅₀ | 24,16±1,12 21,39...26,93 | 2,23±0,18 1,79...2,67 | 12,26±1,21 11,05...13,47 | 13,25±2,73 10,52...15,98 | 4487,60±103,3 4231,09...4744,11 |
| Контроль / Pb ₁₀ | 24,51±1,28 21,32...27,70 | 3,88±0,35 3,02...4,73 | 8,85±0,50 8,35...9,35 | 10,58±2,01 8,57...12,59 | 4321,20±258,40 3679,31...4963,10 |
| Pb ₁₀ / Pb ₁₀ | 26,30±0,87 24,13...28,47 | 2,36±0,22 1,81...2,91 | 11,41±1,09 10,32...12,50 | 11,71±1,01 10,70...12,72 | 4488,58±102,6 4233,83...4743,33 |
| Контроль / Pb ₅₀ | 28,81±0,39 27,83...29,79 | 3,81±0,07 3,64...3,98 | 10,02±0,86 9,16...10,88 | 8,75±1,38 7,37...10,13 | 5014,62±466,07 3856,83...6172,41 |
| Pb ₅₀ / Pb ₅₀ | 28,16±1,30 24,94...31,38 | 2,49±0,36 1,59...3,39 | 12,92±1,16 11,76...14,08 | 10,01±1,17 8,84...11,18 | 4229,96±177,36 3789,37...4670,55 |
| Контроль / Cr _{2,5} | 26,87±0,35 26,00...27,74 | 3,30±0,14 2,95...3,65 | 11,74±1,87 9,87...13,61 | 8,89±1,79 7,10...10,68 | 4415,13±331,23 3592,31...5237,96 |
| Cr _{2,5} / Cr _{2,5} | 29,54±0,09 29,33...29,76 | 2,50±0,01 2,47...2,54 | 13,16±0,61 12,55...13,77 | 9,52±1,49 8,03...11,01 | 4161,79±494,02 2934,58...5389,00 |
| Контроль / Cr ₁₀ | 25,58±0,45 24,46...26,69 | 4,72±0,28 4,02...5,41 | 11,59±0,98 10,61...12,57 | 7,75±0,18 7,57...7,93 | 3213,16±96,82 2972,64...3453,67 |
| Cr ₁₀ / Cr ₁₀ | 27,30±0,26 26,65...27,95 | 2,06±0,22 1,51...2,61 | 14,23±2,73 11,50...16,96 | 11,90±1,12 10,78...13,02 | 3583,89±471,03 2413,79...4753,98 |

¹ Абсолютный контроль – неинокулированное растение, выращенное на субстрате без внесения соли.

² Контроль – растение, инокулированное культурой гриба и выращенное на субстрате без внесения соли.

³ Среднее значение показателя ± стандартное отклонение, доверительный интервал для среднего значения. Применимо также к таблицам 21-25.

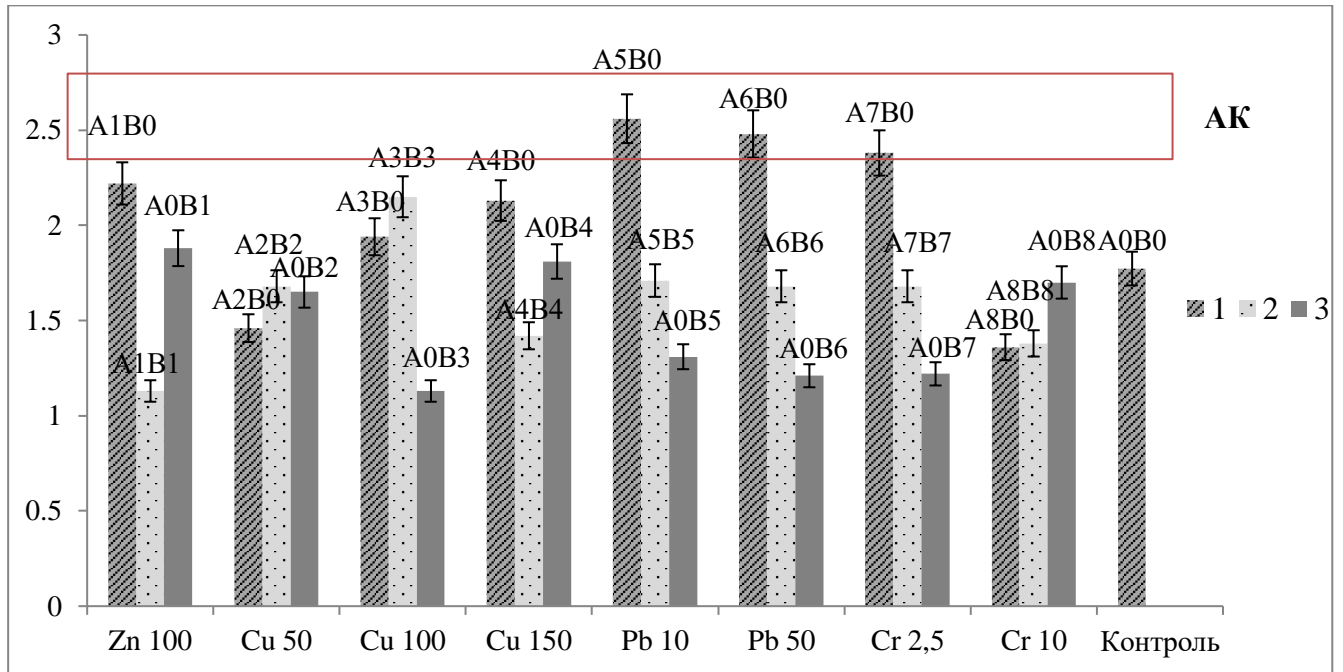


Рисунок 15 – Содержание хлорофилла *a* в листьях инокулированной *Cy lindrocarpon magnusianum* тест-культуры при разных концентрациях тяжелых металлов в субстрате: 1, 2 – популяция гриба (A1– Zn₁₀₀, A2 – Cu₅₀, A3 – Cu₁₀₀, A4– Cu₁₅₀, A5– Pb₁₀, A6 – Pb₅₀, A7 – Cr_{2,5}, A8– Cr₁₀) + субстрат соответственно без тяжелых металлов (B0) и с солями тяжелых металлов, мг/кг (B1 – Zn₁₀₀, B2 – Cu₅₀, B3– Cu₁₀₀, B4 – Cu₁₅₀, B5 – Pb₁₀, B6 – Pb₅₀, B7 – Cr_{2,5}, B8 – Cr₁₀); 3 – культура гриба (A0) + субстрат с солями тяжелых металлов B1 –B8, мг/кг; A0B0 – культура гриба + субстрат без тяжелых металлов; АК – абсолютный контроль – без гриба + субстрат без тяжелых металлов (прямоугольником обозначен доверительный интервал средних значений показателя для этого варианта). Применимо к рисункам 16, 17 и 18.

При выращивании растений, инокулированных культурой *C. magnusianum*, на контрольном субстрате наблюдалось достоверное уменьшение биомассы надземной части растений и увеличение биомассы корней по сравнению с абсолютным контролем. Также ниже значений абсолютного контроля были показатели содержания нитратов и фотосинтетических пигментов в листьях растений. Таким образом, инокуляция культурой гриба повлияла на физиологические и морфологические показатели тестовой культуры.

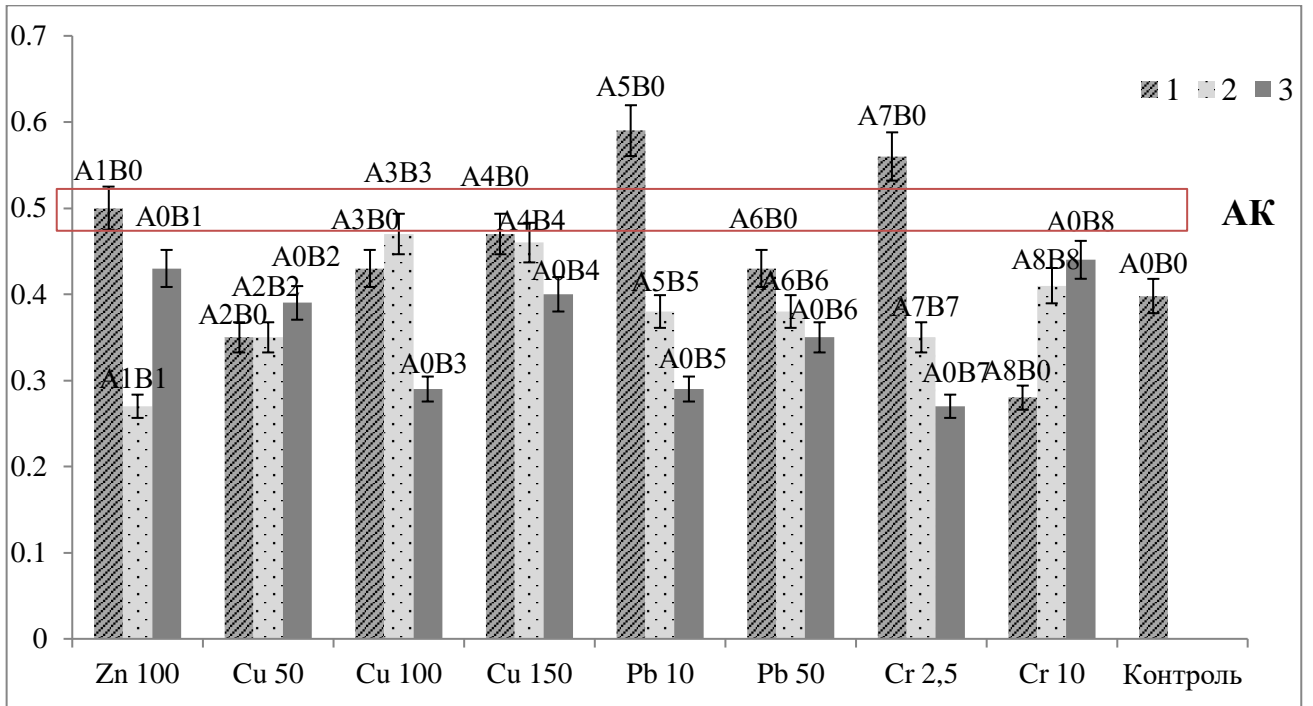


Рисунок 16 – Содержание хлорофилла *b* в листьях инокулированной *Cylindrocarpum magnusianum* тест-культуры в условиях разных концентраций тяжелых металлов в субстрате.

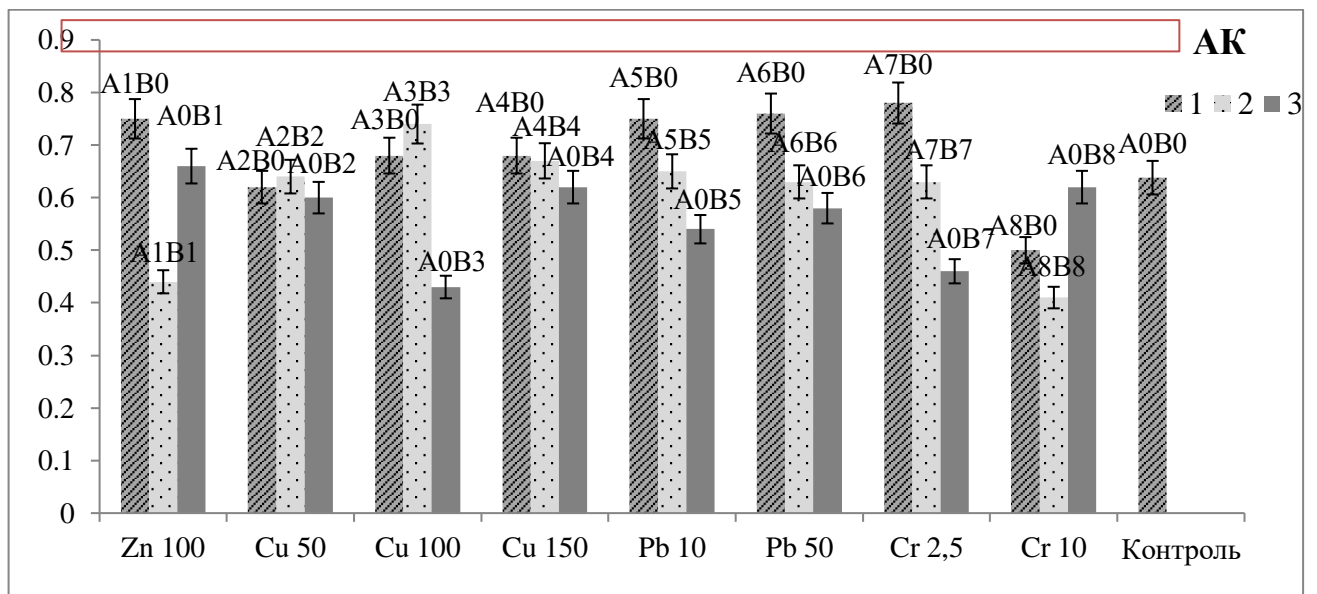


Рисунок 17 – Содержание каротиноидов в листьях инокулированной *Cylindrocarpum magnusianum* тест-культуры в условиях разных концентраций тяжелых металлов в субстрате.

Также проведена оценка влияния инокуляции растений адаптированными популяциями *C. magnusianum* на изучаемые показатели. Сравнение с абсолютным контролем показало уменьшение биомассы надземной части растений. При этом биомасса корней достоверно не превышала значения абсолютного контроля лишь у вариантов, инокулированных популяциями гриба Pb₅₀ и Cr₁₀. В том же сравнении у растений, инокулированных адаптированными популяциями (кроме Cr₁₀), определено меньшее содержание нитратов и каротиноидов в листьях, а в вариантах с популяциями Cu₅₀, Cu₁₀₀ и Cr₁₀ – и содержание хлорофиллов *a* и *b*.

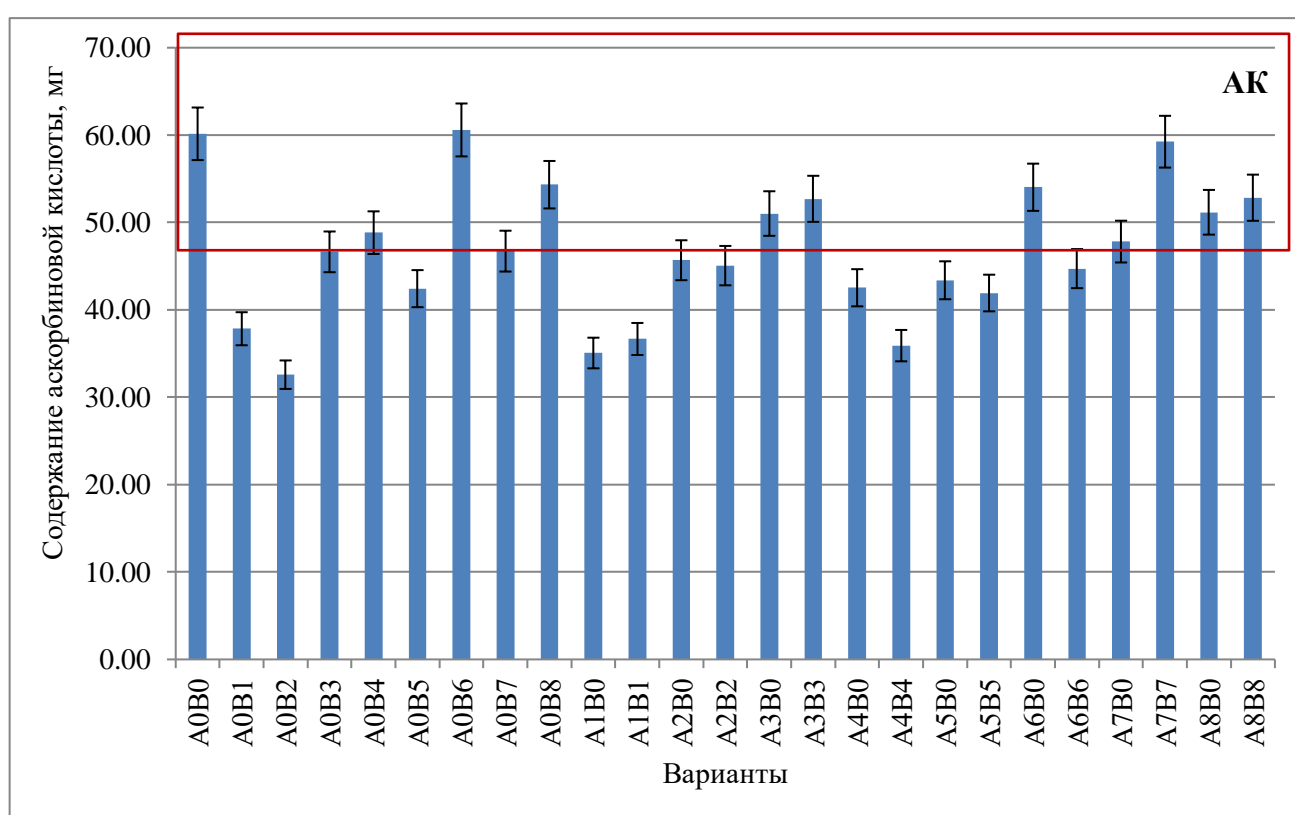


Рисунок 18 – Влияние тяжелых металлов на содержание аскорбиновой кислоты в листьях тест-культуры в условиях эксперимента с *Cylindrocarpon magnusianum*.

При выращивании томата, инокулированного культурой *C. magnusianum*, на контрольном субстрате наблюдалось достоверное сокращение биомассы надземной части растений и рост биомассы корней по сравнению с абсолютным контролем. Также ниже значений абсолютного контроля были показатели содержания нитратов и фотосинтетических пигментов в листьях растений. Таким

образом, инокуляция культурой гриба повлияла на физиологические и морфологические показатели тестовой культуры.

Также проведена оценка влияния инокуляции растений адаптированными популяциями *S. magnusianum* на изучаемые показатели. Сравнение с абсолютным контролем показало уменьшение биомассы надземной части растений. При этом биомасса корней достоверно не превышала значения абсолютного контроля лишь у вариантов, где растения были инокулированы популяциями гриба Pb₅₀ и Cr₁₀. В том же сравнении у растений, инокулированных адаптированными популяциями (кроме Cr₁₀), было меньшее содержание нитратов и каротиноидов в листьях, а в вариантах с популяциями Cu₅₀, Cu₁₀₀ и Cr₁₀ – и содержание хлорофиллов *a* и *b*.

Суммарное содержание фотосинтетических пигментов (таблица 21) во всех вариантах было ниже значений абсолютного контроля. При этом наиболее низкий показатель суммы пигментов наблюдался в варианте растений, инокулированных популяцией Cr₁₀. Соотношение хл.*a*/хл.*b* также было ниже значений абсолютного контроля (5,18) во всех вариантах, кроме растений, инокулированных популяцией Pb₅₀ (5,77). Однако, соотношение хл.*a*+хл.*b*/каротиноиды во многих вариантах превышало значения абсолютного контроля (на 0,06...0,86).

Таким образом, инокуляция растений культурой и адаптированными популяциями *S. magnusianum* привела к уменьшению биомассы надземной части, увеличению биомассы корней, к снижению содержания нитратов и фотосинтетических пигментов во многих вариантах опыта (при выращивании растений на контрольном субстрате).

Далее мы анализировали влияние инокуляции культурой гриба и ее адаптированными популяциями на показатели растений в условиях культивирования на субстратах с внесением разных концентраций тяжелых металлов.

Таблица 21 – Показатели суммы и соотношения фотосинтетических пигментов в листьях тест-культуры в условиях эксперимента с *Cylindrocarpon magnusianum*

| Варианты опыта: культура или популяция / содержание тяжелых металлов в субстрате | Сумма пигментов, мг/г | Соотношение хл. <i>a</i> /хл. <i>b</i> | Соотношение хл. <i>a</i> +хл. <i>b</i> / каротиноиды |
|---|-----------------------------|---|--|
| Без гриба / Контроль ¹ | 4,005 | 5,18 | 3,34 |
| Культура / Контроль ² | 2,809 | 4,45 | 3,40 |
| Zn ₁₀₀ / Контроль | 3,466 | 4,43 | 3,64 |
| Cu ₅₀ / Контроль | 2,429 | 4,20 | 2,93 |
| Cu ₁₀₀ / Контроль | 3,057 | 4,48 | 3,51 |
| Cu ₁₅₀ / Контроль | 3,288 | 4,53 | 3,81 |
| Pb ₁₀ / Контроль | 3,897 | 4,35 | 4,20 |
| Pb ₅₀ / Контроль | 3,670 | 5,77 | 3,84 |
| Cr _{2,5} / Контроль | 3,723 | 4,22 | 3,78 |
| Cr ₁₀ / Контроль | 2,132 | 4,93 | 3,25 |
| Культура / Zn ₁₀₀ | 2,973 | 4,32 | 3,50 |
| Zn ₁₀₀ / Zn ₁₀₀ | 1,836 | 4,22 | 3,15 |
| Культура / Cu ₅₀ | 2,634 | 4,27 | 3,40 |
| Cu ₅₀ / Cu ₅₀ | 2,670 | 4,76 | 3,20 |
| Культура / Cu ₁₀₀ | 1,846 | 3,92 | 3,29 |
| Cu ₁₀₀ / Cu ₁₀₀ | 3,362 | 4,53 | 3,52 |
| Культура / Cu ₁₅₀ | 2,835 | 4,53 | 3,54 |
| Cu ₁₅₀ / Cu ₁₅₀ | 2,555 | 3,10 | 2,79 |
| Культура / Pb ₁₀ | 2,139 | 4,51 | 3,00 |
| Pb ₁₀ / Pb ₁₀ | 2,734 | 4,48 | 3,23 |
| Культура / Pb ₅₀ | 2,141 | 3,41 | 2,71 |
| Pb ₅₀ / Pb ₅₀ | 2,685 | 4,47 | 3,28 |
| Культура / Cr _{2,5} | 1,946 | 4,44 | 3,27 |
| Cr _{2,5} / Cr _{2,5} | 2,663 | 4,83 | 3,23 |
| Культура / Cr ₁₀ | 2,757 | 3,87 | 3,43 |
| Cr ₁₀ / Cr ₁₀ | 2,198 | 3,38 | 4,31 |

При внесении в субстрат цинка в концентрации 100 мг/кг достоверной разницы в измеряемых показателях между контролем и растениями, инокулированными культурой гриба, не наблюдалось. У растений, инокулированных популяцией Zn_{100} , отмечено существенно меньшее содержание фотосинтетических пигментов по сравнению с растениями, инокулированными культурой гриба.

При внесении меди в субстрат в концентрации 50 мг/кг у растений, инокулированных культурой гриба, наблюдалось достоверное уменьшение биомассы надземной части растений, содержания аскорбиновой кислоты и увеличение содержания нитратов в листьях по сравнению с контролем. Инокуляция адаптированной к данной концентрации меди популяцией гриба способствовала уменьшению биомассы корней растений и увеличению содержания аскорбиновой кислоты в листьях по сравнению с растениями, инокулированными культурой гриба.

При более высокой концентрации меди в субстрате (100 мг/кг) наблюдался рост содержания нитратов и снижение содержания хлорофилла *a* в листьях растений, инокулированных культурой *S. magnusianum* по сравнению с контролем. Однако по сравнению с инокуляцией культурой гриба растения, инокулированные популяцией Cu_{100} , имели меньшее содержание нитратов, большее содержание хлорофилла *a* и каротиноидов, а также большую биомассу надземной части растений. Стоит также отметить, что содержание меди в субстрате в концентрации 150 мг/кг не вызвало каких-либо изменений в измеряемых показателях растений, инокулированных культурой гриба. Инокуляция же популяцией Cu_{150} вызвала уменьшение биомассы корней растений при их выращивании на субстрате с содержанием меди в той же концентрации.

Внесение в субстрат тяжелых металлов также вызвало снижение общей суммы хлорофиллов и каротиноидов и соотношения $chl.a/chl.b$ в листьях опытных растений. Соотношение же $chl.a+chl.b/каротиноиды$ в таких вариантах как K/Zn_{100} , K/Cu_{50} , Cu_{100}/Cu_{100} , K/Cu_{150} было выше, чем в абсолютном контроле, в остальных вариантах – снижение было не столь значительным (0,05 - 0,55).

Таким образом, при внесении в субстрат цинка и меди в разных концентрациях у растений, инокулированных культурой и адаптированными популяциями *C. magnusianum*, так же как и при выращивании на контрольном субстрате, наблюдалось уменьшение биомассы надземной части и увеличение биомассы корней растений (кроме вариантов Cu₅₀/Cu₅₀ и Cu₁₀₀/Cu₁₀₀). При этом в листьях инокулированных растений снизилось содержание нитратов. При сравнении растений, инокулированных культурой гриба и адаптированными популяциями *C. magnusianum*, в условиях содержания меди в субстрате (в концентрации 100 мг/кг) отмечен наибольший положительный эффект влияния инокуляции именно адаптированной популяцией гриба (уменьшилось содержание нитратов, увеличилось содержание хлорофилла *a* и каротиноидов в листьях растений, увеличилась биомасса надземной части).

Далее проанализированы результаты исследования с не биогенными химическими элементами. Содержание свинца в субстрате в концентрациях 10 и 50 мг/кг оказало сходное влияние на показатели растений, инокулированных культурой *C. magnusianum*: уменьшение содержания сухого вещества в надземной части и хлорофилла *a* в листьях растений. У растений, инокулированных адаптированными к данным концентрациям свинца популяциями, наблюдалось уменьшение биомассы корней. Также у растений, инокулированных популяцией Pb₅₀, отмечено меньшее содержание аскорбиновой кислоты и большее содержание хлорофилла *a*, чем при инокуляции культурой гриба, что может быть связано с адаптивными реакциями растений на стресс.

Внесение в субстрат хрома также оказало воздействие на показатели растений. В варианте с содержанием хрома в субстрате 2.5 мг/кг в листьях растений, инокулированных культурой гриба, установлено достоверное снижение биомассы корней и содержания фотосинтетических пигментов. В то же время у растений, инокулированных адаптированной к данной концентрации хрома популяцией, также наблюдалось уменьшение биомассы корней, но при этом существенное увеличение биомассы надземной части и содержания хлорофилла *a* по сравнению с растениями, инокулированными культурой *C. magnusianum*.

При концентрации хрома в субстрате 10 мг/кг у растений, инокулированных культурой гриба, наблюдалось уменьшение биомассы надземной части растений и содержания нитратов в сравнении с контролем. В варианте с инокуляцией растений адаптированной популяцией гриба отмечено достоверное снижение биомассы корней.

Общая сумма хлорофиллов и каротиноидов и соотношение $chl.a/chl.b$ в листьях опытных растений при их выращивании на субстратах со свинцом и хромом так же, как и при выращивании на субстратах с цинком и медью, было достоверно меньше значений абсолютного контроля. Однако соотношение $chl.a+chl.b/каротиноиды$ в вариантах K/Cr₁₀ и Cr₁₀/Cr₁₀ было выше, чем в абсолютном контроле, в остальных вариантах – снижение было не столь значительным (0,06 - 0,55).

Таким образом, в листьях растений, инокулированных культурой *S. magnusianum*, содержание ТМ в субстрате в данном эксперименте во многих случаях вызвало снижение содержания хлорофилла *a*. Инокуляция же адаптированными популяциями гриба, наоборот, способствовала росту содержания хлорофилла *a* в листьях растений и уменьшению корневой биомассы. Снизился и показатель суммы фотосинтетических пигментов в листьях, но при этом сумма хлорофиллов в большинстве случаев превышала каротиноиды, что свидетельствует о нормальном физиологическом состоянии растений.

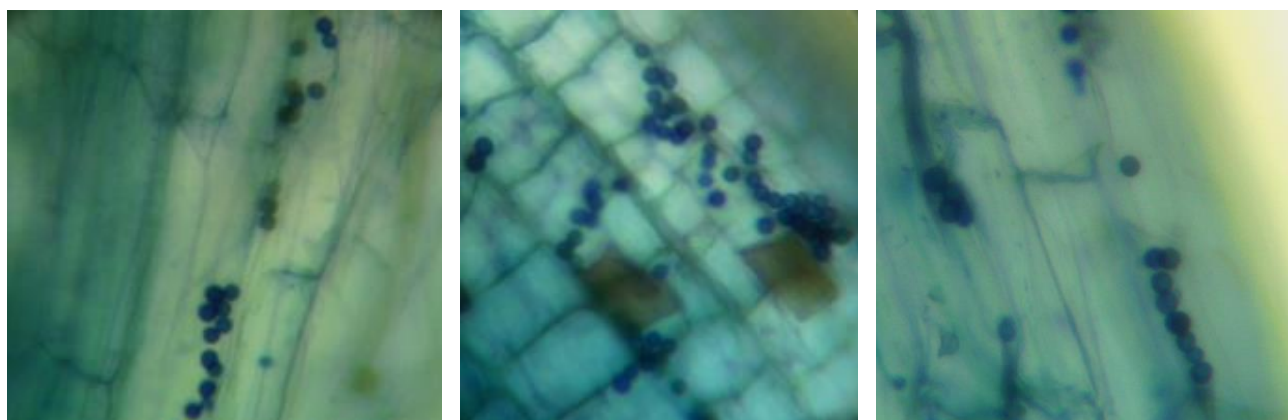
Следовательно, при культивировании растений на субстрате с внесением тяжелых металлов наибольший положительный эффект (например, увеличение содержания хлорофилла *a*, распределение пластического вещества между надземной частью и корневой системой) оказала инокуляция растений популяциями гриба, адаптированными к содержанию тяжелых металлов.

В ходе эксперимента также оценивали развитие полезной грибной инфекции в корнях инокулированных растений. Данные представлены в таблице 22.

Таблица 22 – Частота встречаемости и интенсивность развития грибной инфекции (инокулята) в корнях тест-культуры в эксперименте с *Cylindrocarpon magnusianum*

| Варианты опыта: культура или популяция / содержание тяжелых металлов в субстрате | Частота встречаемости, % | Интенсивность развития грибной инфекции, % |
|---|-----------------------------|---|
| Контроль / Контроль ¹ | 60,00 | 3,00 |
| Zn ₁₀₀ / Контроль | 60,00 | 3,00 |
| Cu ₅₀ / Контроль | 100,00 | 5,00 |
| Cu ₁₀₀ / Контроль | 93,33 | 4,67 |
| Cu ₁₅₀ / Контроль | 86,67 | 4,33 |
| Pb ₁₀ / Контроль | 73,33 | 3,40 |
| Pb ₅₀ / Контроль | 86,67 | 4,33 |
| Cr _{2,5} / Контроль | 73,33 | 3,40 |
| Cr ₁₀ / Контроль | 80,00 | 4,00 |
| Контроль / Zn ₁₀₀ | 86,67 | 4,33 |
| Zn ₁₀₀ / Zn ₁₀₀ | 33,33 | 1,67 |
| Контроль / Cu ₅₀ | 80,00 | 4,00 |
| Cu ₅₀ / Cu ₅₀ | 66,67 | 3,33 |
| Контроль / Cu ₁₀₀ | 86,67 | 4,33 |
| Cu ₁₀₀ / Cu ₁₀₀ | 100,00 | 5,00 |
| Контроль / Cu ₁₅₀ | 53,60 | 2,67 |
| Cu ₁₅₀ / Cu ₁₅₀ | 86,67 | 4,33 |
| Контроль / Pb ₁₀ | 93,33 | 4,67 |
| Pb ₁₀ / Pb ₁₀ | 66,67 | 3,33 |
| Контроль / Pb ₅₀ | 93,33 | 4,67 |
| Pb ₅₀ / Pb ₅₀ | 86,67 | 4,33 |
| Контроль / Cr _{2,5} | 40,00 | 2,00 |
| Cr _{2,5} / Cr _{2,5} | 73,33 | 3,40 |
| Контроль / Cr ₁₀ | 40,00 | 2,00 |
| Cr ₁₀ / Cr ₁₀ | 80,00 | 4,00 |

Наибольшая интенсивность развития грибной инфекции наблюдалась у растений, инокулированных популяцией Cu_{100} и выращенных на субстрате с медью в той же концентрации. Частоту встречаемости грибной инфекции ниже среднего имели образцы корней растений, инокулированных культурой гриба и выращенных на субстратах с солями $Cr 2.5$ и $Cr 10$ мг/кг, а также в варианте с инокуляцией адаптированной популяцией Zn_{100} и при выращивании томата на субстрате с содержанием цинка в той же концентрации. Максимальную частоту встречаемости грибной инфекции в корнях имели вариант с инокуляцией растений популяцией гриба Cu_{50} и их выращивании на контрольном субстрате, и вариант с инокуляцией растений популяцией Cu_{100} + выращивание на субстрате с $Cu 100$ мг/кг (рисунок 19).



А

В

С

Рисунок 19 – Грибная инфекция в корнях тест-культуры, инокулированной *Cylindrocarpon magnusianum*, в условиях эксперимента № 6 (увеличение $\times 80-100$).
Примечания. А – культура гриба/ Cu_{50} ; В – Cu_{50} /контроль; С – Cu_{50}/Cu_{50} (популяция гриба/содержание элемента в субстрате, мг/кг).

Таким образом, инокуляция растений культурой гриба *Cylindrocarpon magnusianum* и ее адаптированными популяциями во многих случаях вызвала снижение содержания нитратов, хлорофилла *a* в листьях растений. При

выращивании растений на субстрате с внесением ТМ инокуляция адаптированными популяциями оказала влияние на формирование адаптивных реакций у растений – увеличение содержания хлорофилла *a* в листьях и характер распределения пластического вещества у растений – увеличение надземной биомассы и снижение биомассы корневой системы растений. Частота встречаемости грибной инфекции в корнях инокулированных растений в большинстве вариантов превышала 50 %.

Далее был проведен эксперимент по аналогичной схеме с *Fusarium equiseti*. Результаты определения биологических показателей растений томата представлены в таблице 23, содержание фотосинтетических пигментов – на рисунках 20-22 и в Приложении Г, соотношение фотосинтетических пигментов – в таблице 24.

Таблица 23 – Влияние разных концентраций тяжелых металлов на биологические показатели тест-культуры в условиях эксперимента с *Fusarium equiseti*

| Варианты опыта: культура или популяция/ содержание тяжелых металлов в субстрате | Показатели растений | | | |
|--|--|----------------------------|----------------------------------|-------------------------------|
| | биомасса, г | | содержание сухого вещества, % | |
| | надземная часть | корни | надземная часть | корни |
| Без гриба / Контроль ¹ | 30,23 ± 5,08 ³ 22,14...38,31 | 1,46 ± 0,10 1,31...1,62 | 12,55 ± 3,28 4,40...20,69 | 14,69 ± 2,28 9,02...20,36 |
| Контроль / Контроль ² | 31,06 ± 5,49 17,43...44,69 | 1,28 ± 0,15 0,90...1,66 | 13,28 ± 1,90 8,57...17,99 | 11,27 ± 1,61 7,28...15,25 |
| Zn ₁₀₀ / Контроль | 26,85 ± 3,90 20,64...33,06 | 1,04 ± 0,02 0,99...1,09 | 12,94 ± 3,26 4,85...21,04 | 15,52 ± 3,89 5,85...25,18 |
| Cu ₅₀ / Контроль | 28,78 ± 3,16 23,76...33,81 | 1,10 ± 0,04 1,01...1,20 | 10,74 ± 0,33 7,75...13,72 | 18,02 ± 4,35 7,22...28,81 |
| Cu ₁₀₀ / Контроль | 39,54 ± 1,15 37,70...41,37 | 0,99 ± 0,10 0,74...1,24 | 13,39 ± 2,17 7,99...18,78 | 14,06 ± 0,42 13,03...15,09 |
| Cu ₁₅₀ / Контроль | 37,70 ± 0,84 36,36...39,04 | 1,33 ± 0,04 1,22...1,44 | 13,18 ± 0,47 12,02...14,33 | 13,32 ± 0,76 11,44...15,20 |
| Pb ₁₀ / Контроль | 53,01 ± 9,65 37,65...68,37 | 1,05 ± 0,05 0,92...1,18 | 12,05 ± 0,57 10,64...13,46 | 12,74 ± 2,69 6,07...19,41 |

| | | | | |
|---------------------------------------|--------------------------------|----------------------------|-------------------------------|-------------------------------|
| Pb ₅₀ / Контроль | 42,64 ± 6,17 32,82...52,47 | 0,65 ± 0,07 0,48...0,82 | 15,78 ± 4,48 4,65...26,90 | 16,50 ± 6,52 0,30...32,70 |
| Cr _{2,5} / Контроль | 31,85 ± 2,75 27,48...36,22 | 1,47 ± 0,25 0,86...2,08 | 11,66 ± 0,97 9,25...14,07 | 12,94 ± 3,23 4,91...20,97 |
| Cr ₁₀ / Контроль | 28,53 ± 5,08 20,44...36,62 | 1,01 ± 0,08 0,81...1,21 | 11,29 ± 0,58 9,86...12,72 | 24,55 ± 7,30 6,41...42,69 |
| Контроль / Zn ₁₀₀ | 27,94 ± 8,09 7,85...48,02 | 2,96 ± 0,78 1,02...4,91 | 12,67 ± 1,40 9,19...16,16 | 17,85±0,33 17,52...18,18 |
| Zn ₁₀₀ / Zn ₁₀₀ | 38,18 ± 1,73 35,43...40,93 | 0,92 ± 0,06 0,76...1,08 | 15,05 ± 0,86 12,91...17,18 | 16,41 ± 5,95 1,62...31,21 |
| Контроль / Cu ₅₀ | 24,01 ± 2,07 18,86...29,16 | 1,97 ± 0,65 0,35...3,59 | 13,85 ± 1,98 8,93...18,77 | 15,32±1,96 13,36...17,28 |
| Cu ₅₀ / Cu ₅₀ | 55,16 ± 14,21 32,55...77,78 | 0,89 ± 0,04 0,79...0,99 | 13,36 ± 0,78 11,43...15,29 | 12,82 ± 0,93 10,51...15,13 |
| Контроль / Cu ₁₀₀ | 20,36 ± 5,03 7,87...32,85 | 1,20 ± 0,13 0,87...1,53 | 11,18 ± 1,13 8,37...13,99 | 13,79±3,80 9,99...17,59 |
| Cu ₁₀₀ / Cu ₁₀₀ | 40,81 ± 4,09 34,30...47,32 | 1,05 ± 0,19 0,59...1,52 | 11,32 ± 1,48 7,65...14,99 | 18,98 ± 1,28 15,80...22,16 |
| Контроль / Cu ₁₅₀ | 15,37 ± 0,95 13,02...17,72 | 0,76 ± 0,24 0,16...1,36 | 10,51 ± 2,62 4,00...17,02 | 13,29±1,13 12,16...14,42 |
| Cu ₁₅₀ / Cu ₁₅₀ | 37,16 ± 3,26 31,98...42,35 | 1,20 ± 0,07 1,03...1,38 | 9,49 ± 2,49 3,32...15,67 | 12,13 ± 2,12 6,87...17,39 |
| Контроль / Pb ₁₀ | 18,82 ± 6,15 3,54...34,10 | 0,98 ± 0,19 0,50...1,46 | 8,88 ± 0,69 7,16...10,60 | 20,58±2,01 18,57...22,59 |
| Pb ₁₀ / Pb ₁₀ | 34,68 ± 0,16 34,43...34,93 | 1,40 ± 0,06 1,25...1,55 | 11,33 ± 0,90 9,10...13,56 | 19,38 ± 7,68 0,30...38,46 |
| Контроль / Pb ₅₀ | 22,78 ± 5,63 8,80...36,77 | 1,37 ± 0,45 0,26...2,49 | 10,46 ± 0,56 9,07...11,85 | 18,75±1,38 17,37...20,13 |
| Pb ₅₀ / Pb ₅₀ | 37,88 ± 4,45 30,80...44,96 | 1,06 ± 0,02 1,02...1,10 | 13,50 ± 1,74 9,17...17,82 | 30,26 ± 10,45 4,31...56,22 |
| Контроль / Cr _{2,5} | 14,56 ± 4,75 2,76...26,36 | 0,68 ± 0,22 0,13...1,23 | 11,78 ± 2,46 5,67...17,88 | 18,89±1,79 17,10...20,68 |
| Cr _{2,5} / Cr _{2,5} | 41,55 ± 3,16 36,52...46,58 | 0,84 ± 0,02 0,79...0,89 | 12,39 ± 1,33 9,09...15,68 | 11,13 ± 0,25 10,51...11,75 |
| Контроль / Cr ₁₀ | 16,91 ± 5,31 3,72...30,10 | 1,16 ± 0,28 0,47...1,85 | 10,95 ± 2,07 5,81...16,09 | 17,75±0,18 17,57...17,93 |
| Cr ₁₀ / Cr ₁₀ | 39,00 ± 3,34 33,69...44,32 | 0,91 ± 0,06 0,76...1,07 | 11,24 ± 0,68 9,54...12,94 | 16,34 ± 4,29 5,69...26,99 |

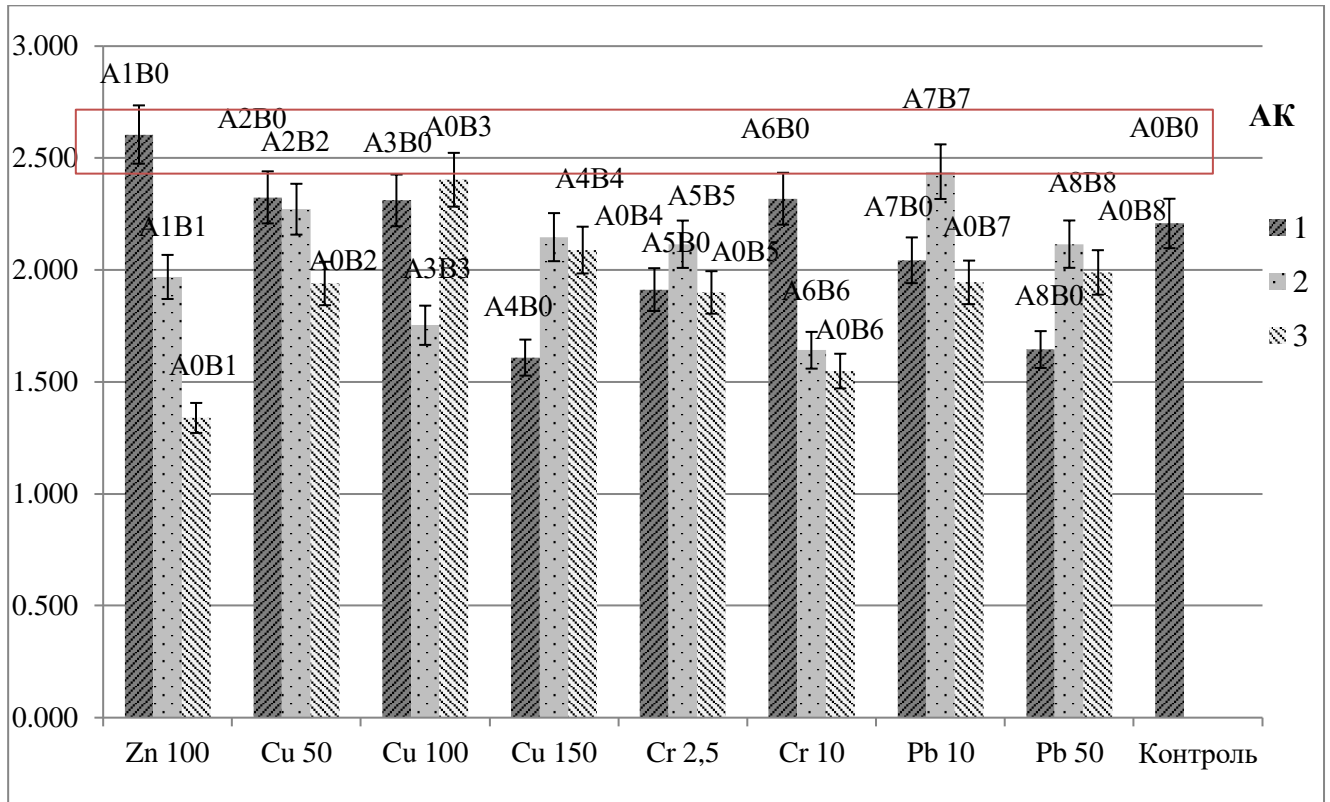


Рисунок 20 – Содержание хлорофилла *a* в листьях инокулированной *Fusarium equiseti* тест-культуры при разных концентрациях тяжелых металлов в субстрате: 1, 2 – популяция гриба (A1– Zn₁₀₀, A2 – Cu₅₀, A3 – Cu₁₀₀, A4– Cu₁₅₀, A5– Pb₁₀, A6 – Pb₅₀, A7 – Cr_{2,5}, A8 – Cr₁₀) + субстрат соответственно без тяжелых металлов (B₀) и с солями тяжелых металлов, мг/кг (B1 – Zn₁₀₀, B2 – Cu₅₀, B3– Cu₁₀₀, B4 – Cu₁₅₀, B5 – Pb₁₀, B6 – Pb₅₀, B7 – Cr_{2,5}, B8 – Cr₁₀); 3 – культура гриба (A0) + субстрат с солями тяжелых металлов B1 –B8, мг/кг; A0B0 – культура гриба + субстрат без тяжелых металлов; АК – абсолютный контроль – без гриба+ субстрат без тяжелых металлов (прямоугольником обозначен доверительный интервал средних значений показателя для этого варианта). Применимо к рисункам 21 и 22.

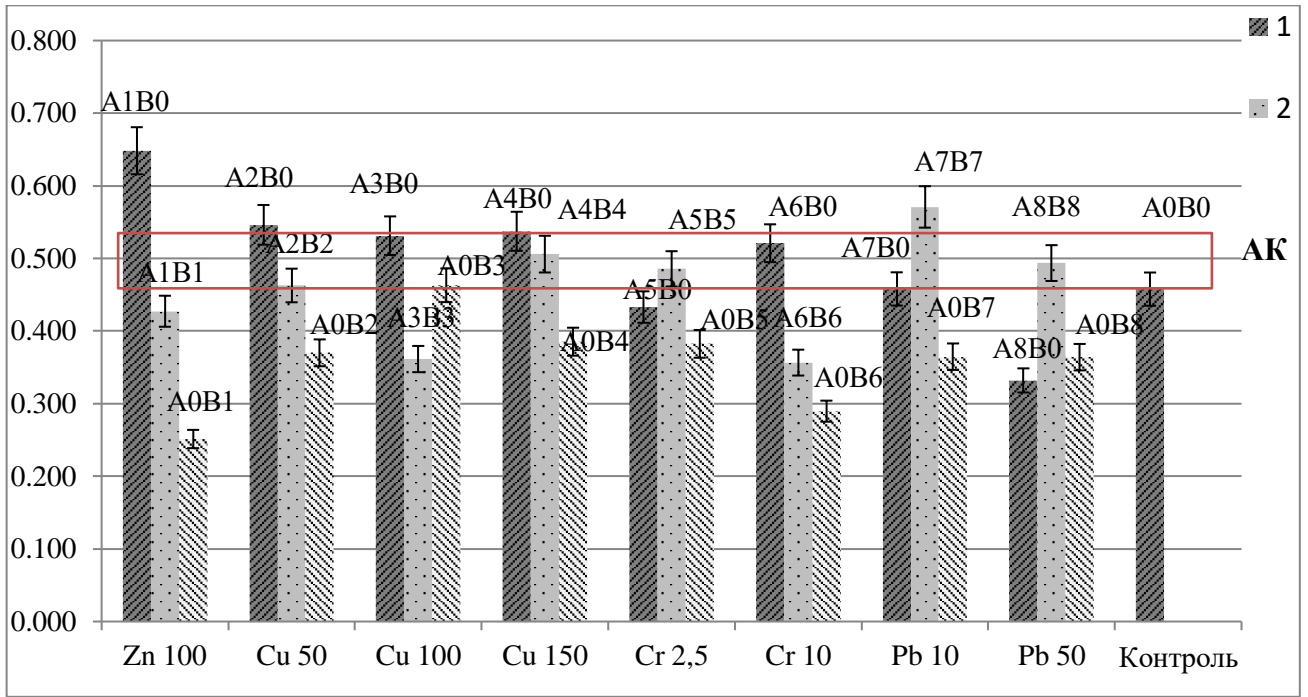


Рисунок 21 – Содержание хлорофилла *b* в листьях инокулированной *Fusarium equiseti* тест-культуры в условиях разных концентраций тяжелых металлов в субстрате.

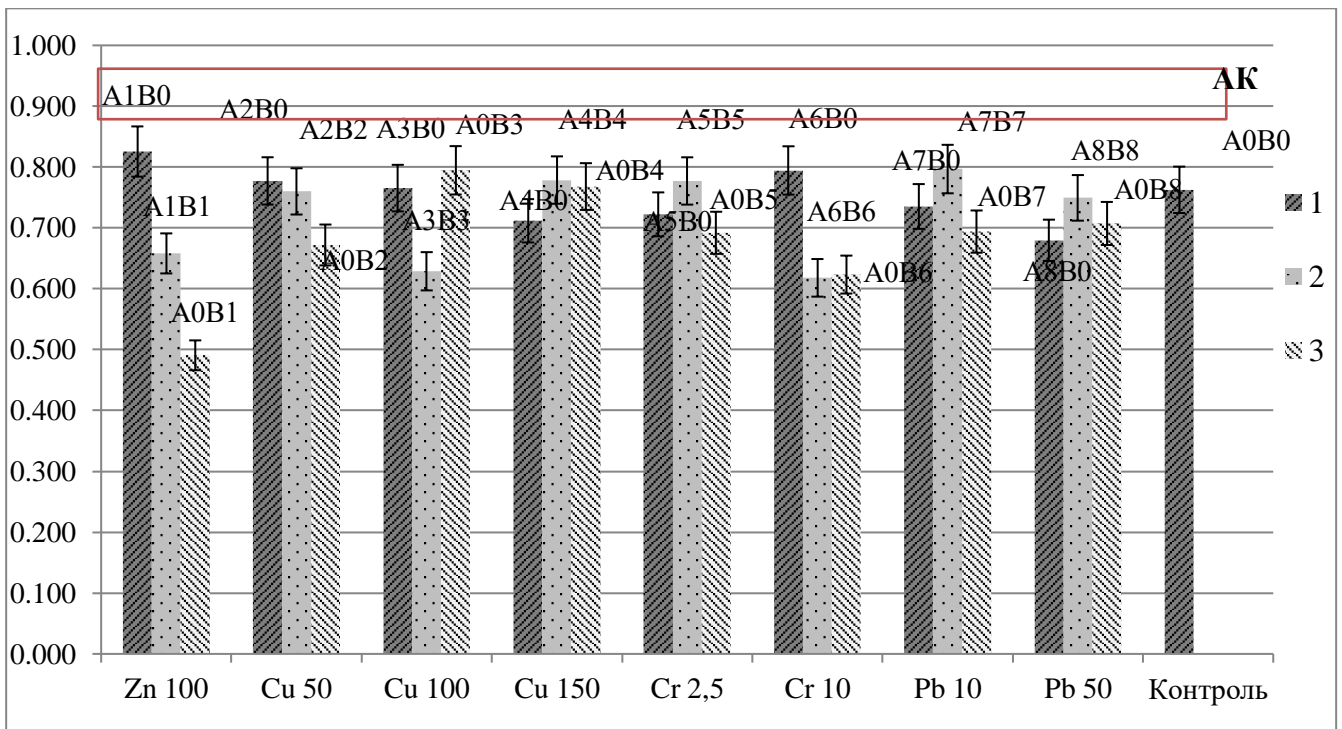


Рисунок 22 – Содержание каротиноидов в листьях инокулированной *Fusarium equiseti* тест-культуры в условиях разных концентраций тяжелых металлов в субстрате.

Результаты опыта показали, что при выращивании растений на контрольном субстрате инокуляция культурой *Fusarium equiseti* и адаптированными популяциями гриба не вызвала достоверных изменений в биомассе надземной части растений и содержании сухого вещества в сравнении с абсолютным контролем. Однако наблюдались изменения в содержании фотосинтетических пигментов в листьях растений. Так практически во всех вариантах опыта наблюдалось уменьшение содержания хлорофилла *a* (кроме инокулированных популяцией Zn₁₀₀) и каротиноидов (кроме инокулированных популяцией Pb₅₀) в листьях растений. При инокуляции растений популяциями гриба Pb₅₀ и Cr_{2,5} отмечено наряду с указанным выше, снижение содержания хлорофилла *b*, а в варианте с популяцией Zn₁₀₀, наоборот, у растений отмечено достоверное увеличение содержания хлорофилла *b* в листьях.

Анализ соотношения фотосинтетических пигментов показал (таблица 24), что при выращивании растений на контрольном субстрате сумма фотосинтетических пигментов и соотношение хл.*a*/хл.*b* были ниже значений абсолютного контроля, кроме растений, инокулированных популяцией Zn₁₀₀ (где сумма пигментов составляла 4,079 мг/г, что на 0,074 мг/г больше значения абсолютного контроля). Отношение суммы хлорофиллов к содержанию каротиноидов во всех вариантах, кроме растений, инокулированных популяциями *F. equiseti* Cu₁₅₀, Pb₅₀ и Cr_{2,5}, превышало значения абсолютного контроля (на 0,06...0,60).

В вариантах опыта с внесением в субстрат ТМ прежде всего отмечено существенное влияние инокуляции на содержание пигментов фотосинтеза в листьях растений. При внесении в субстрат цинка в концентрации 100 мг/кг в листьях растений, инокулированных культурой *F. equiseti*, наблюдалось уменьшение содержания хлорофиллов *a*, *b* и каротиноидов по сравнению с контролем. А инокуляция растений адаптированной к данной концентрации металла популяцией, наоборот, вызвала рост содержания фотосинтетических пигментов по сравнению с растениями, инокулированными культурой гриба.

Таблица 24 – Показатели суммы и соотношения фотосинтетических пигментов в листьях тест-культуры в условиях эксперимента с *Fusarium equiseti*

| Варианты опыта: культура или популяция / содержание тяжелых металлов в субстрате | Сумма пигментов, мг/г | Соотношение хл. <i>a</i> /хл. <i>b</i> | Соотношение хл. <i>a</i> +хл. <i>b</i> / каротиноиды |
|---|-----------------------------|---|--|
| Без гриба / Контроль ¹ | 4,005 | 5,18 | 3,34 |
| Культура / Контроль ² | 3,255 | 4,12 | 3,43 |
| Zn ₁₀₀ / Контроль | 4,079 | 4,02 | 3,94 |
| Cu ₅₀ / Контроль | 3,647 | 4,26 | 3,69 |
| Cu ₁₀₀ / Контроль | 3,607 | 4,35 | 3,72 |
| Cu ₁₅₀ / Контроль | 2,858 | 3,00 | 3,01 |
| Pb ₁₀ / Контроль | 3,236 | 4,46 | 3,40 |
| Pb ₅₀ / Контроль | 2,657 | 4,95 | 2,91 |
| Cr _{2,5} / Контроль | 3,067 | 4,42 | 3,25 |
| Cr ₁₀ / Контроль | 3,633 | 4,45 | 3,58 |
| Культура / Zn ₁₀₀ | 2,081 | 5,33 | 3,24 |
| Zn ₁₀₀ / Zn ₁₀₀ | 3,054 | 4,61 | 3,64 |
| Культура / Cu ₅₀ | 2,982 | 5,24 | 3,44 |
| Cu ₅₀ / Cu ₅₀ | 3,494 | 4,90 | 3,60 |
| Культура / Cu ₁₀₀ | 3,661 | 5,19 | 3,61 |
| Cu ₁₀₀ / Cu ₁₀₀ | 2,743 | 4,86 | 3,36 |
| Культура / Cu ₁₅₀ | 3,242 | 5,43 | 3,22 |
| Cu ₁₅₀ / Cu ₁₅₀ | 3,432 | 4,24 | 3,41 |
| Культура / Pb ₁₀ | 3,004 | 5,33 | 3,33 |
| Pb ₁₀ / Pb ₁₀ | 3,807 | 4,27 | 3,78 |
| Культура / Pb ₅₀ | 3,060 | 5,46 | 3,33 |
| Pb ₅₀ / Pb ₅₀ | 3,359 | 4,28 | 3,48 |
| Культура / Cr _{2,5} | 2,974 | 4,97 | 3,30 |
| Cr _{2,5} / Cr _{2,5} | 3,378 | 4,35 | 3,35 |
| Культура / Cr ₁₀ | 2,461 | 5,34 | 2,95 |
| Cr ₁₀ / Cr ₁₀ | 2,616 | 4,60 | 3,23 |

Содержание в субстрате меди в концентрациях 50 и 100 мг/кг не оказало влияния на измеряемые показатели растений, инокулированных культурой гриба. При концентрации меди в субстрате 150 мг/кг в листьях растений было меньшее содержание хлорофилла *b* по сравнению с контролем.

При этом у всех растений, инокулированных популяциями гриба, адаптированными к меди в разных концентрациях, при их выращивании на субстратах с медью биомасса надземной части была больше, чем у растений, инокулированных культурой гриба. Инокуляция популяцией Cu_{100} в том же сравнении вызвала также уменьшение содержания каротиноидов в листьях растений, а популяцией Cu_{150} – увеличение содержания хлорофилла *b*.

Внесение в субстрат цинка и меди и инокуляция культурой *F. equiseti* также способствовали росту соотношения $chl.a/chl.b$: у всех вариантов этот показатель превышал значения абсолютного контроля. У растений, инокулированных адаптированными популяциями *F. equiseti* и выращенных на субстратах с ТМ, отношение содержания хлорофилла *a* к содержанию хлорофилла *b* было ниже значений абсолютного контроля на 0,28...0,94. Однако соотношение $chl.a+chl.b/каротиноиды$, наоборот, во всех варианта с инокуляцией растений адаптированными популяциями и выращенными на субстратах с ТМ было выше по сравнению с абсолютным контролем. Выше этот показатель был и у растений, инокулированных культурой *F. equiseti* и выращенных на субстратах с Cu_{50} и Cu_{100} мг/кг.

Что касается вариантов с не биогенными химическими элементами, установлено следующее: при инокуляции растений культурой *F. equiseti* и выращивании на субстрате с Pb 10 и 50 мг/кг наблюдалось существенное снижение содержания хлорофилла *b* в листьях по сравнению с контролем. А у растений, инокулированных адаптированной популяцией Pb_{10} , достоверно возросли показатели биомассы надземной части и содержания хлорофиллов *a* и *b* в листьях. Вариант опыта с инокуляцией растений популяцией Pb_{50} не имел отличий по измеряемым показателям растений при сравнении с вариантом инокуляции культурой гриба.

Содержание хрома в субстрате в концентрации 2.5 мг/кг не оказало влияния на показатели растений, инокулированных культурой гриба, в сравнении с контролем, в концентрации 10 мг/кг – вызвало уменьшение содержания хлорофилла *b* и каротиноидов.

При этом инокуляция адаптированными к хромом популяциями вызвала увеличение биомассы надземной части растений по сравнению с растениями, инокулированными культурой гриба, и уменьшение биомассы корней по сравнению с контролем.

Соотношение хл.*a*/хл.*b* у всех вариантов, инокулированных культурой *F. equiseti* (кроме растений, выращенных на субстрате с Cr_{2.5} мг/кг), превышало значения абсолютного контроля. У растений, инокулированных адаптированными популяциями *F. equiseti* и выращенных на субстратах с ТМ, отношение содержания хлорофилла *a* к содержанию хлорофилла *b*, как и в случае с биогенными элементами, было ниже значений абсолютного контроля на 0,21...0,91. Отношение суммы хлорофиллов к содержанию каротиноидов во всех вариантах с инокуляцией растений адаптированными популяциями и выращенными на субстратах с ТМ (кроме варианта Cr₁₀/Cr₁₀), было выше по сравнению с абсолютным контролем.

Таким образом, инокуляция растений культурой и адаптированными популяциями *Fusarium equiseti* вызвала снижение содержания фотосинтетических пигментов во многих исследуемых вариантах при их выращивании на контрольном субстрате. Содержание хлорофиллов *a*, *b* и каротиноидов снизилось и при внесении ТМ в субстрат. Однако инокуляция растений популяциями гриба, адаптированными к ТМ во многих вариантах способствовала увеличению содержания фотосинтетических пигментов и биомассы надземной части растений.

Инокуляция растений культурой и адаптированными популяциями *F. equiseti* вызвала рост соотношения содержания хлорофилла *a* к хлорофиллу *b* при выращивании растений на контрольном субстрате и соотношения суммы хлорофиллов к содержанию каротиноидов – при их выращивании на субстратах с внесением ТМ.

Развитие грибной инфекции в корнях инокулированных растений в вариантах опыта представлено в таблице 25.

Таблица 25 – Частота встречаемости и интенсивность развития грибной инфекции (инокулята) в корнях тест-культуры в условиях эксперимента с *Fusarium equiseti*

| Варианты опыта: культура или популяция / содержание тяжелых металлов в субстрате | Частота встречаемости, % | Интенсивность развития грибной инфекции, % |
|--|-----------------------------|--|
| Контроль / Контроль ¹ | 80,00 | 7,00 |
| Zn ₁₀₀ / Контроль | 80,00 | 7,33 |
| Cu ₅₀ / Контроль | 80,00 | 4,00 |
| Cu ₁₀₀ / Контроль | 73,33 | 3,67 |
| Cu ₁₅₀ / Контроль | 93,33 | 4,67 |
| Pb ₁₀ / Контроль | 80,00 | 6,00 |
| Pb ₅₀ / Контроль | 93,33 | 5,67 |
| Cr _{2,5} / Контроль | 80,00 | 4,00 |
| Cr ₁₀ / Контроль | 93,33 | 4,67 |
| Контроль / Zn ₁₀₀ | 100,00 | 5,00 |
| Zn ₁₀₀ / Zn ₁₀₀ | 86,67 | 4,33 |
| Контроль / Cu ₅₀ | 73,33 | 3,67 |
| Cu ₅₀ / Cu ₅₀ | 73,33 | 3,67 |
| Контроль / Cu ₁₀₀ | 66,67 | 3,33 |
| Cu ₁₀₀ / Cu ₁₀₀ | 66,67 | 3,33 |
| Контроль / Cu ₁₅₀ | 100,00 | 5,00 |
| Cu ₁₅₀ / Cu ₁₅₀ | 80,00 | 4,00 |
| Контроль / Pb ₁₀ | 80,00 | 4,00 |
| Pb ₁₀ / Pb ₁₀ | 80,00 | 6,00 |
| Контроль / Pb ₅₀ | 100,00 | 5,00 |
| Pb ₅₀ / Pb ₅₀ | 100,00 | 6,00 |

| | | |
|---------------------------------------|--------|-------|
| 2Контроль / Cr _{2,5} | 100,00 | 5,00 |
| Cr _{2,5} / Cr _{2,5} | 80,00 | 5,00 |
| Контроль / Cr ₁₀ | 66,67 | 3,33 |
| Cr ₁₀ / Cr ₁₀ | 80,00 | 10,00 |

Частота встречаемости полезной грибной инфекции в корнях растений во всех вариантах опыта была более 50 %. При этом максимальная частота отмечена в вариантах, где растения были инокулированы культурой гриба и культивировались на субстратах с разным содержанием тяжелых металлов: Zn 100, Cu 150, Pb 50, Cr 2.5 мг/кг; а также в варианте, в котором растения были инокулированы популяцией гриба Pb₅₀ и культивировались на субстрате с содержанием свинца в той же концентрации (рисунок 23). Максимальная интенсивность развития грибной инфекции наблюдалась в корнях растений, инокулированных Cr₁₀ популяцией и выращенных на субстрате с содержанием хрома в той же концентрации.

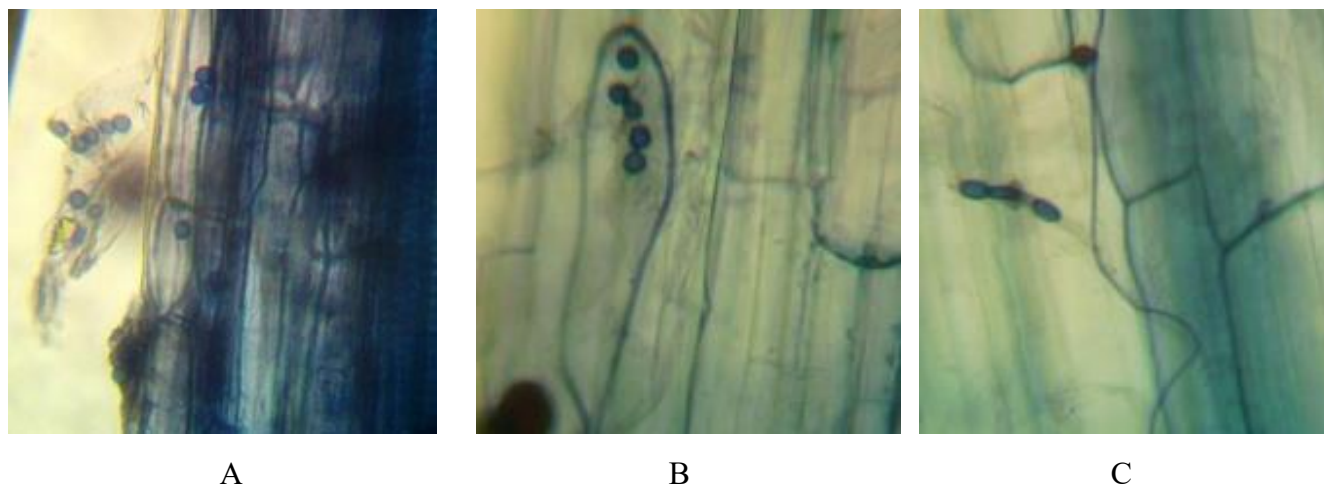


Рисунок 23 – Грибная инфекция в корнях тест-культуры, инокулированной *Fusarium equiseti*, в условиях эксперимента № 7 (увеличение ×80-100).

Примечания. А – культура гриба/Pb₅₀; В – Pb₅₀/контроль; С – Pb₅₀/Pb₅₀ (популяция гриба/содержание элемента в субстрате)

Таким образом, инокуляция растений микромицетом *Fusarium equiseti* вызвала снижение содержания фотосинтетических пигментов в листьях. Однако инокуляция адаптированными популяциями гриба оказала больший положительный эффект на данный показатель, чем инокуляция культурой гриба.

В заключении следует отметить, что влияние инокуляции растений культурой *Cylindrocarpon magnusianum* и его адаптированными к действию тяжелых металлов популяциями, в условиях отсутствия стресса проявилось в распределении биомассы растений в сторону увеличения биомассы корневой системы, росте содержания нитратов в листьях. Максимальный положительный эффект инокуляции наблюдался в условиях действия стрессоров (разные концентрации тяжелых металлов в субстрате), который проявился в таких адаптивных реакциях растений, как: поддержание биомассы надземной части и содержание фотосинтетических пигментов на уровне контроля (при использовании в качестве инокулята культуры гриба); увеличение биомассы надземной части растений и содержания фотосинтетических пигментов в листьях (при использовании в качестве инокулята популяций гриба, адаптированных к действию стрессора). Полученные результаты согласуются с данными исследований, проведенных зарубежными учеными, подтверждающими влияние инокуляции микроскопическими грибами, в том числе эндофитными, на устойчивость растений к повышенному содержанию тяжелых металлов в субстрате (Herrera, 2018; Domka, 2019). Это влияние проявлялось в увеличении биомассы и длины корней растений (Dabral, 2019), так и в повышении фотосинтетической активности (Bilal, 2020).

В проведенных нами исследованиях положительный эффект при использовании в качестве инокулята *Cylindrocarpon magnusianum* наблюдался лишь в случае инокуляции растений адаптированными популяциями при культивировании растений на субстратах с внесением Cu 100, 150 мг/кг, Pb 50 мг/кг, Cr 2.5 мг/кг. Наибольшее негативное воздействие на растения оказали биогенные химические элементы (Zn 100 мг/кг и Cu 50 мг/кг), наименьшее – небιοгенные элементы (Pb 50 мг/кг и Cr 2.5 мг/кг).

При использовании в качестве инокулята *Fusarium equiseti* при культивировании растений в условиях отсутствия химического стрессора положительный эффект инокуляции не проявился. Положительный эффект инокуляции, связанный с формированием у растений в условиях действия химического стрессора адаптивных реакций: поддержание биомассы надземной части и фотосинтетического аппарата инокулированных растений на нормальном уровне (отсутствие достоверных различий с контролем) при инокуляции культурой гриба; увеличение биомассы надземной части и содержания фотосинтетических пигментов в листьях инокулированных растений отмечено при использовании в качестве инокулята популяций *Fusarium equiseti*, адаптированных к разным концентрациям тяжелых металлов. При этом наибольший положительный эффект при использовании в качестве инокулята *Fusarium equiseti* наблюдался при инокуляции адаптированными популяциями в условиях культивирования растений на субстратах с внесением Zn 100 мг/кг, Cu 150 мг/кг, Pb 10 и 50 мг/кг, Cr 2.5 и 10 мг/кг. Наибольшее негативное воздействие оказали биогенные химические элементы (Zn 100 мг/кг и Cu 100 мг/кг), наименьшее – не биогенные элементы (Pb 10 мг/кг и Cr 2.5 и 10 мг/кг).

Таким образом, наибольший эффект формирования адаптивных реакций у растений наблюдался при их инокуляции адаптированными популяциями грибов и культивировании в условиях действия стрессора, причем при действии не биогенных химических элементов.

ГЛАВА 5 ИССЛЕДОВАНИЕ МЕХАНИЗМОВ МЕТАЛЛОРЕЗИСТЕНТНОСТИ МИКРОСКОПИЧЕСКИХ ГРИБОВ И ИНОКУЛИРОВАННЫХ ИМИ РАСТЕНИЙ

На примере меди и хрома дана сравнительная оценка адаптивных реакций культур *Fusarium equiseti* и *Cylindrocarpon magnusianum* и инокулированных ими растений на содержание тяжелых металлов в субстрате были проведены эксперименты (№ 8, 9), включающие определение содержания малонового диальдегида в мицелии микромицетов и листьях инокулированных растений.

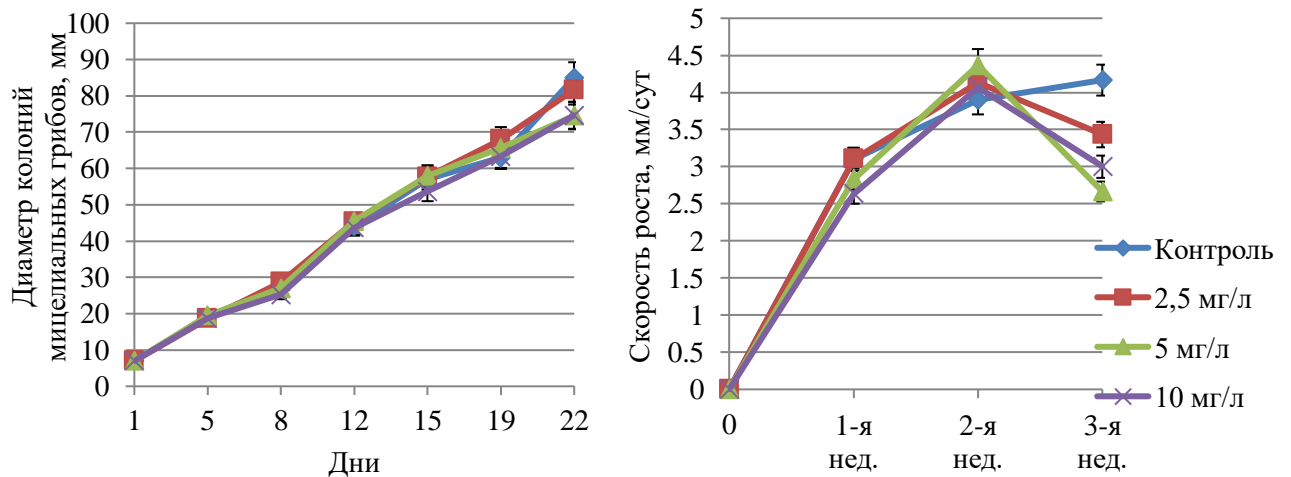
5.1 Динамика роста колоний *Fusarium equiseti* и *Cylindrocarpon magnusianum* и содержание малонового диальдегида в мицелии при культивировании на субстратах с внесением меди и хрома

Стресс под влиянием тяжелых металлов оказывает негативное воздействие на организмы и вызывает окислительное повреждение клеток (Ноч, 2020). Малоновый диальдегид (МДА) является продуктом окисления липидов и может служить показателем степени повреждения мембранных структур в клетках организма (Рахматуллина, 2018; Kaznacheeva, Tsebrzhinsky, 2011). Ряд исследований подтверждают зависимость концентрации МДА в мицелии гриба от содержания ТМ в субстрате. Так концентрация МДА в *Acrocalymma vagum* сначала увеличивалась, а затем снижалась с увеличением концентрации Cd в среде (Ноч, 2020). Исследования с пигментсинтезирующими дрожжами *Rhodotorula mucilaginosa* показали, что с содержанием цинка в среде 100, 150 и 200 мг/л содержание МДА в мицелии гриба достоверно снижается, а при дальнейшем увеличении концентрации цинка в субстрате (300, 350 мг/л) – существенно возрастает. На средах с внесением хрома, наоборот, при концентрации 10 мг/л содержание МДА в мицелии увеличивается, при дальнейшем повышении содержания хрома в субстрате (20 и 30 мг/л) – снижается (Бухарина, 2016).

Для высших растений увеличение концентрации МДА в ассимиляционных органах является ответной реакцией на окислительный стресс, что приводит к повышенной выработке активных форм кислорода (Ерофеева, Шаповалова, 2015; Ashraf, Harris, 2013; Li, 2019). Так низкое накопление МДА в листьях шести различных видов медоносных растений указывает на их высокую устойчивость к окислительному стрессу в условиях засухи (Štajner, 2011). Отмечено, что содержание МДА в корнях риса, инокулированного грибом *Aspergillus aculeatus* было значительно ниже, чем в не инокулированных растениях при их выращивании на загрязненных кадмием почвах (Xie, 2019).

Таким образом, содержание МДА может служить биомаркером неблагоприятных, стрессовых условий для организмов, являясь показателем формирования адаптивных реакций.

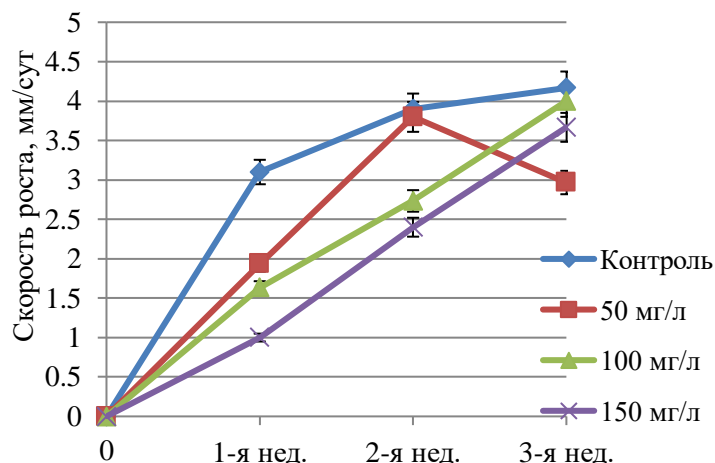
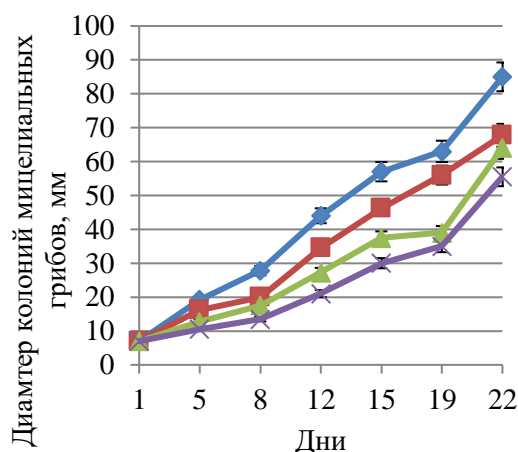
Результаты исследований ростовых процессов *Cylindrocarpon magnusianum* при культивировании на средах с внесением тяжелых металлов представлены на рисунках 24-25, *Fusarium equiseti* – на рисунках 26-27 и в Приложении Д.



А

В

Рисунок 24 – Динамика размеров (А) и скорость роста (В) колоний *Cylindrocarpon magnusianum* на субстратах с разной концентрацией хрома



А

В

Рисунок 25 – Динамика размеров (А) и скорость роста (В) колоний *Cylindrocarpon magnusianum* на субстратах с разной концентрацией меди

Результаты эксперимента с внесением хрома показали, что диаметр колоний *C. magnusianum* во всех вариантах не имел достоверной разницы с контролем, таким образом, содержание хрома в субстрате в концентрациях 2.5, 5 и 10 мг/л не оказало ингибирующего воздействия на рост гриба. Скорость роста колоний *C. magnusianum* также во всех вариантах с хромом в течение всего эксперимента достоверной разницы с контролем не имела. При этом максимальная скорость роста колоний наблюдалась на второй неделе эксперимента при средней концентрации хрома 5 мг/л ($4,4 \pm 0,3$ мм/сут).

Внесение меди в субстрат также повлияло на рост культуры гриба, с увеличением концентрации меди в субстрате наблюдалось достоверное уменьшение диаметра колоний *C. magnusianum*. При этом рост колоний мицелия в первые две недели был существенно ниже, чем в контроле (за исключением самой низкой концентрации Cu 50 мг/л во вторую неделю). На третьей неделе эксперимента скорость роста колоний гриба во всех опытных вариантах достигла своих максимальных значений.

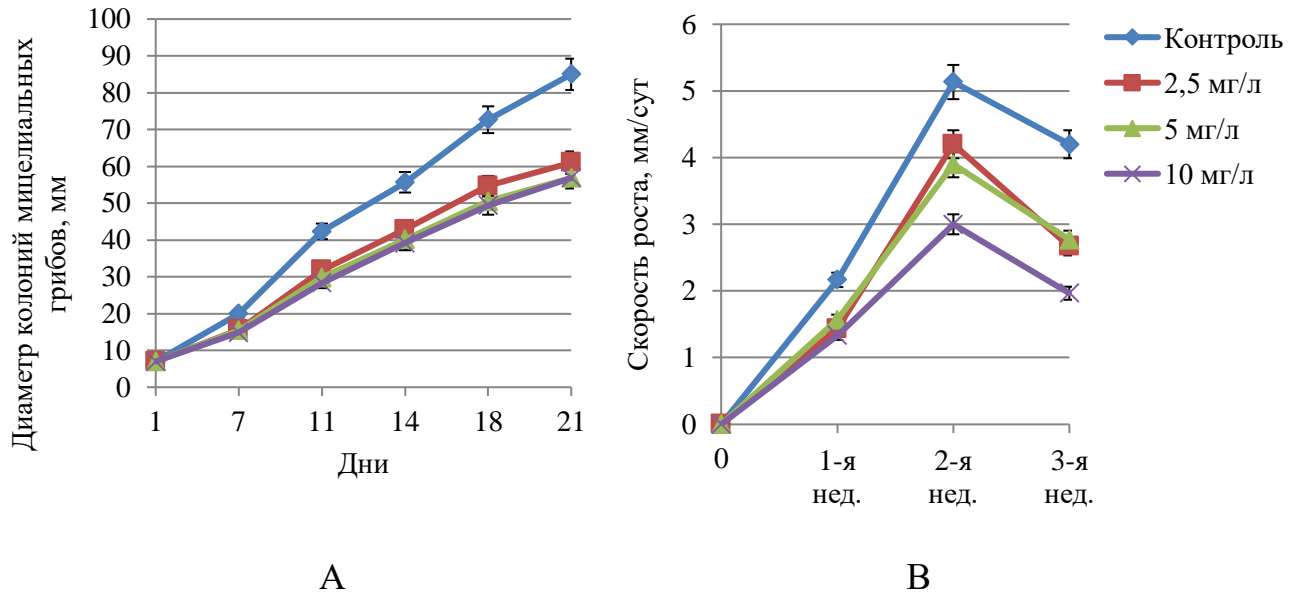


Рисунок 26 – Динамика размеров (А) и скорость роста (В) колоний *Fusarium equiseti* на субстратах с разной концентрацией хрома

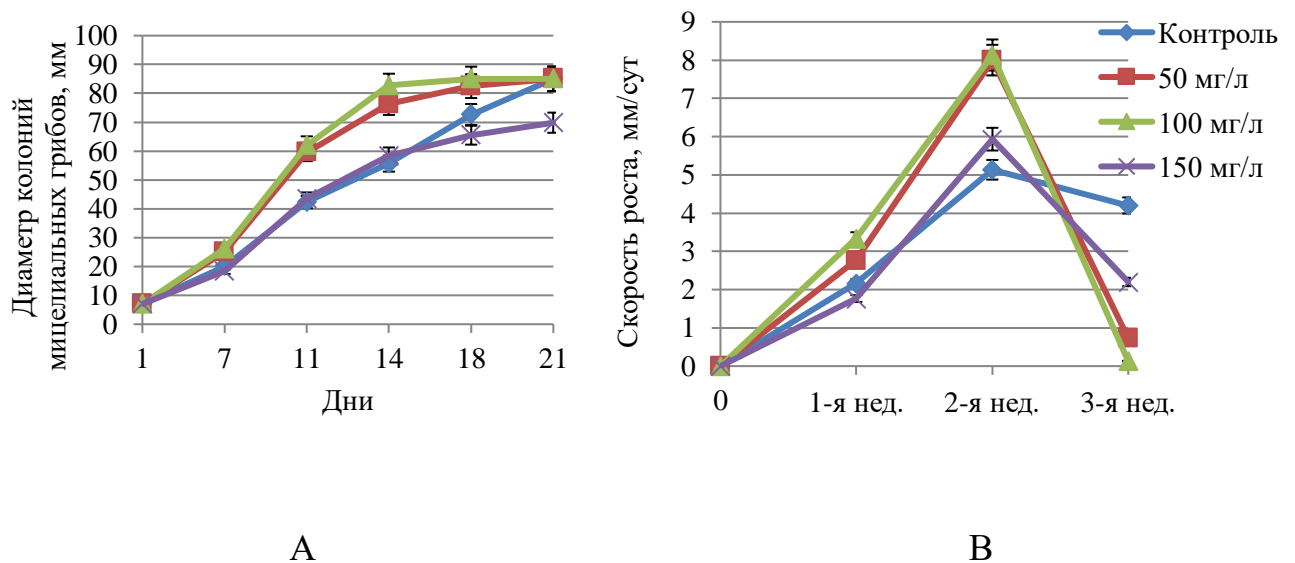


Рисунок 27 – Динамика размеров (А) и скорость роста (В) колоний *Fusarium equiseti* на субстратах с разной концентрацией меди

Эксперименты с *F. equiseti* показали, что при культивировании на субстрате с внесением хрома во всех вариантах отмечен достоверно меньший диаметр колоний по сравнению с контролем. При этом между самими вариантами достоверных различий не отмечено. Скорость роста колоний *F. equiseti* в первую неделю была достоверно ниже по сравнению с контролем лишь в варианте с

наименьшей концентрацией Cr 2.5 мг/л. Со второй недели и до конца эксперимента скорость роста колоний во всех вариантах с внесением хрома не имела достоверных отличий от контроля.

К содержанию меди в субстрате *F. equiseti* также проявил устойчивость. Диаметр колоний гриба в вариантах Cu 50, 100 мг/л в ходе эксперимента превышал значения контроля. К концу эксперимента от контроля отличался лишь вариант с максимальным содержанием Cu 150 мг/л, имея меньший размер колонии гриба. Скорость роста колоний *F. equiseti* в первые две недели эксперимента была достоверно выше контроля в варианте Cu 100 мг/л. В остальных вариантах достоверных различий с контролем не наблюдалось. К концу эксперимента скорость роста во всех вариантах опыта снизилась, а в вариантах Cu 50, 100 мг/л была достоверно ниже по сравнению с контролем.

Содержание МДА в исследуемых культурах *F. equiseti* и *C. magnusianum* представлено в таблице 26.

Таблица 26 – Содержание малонового диальдегида в мицелии *Fusarium equiseti* и *Cylindrocarpon magnusianum*, мкмоль/1 г сырой массы

| Содержание ТМ в субстрате | Содержание МДА в мицелии <i>Cylindrocarpon magnusianum</i> | Содержание МДА в мицелии <i>Fusarium equiseti</i> |
|---------------------------|--|---|
| Без ТМ (контроль) | 2,034 ± 0,047 1,959...2,109 | 1,290 ± 0,071 ¹ 1,064...1,516 |
| Cr 2,5 мг/л | 6,092 ± 0,585↑ 5,161...7,024 | 1,743 ± 0,071↑ ² 1,519...1,968 |
| Cr 5мг/л | 7,276 ± 1,115↑ 5,502...9,050 | 1,760 ± 0,070↑ 1,536...1,983 |
| Cr 10мг/л | 3,881 ± 0,054↑ 3,795...3,966 | 1,142 ± 0,014 1,098...1,185 |
| Cu 50мг/л | 2,031 ± 0,021 1,997...2,064 | 2,227 ± 0,230 1,495...2,958 |
| Cu 100мг/л | 3,571 ± 0,431↑ 2,885...4,257 | 6,368 ± 0,775↑ 3,902...8,833 |
| Cu 150мг/л | 4,117 ± 0,291↑ 3,654...4,580 | 8,076 ± 0,311↑ 7,087...9,066 |

¹Среднее значение показателя ± стандартное отклонение.

²Достоверное отличие от контроля: увеличение ↑ или уменьшение ↓ показателя (p < 0,05).

Установлены закономерности изменения содержания МДА в мицелии *S. magnusianum* в зависимости от концентрации хрома в субстрате. Во всех вариантах (Cr 2.5; Cr 5; Cr 10 мг/л) содержание МДА в мицелии было достоверно выше, чем в контроле. Однако при самой высокой концентрации хрома (10 мг/л) содержание МДА в мицелии было достоверно ниже, чем в других вариантах, но оставалось достоверно более высоким по сравнению с контролем.

При внесении в субстрат меди содержание МДА в мицелии *S. magnusianum* в варианте Cu 50 мг/л не отличалось от значений контроля. При более высоких концентрациях меди в субстрате наблюдался рост содержания МДА в мицелии гриба по сравнению с контролем. Следовательно, можно полагать, что внесение меди в субстрат вызвало разрушение липидов в клетках *S. magnusianum*, однако не столь значительно, чем при внесении хрома.

В мицелии *F. equiseti* в эксперименте с хромом содержание МДА практически во всех опытных образцах, за исключением самой высокой концентрации хрома, превышало значения контроля. Однако численно это превышение было значительно ниже, чем в опыте с *S. magnusianum*.

При внесении в субстрат меди в концентрации 50 мг/л содержание МДА в мицелии *F. equiseti* не имело достоверных отличий от контроля. По мере увеличения концентрации меди в субстрате содержание МДА в мицелии существенно увеличилось. Наибольшее значение отмечено в варианте Cu 150 мг/л. Таким образом, при высоких концентрациях содержания меди в субстрате (100 и 150 мг/л) содержание МДА в мицелии *F. equiseti* увеличилось практически в 5-6 раз соответственно.

В целом результаты эксперимента показали, что культуры *F. equiseti* и *S. magnusianum* обладают высокой металлорезистентностью к хрому и меди. Так содержание хрома в субстрате в разных концентрациях не оказало достоверного влияния на размеры колоний *S. magnusianum*. Содержание меди в субстрате в концентрациях 50, 100 мг/л стимулировали рост колоний *F. equiseti* по сравнению с контролем.

Содержание МДА в мицелии грибов практически при всех концентрациях тяжелых металлов в субстрате (кроме Cu 50 и Cr 10 мг/л) превышало значения контроля. Стоит также отметить, что при внесении в субстрат хрома в концентрациях 2.5 и 5 мг/л содержание МДА в мицелии *C. magnusianum* и *F. equiseti* увеличилось, однако при увеличении концентрации металла до максимальной (10 мг/л) значение этого показателя, наоборот, снизилось. Аналогичный результат отмечен в исследованиях с эндофитными грибами *Acrocalymma vagum* и *Scytalidium lignicola* при их выращивании на субстратах с кадмием (Нои, 2020) и дрожжевым грибом *Rhodotorula mucilaginosa* при выращивании на субстратах с хромом (VI) (Бухарина, 2016).

Можно отметить специфические особенности изучаемых видов грибов, поскольку существенное увеличение содержания МДА в мицелии *C. magnusianum* наблюдалось при воздействии хрома, в мицелии *F. equiseti* – при воздействии меди. Следовательно, *C. magnusianum* более устойчив к действию высоких концентраций меди, *F. equiseti* – хрома.

5.2 Эколого-биохимические особенности инокулированных растений при их выращивании на субстратах с внесением меди и хрома

Для изучения особенностей распределения металлов в субстрате и в биомассе инокулированных растений при культивировании на субстратах с хромом и медью был проведен лабораторный эксперимент с *Fusarium equiseti* (согласно схеме в таблице 27). Так как ранее при инокуляции растений и их выращивании на субстрате с внесением тяжелых металлов наибольший положительный эффект имела инокуляция растений адаптированными к содержанию химических элементов популяциями гриба, то данный эксперимент был поставлен без инокуляции растений культурой гриба. По завершении эксперимента определяли морфологические и биохимические показатели растений, содержание ТМ в субстрате и биомассе растений, содержание малонового диальдегида в листьях растений как показателя стрессовой реакции

организма. В опыте использовался тот же сорт томата – Балконное чудо, – субстрат из стерильной кокосовой стружки и песка с соблюдением оптимальных условий культивирования томата в климатической камере.

Полученные результаты представлены в таблицах 27-29, на рисунках 26-28 и в Приложениях Д, Ж.

Таблица 27 – Влияние разных концентраций хрома и меди на биологические показатели тест-культуры в условиях эксперимента с *Fusarium equiseti*

| Варианты опыта: культура или популяция гриба / содержание тяжелого металла в субстрате | Показатели растений | | | | |
|---|--|--------------------------|----------------------------------|-----------------------------|--|
| | биомасса, г | | содержание сухого вещества, % | | содержание нитратов, мг/100г |
| | надземная часть | корни | надземная часть | корни | |
| Без гриба / Контроль ¹ | 47,07±1,67 ² 44,41...49,74 | 1,46±0,10 1,31...1,62 | 10,55±0,97 9,01...12,08 | 51,73±6,10 42,03...61,43 | 7135±930 6205...8065 |
| Без гриба/ Cr _{2,5} | 50,75±4,16 44,13...57,37 | 1,77±0,43 1,07...2,46 | 9,26±0,34 8,72...9,80 | 19,26±1,44 16,97...21,56 | 6359±829 5530...7188 |
| Cr _{2,5} / Cr _{2,5} | 45,37±0,91 43,93...46,81 | 2,39±0,14 2,17...2,60 | 10,13±0,66 9,08...11,19 | 11,88±0,38 11,28...12,49 | 6073±792 5281...6865 |
| Без гриба/ Cr ₅ | 51,18±2,21 47,66...54,70 | 2,11±0,17 1,84...2,38 | 8,87±1,01 7,27...10,48 | 11,71±0,56 10,82...12,61 | 6659±868 5791...7527 |
| Cr ₅ / Cr ₅ | 36,30±3,40 30,88...41,71 | 1,63±0,16 1,37...1,89 | 9,04±0,37 8,45...9,63 | 15,98±2,72 11,65...20,31 | 7823±920 6903...8843 |
| Без гриба/ Cr ₁₀ | 22,31±2,67 18,05...26,56 | 0,83±0,20 0,51...1,16 | 9,34±0,72 8,20...10,48 | 25,11±4,31 18,25...31,97 | Растения имели минимальны е размеры |
| Cr ₁₀ / Cr ₁₀ | 46,18±1,22 44,24...48,12 | 2,56±0,11 2,39...2,74 | 8,11±0,28 7,66...8,56 | 10,11±0,66 9,06...11,15 | 5606±595 5011...6201 |
| Без гриба/ Cu ₅₀ | 18,06±4,63 10,68...25,43 | 1,09±0,20 0,77...1,41 | 7,71±0,61 6,73...8,68 | 20,83±2,19 17,35...24,31 | Растения имели минимальны е размеры |
| Cu ₅₀ / Cu ₅₀ | 45,46±5,10 37,34...53,59 | 2,55±0,25 2,15...2,95 | 8,63±0,55 7,75...9,51 | 14,54±3,23 9,40...19,68 | 5227±682 4545...5909 |
| Без гриба/ Cu ₁₀₀ | 16,76±0,16 16,51...17,01 | 1,95±0,50 1,16...2,75 | 10,13±0,05 10,06...10,21 | 14,06±2,17 10,60...17,52 | Растения имели минимальны е размеры |

| | | | | | |
|---------------------------------------|-----------------------------|--------------------------|----------------------------|-----------------------------|---|
| Cu ₁₀₀ / Cu ₁₀₀ | 39,23±1,49 36,87...41,60 | 1,26±0,16 1,00...1,52 | 8,83±0,56 7,93...9,73 | 22,28±2,11 18,92...25,64 | 6891±898 6023...7789 |
| Без гриба/ Cu ₁₅₀ | 30,13±1,39 27,93...32,34 | 0,98±0,03 0,93...1,03 | 10,33±0,55 9,46...11,20 | 13,28±0,98 11,73...14,83 | Растения имели минимальные размеры |
| Cu ₁₅₀ / Cu ₁₅₀ | 46,42±2,29 42,78...50,06 | 2,15±0,02 2,12...2,19 | 9,28±0,50 8,49...10,07 | 7,81±0,41 7,16...8,46 | 5833±334 5099...6167 |

¹Абсолютный контроль – неинокулированное растение, выращенное на субстрате без внесения соли.

²Среднее значение показателя ± стандартное отклонение, доверительный интервал для среднего значения. Применимо к таблицам 28-31.

В первую очередь было проведено сравнение абсолютного контроля с вариантами, где растения не подвергались инокуляции, но выращивали на субстратах с внесением хрома, т.е. показано влияние разных концентраций хрома на морфологические и биохимические показатели растений. Концентрации хрома 2.5 и 5 мг/кг не вызвали достоверных отличий в показателях биомассы от неинокулированных растений. Однако при максимальной концентрации 10 мг/кг у растений достоверно снизилась биомасса надземной части (примерно в 2 раза) и корневой системы растений. Во всех вариантах отмечено достоверное снижение содержания сухого вещества в корневой системе растений по сравнению с контролем.

Инокуляция растений (при выращивании на субстратах с внесением ТМ) способствовала тому, что существенного снижения биомассы надземной части по сравнению с контролем (кроме варианта Cr 5 мг/кг) не было, даже наблюдался достоверный рост показателя биомассы корней в вариантах Cr 2.5 и Cr 10 мг/кг. Содержание сухого вещества в надземной части инокулированных растений также не имело достоверных различий с контролем, за исключением варианта Cr 10 мг/кг.

Таким образом, инокуляция растений привела к сохранению процесса накопления биомассы надземной части и оводненности корневой системы по

сравнению с реакцией у не инокулированных растений при выращивании на субстратах с внесением хрома.

Что касается меди, у не инокулированных растений внесение этого химического элемента в субстрат вызвало достоверное снижение биомассы надземной части и корневой системы лишь в варианте Cu_{150}/Cu_{150} , а также снижение содержания сухого вещества в корневой системе по сравнению с контролем во всех вариантах.

Однако у инокулированных растений не наблюдалось снижение биомассы надземной части (исключение Cu_{100}/Cu_{100} – некоторое уменьшение) и даже отмечено достоверное увеличение биомассы корней (исключение Cu_{100}/Cu_{100} – нет разницы с абсолютным контролем). У инокулированных растений также не отмечено снижение процентного содержания сухого вещества в надземной части, но при этом наблюдалось достоверное снижение этого показателя в корнях.

Таким образом, инокуляция растений способствовала сохранению продукционных процессов у растений при культивировании на субстратах с внесением меди. Результаты в целом аналогичны результатам в вариантах, показывающих роль инокуляции в защите от стресса, вызванного внесением хрома.

Также следует отметить, что инокуляция растений адаптированными популяциями грибов не привела к росту нитратов в листьях томата по сравнению с контролем, а в вариантах Cr_{10}/Cr_{10} и Cu_{50}/Cu_{50} даже способствовала их снижению.

Результаты содержания фотосинтетических пигментов в листьях растений представлены на рисунках 28-30 и в Приложении Д, их соотношения – в таблице 28.

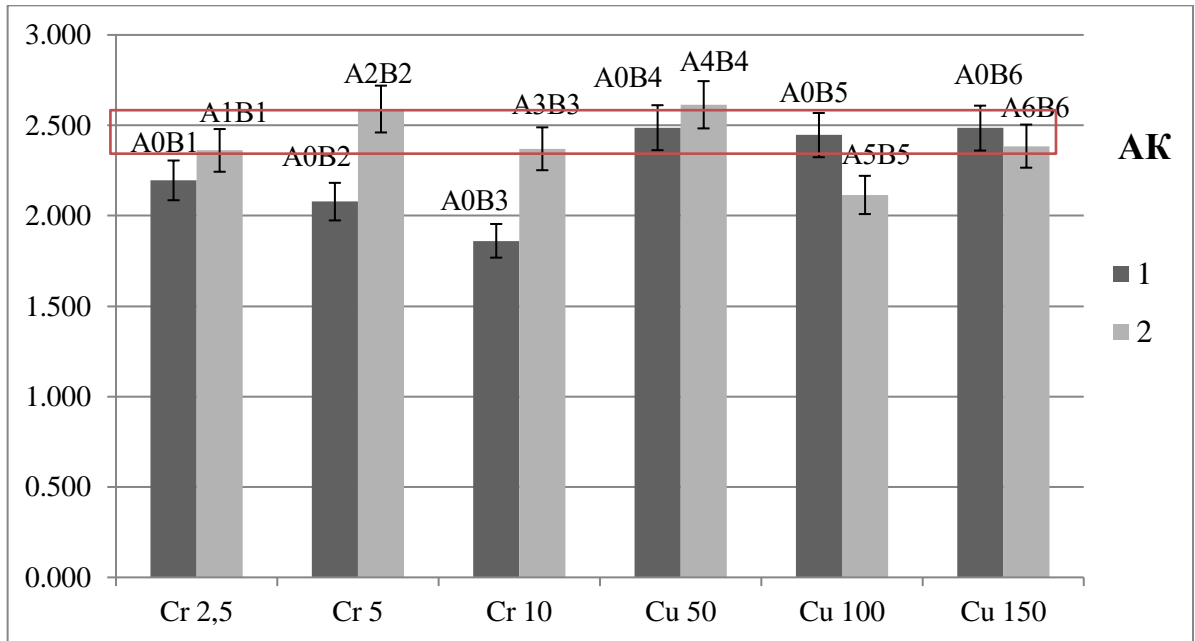


Рисунок 28 – Содержание хлорофилла *a* в листьях инокулированной *Fusarium equiseti* тест-культуры при разных концентрациях тяжелых металлов в субстрате: 1 – растение без гриба (A0) + субстрат с ТМ (B1 – Cr_{2,5}, B2 – Cr₅, B3 – Cr₁₀, B4 – Cu₅₀, B5 – Cu₁₀₀, B6 – Cu₁₅₀), мг/кг; 2 – популяция гриба (A1-A6) + субстрат с ТМ (B1-B6), мг/кг; АК – абсолютный контроль – без гриба+ субстрат без тяжелых металлов (прямоугольником обозначен доверительный интервал средних значений показателя для этого варианта). Применимо к рисункам 29-31.

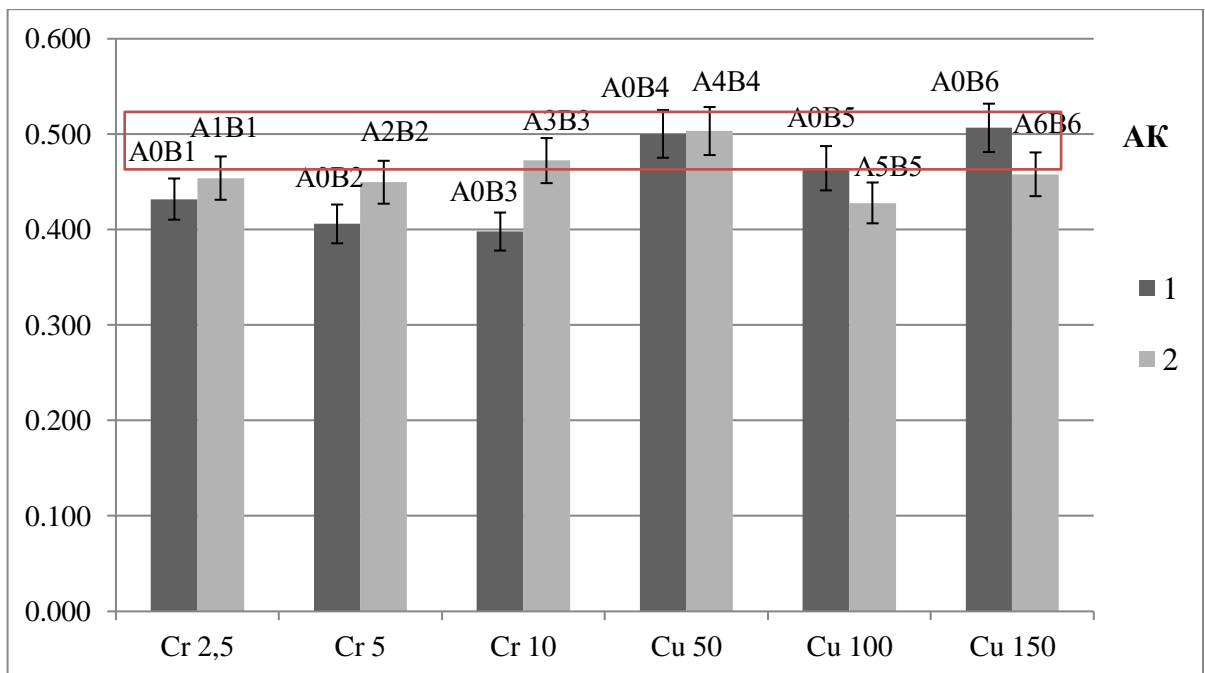


Рисунок 29 – Содержание хлорофилла *b* в листьях инокулированной *Fusarium equiseti* тест-культуры при разных концентрациях тяжелых металлов в субстрате.

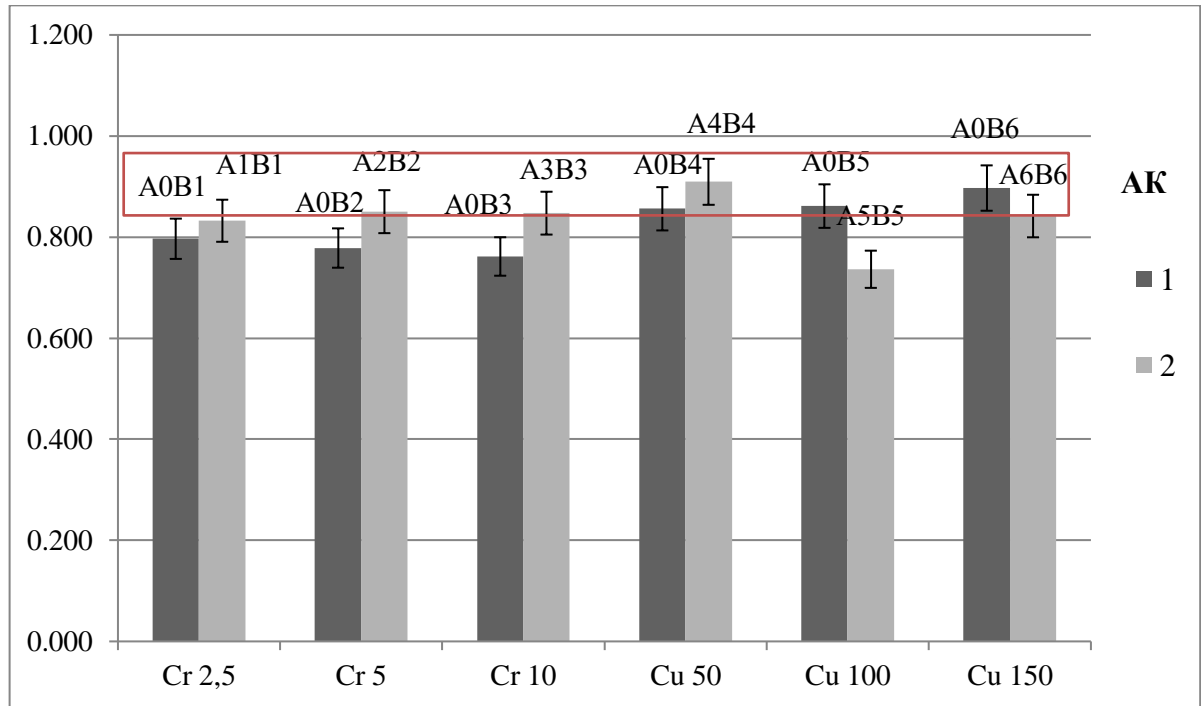


Рисунок 30 – Содержание каротиноидов в листьях инокулированной *Fusarium equiseti* тест-культуры при разных концентрациях тяжелых металлов в субстрате.

У не инокулированных растений при выращивании на субстратах с внесением хрома во всех вариантах наблюдается уменьшение содержания фотосинтетических пигментов в листьях по сравнению с контролем (кроме хлорофилла *a* в варианте Cr₁₀ мг/кг, здесь достоверной разницы с контролем нет). У инокулированных растений содержание в листьях пигментов фотосинтеза почти не имело достоверных отличий от контроля: лишь в варианте Cr₅/Cr₅ уменьшилось содержание хлорофилла *b* и в вариантах Cr_{2,5}/Cr_{2,5} и Cr₁₀/Cr₁₀ – содержание каротиноидов. Суммарное содержание фотосинтетических пигментов во всех вариантах с хромом (таблица 28) было ниже значений абсолютного контроля. Соотношение хл.*a*/хл.*b* у растений, выращенных на субстратах с хромом в концентрациях 2.5 и 5 мг/кг и инокулированных адаптированными к данным концентрациям популяциями *F. equiseti*, превышало значения абсолютного контроля на 0,02...0,58. Соотношение хл.*a*+хл.*b*/ каротиноиды было ниже значений абсолютного контроля лишь у не инокулированных растений.

Таблица 28 – Показатели суммы и соотношения фотосинтетических пигментов в листьях тест-культуры в условиях эксперимента с *Fusarium equiseti*

| Варианты опыта: популяция (А) / субстрат (В) | Сумма пигментов, мг/г | Соотношение хл.а/хл.б | Соотношение хл.а+хл.б/ каротиноиды |
|--|-----------------------|-----------------------|------------------------------------|
| Без гриба / Контроль ¹ | 4,005 | 5,18 | 3,34 |
| Без гриба / Cr _{2,5} | 3,425 | 5,08 | 3,30 |
| Cr _{2,5} / Cr _{2,5} | 3,647 | 5,20 | 3,38 |
| Без гриба / Cr ₅ | 3,262 | 5,12 | 3,19 |
| Cr ₅ / Cr ₅ | 3,890 | 5,76 | 3,58 |
| Без гриба / Cr ₁₀ | 3,021 | 4,68 | 2,96 |
| Cr ₁₀ / Cr ₁₀ | 3,689 | 5,02 | 3,36 |
| Без гриба / Cu ₅₀ | 3,843 | 4,97 | 3,49 |
| Cu ₅₀ / Cu ₅₀ | 4,026 | 5,20 | 3,43 |
| Без гриба / Cu ₁₀₀ | 3,771 | 5,27 | 3,38 |
| Cu ₁₀₀ / Cu ₁₀₀ | 3,279 | 4,94 | 3,46 |
| Без гриба / Cu ₁₅₀ | 3,889 | 4,90 | 3,34 |
| Cu ₁₅₀ / Cu ₁₅₀ | 3,685 | 5,21 | 3,38 |

Следовательно, инокуляция растений микромицетом *Fusarium equiseti* способствовала сохранению содержания фотосинтетических пигментов, особенно хлорофиллов *a* и *b*, в листьях инокулированных растений при их выращивании на субстрате с внесением хрома.

Внесение в субстрат меди не оказало воздействия на содержание фотосинтетических пигментов в листьях у не инокулированных растений: достоверной разницы с контролем здесь не наблюдалось, лишь в варианте Cu₅₀ мг/кг уменьшилось содержание каротиноидов. У инокулированных растений снизилось содержание хлорофилла *a* в варианте Cu₁₀₀/Cu₁₀₀, хлорофилла *b* и каротиноидов – в вариантах Cu₁₀₀/Cu₁₀₀ и Cu₁₅₀/Cu₁₅₀.

Суммарное содержание фотосинтетических пигментов во всех вариантах с медью снизилось по сравнению с абсолютным контролем. Соотношение хл.а/хл.б у растений, выращенных на субстратах с медью в концентрациях 50 и 150 мг/кг и инокулированных адаптированными к данным концентрациям популяциями *F.*

equiseti, превышало значения абсолютного контроля на 0,02...0,09. Соотношение $\text{хл.}a+\text{хл.}b/$ каротиноиды во всех вариантах было выше, либо не имело отличий от значения абсолютного контроля. Следовательно, содержание меди в субстрате не оказало отрицательного воздействия на фотосинтетический аппарат растений, содержание хлорофиллов увеличилось по отношению к количеству каротиноидов во всех опытных вариантах.

Таким образом, можно заключить, что воздействие тяжелых металлов на пигментный аппарат листа проявляется лишь у не инокулированных растений, что приводит к снижению содержания фотосинтетических пигментов. Однако в случае с хромом инокуляция *Fusarium equiseti* способствует сохранению содержания пигментов в пределах нормы. Воздействие высоких концентраций меди оказалось более сильным и вызвано снижением концентрации хлорофилла *b* и каротиноидов, несмотря на инокуляцию растений адаптированными к данной концентрации популяциями *Fusarium equiseti*. Однако соотношение суммы хлорофиллов к содержанию каротиноидов увеличилось, что говорит о нормальном жизненном состоянии растений при их выращивании на субстратах с медью.

Реакция растений на внесение тяжелых металлов оценивалась по показателю содержания малонового диальдегида в листьях. Результаты представлены на рисунке 31 и в Приложении Д.

Результаты показали, что у не инокулированных растений при выращивании на субстратах с внесением хрома наблюдалось существенное увеличение МДА в листьях, причем оно возрастало согласно увеличению содержания хрома в субстрате в 1,6-2,2 раза. У инокулированных растений содержание МДА достоверно возрастает лишь в варианте Cr_5/Cr_5 в 1,4 раза и в варианте $\text{Cr}_{10}/\text{Cr}_{10}$ в 2,3 раза.

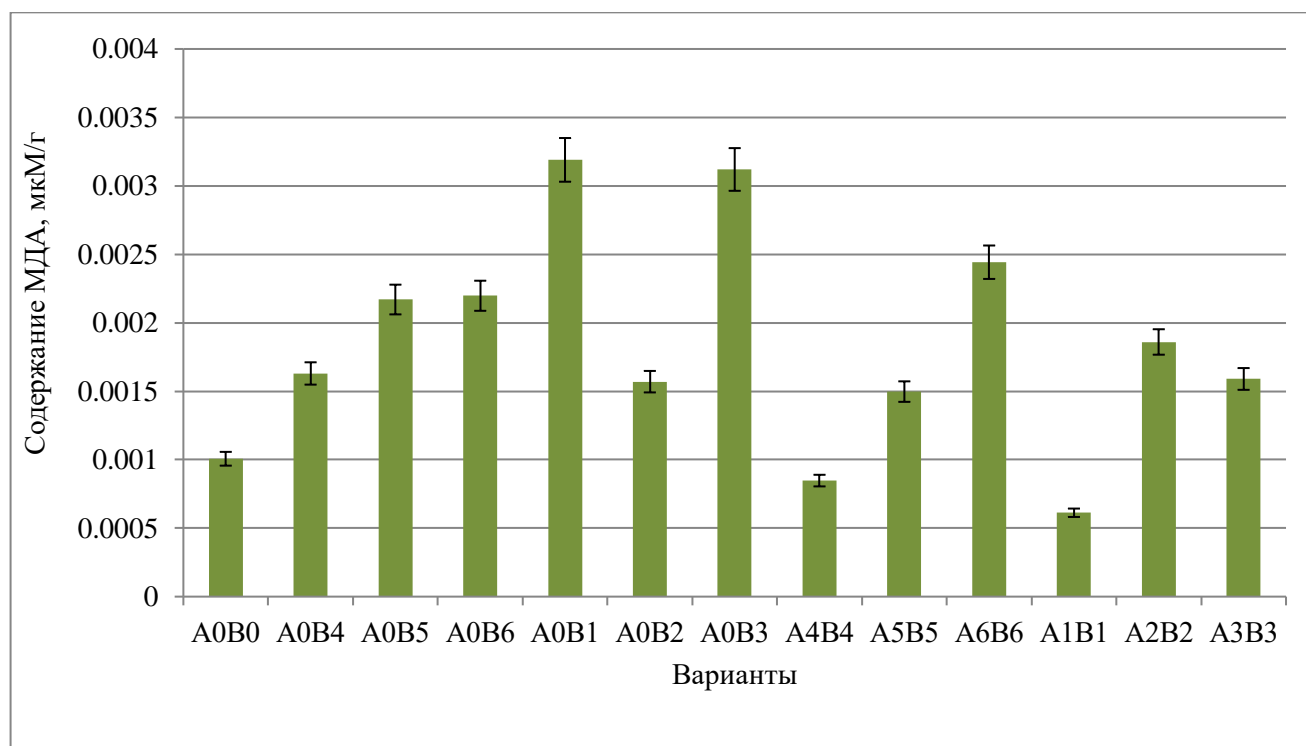


Рисунок 31 – Содержание малонового диальдегида в листьях инокулированных растений в эксперименте с *Fusarium equiseti*

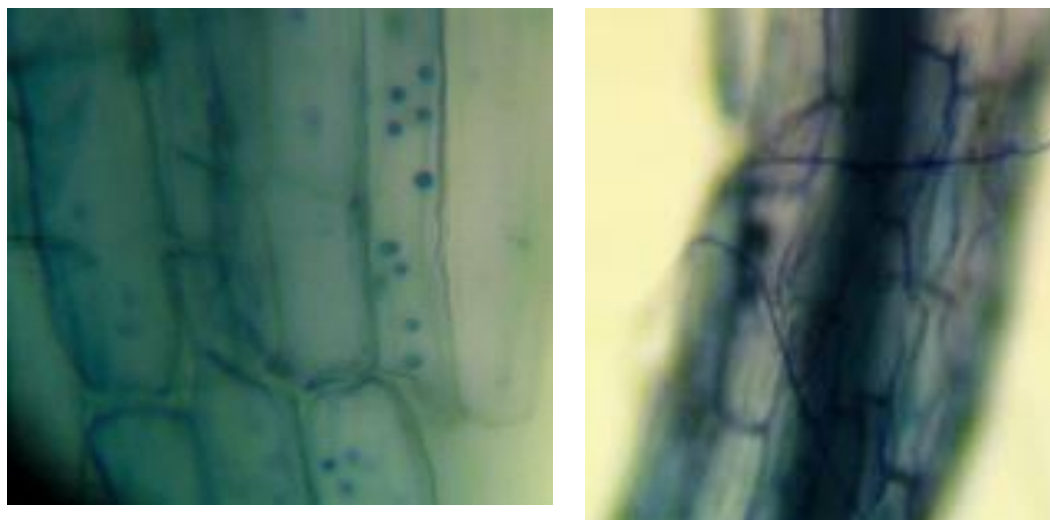
Аналогичные результаты получены и для вариантов с медью: у не инокулированных растений наблюдается более существенное увеличение МДА в листьях, у инокулированных – также наблюдается увеличение концентрации МДА в листьях по сравнению с контролем, однако оно не столь высокое по численным значениям и наблюдалось лишь в варианте с внесением меди в концентрации 100 мг/кг. Таким образом, инокуляция растений адаптированными популяциями *Fusarium equiseti* повлияла на формирование адаптивных реакций и устойчивость растений к окислительному стрессу при воздействии солей хрома и меди.

Анализ развития полезной грибной инфекции в корнях инокулированных растений представлен в таблице 29.

Таблица 29 – Частота встречаемости и интенсивность развития грибной инфекции (инокулята) в корнях тест-культуры в условиях эксперимента с *Fusarium equiseti*

| Варианты опыта: культура или популяция / содержание соли в субстрате | Частота встречаемости, % | Интенсивность развития грибной инфекции, % |
|--|-----------------------------|---|
| Cr _{2,5} / Cr _{2,5} | 66,67 | 3,33 |
| Cr ₅ / Cr ₅ | 73,33 | 3,67 |
| Cr ₁₀ / Cr ₁₀ | 86,67 | 4,33 |
| Cu ₅₀ / Cu ₅₀ | 60 | 3,00 |
| Cu ₁₀₀ / Cu ₁₀₀ | 80 | 5,00 |
| Cu ₁₅₀ / Cu ₁₅₀ | 86,67 | 4,33 |

Частота встречаемости грибной инфекции в корнях инокулированных растений во всех вариантах составила более 60 %, интенсивность – 3,0-5,0 %. При этом максимальная интенсивность развития гриба в корнях отмечена в варианте Cu₁₀₀/Cu₁₀₀ мг/л (рисунок 32).



А

В

Рисунок 32 – Грибная инфекция в корнях тест-культуры, инокулированной *Fusarium equiseti*, в условиях эксперимента № 9 (увеличение ×80-100).

Примечания. А – Cu₁₀₀/контроль; В – Cu₁₀₀/Cu₁₀₀ (популяция гриба/содержание элемента в субстрате, мг/кг).

По завершении эксперимента был проведен анализ содержания меди и хрома в субстрате и в биомассе растений. Результаты представлены в таблицах 30-31.

Таблица 30 – Массовая доля хрома в субстрате и бимассе растений в условиях эксперимента с *Fusarium equiseti*

| Варианты опыта: культура или популяция гриба / содержание тяжелого металла в субстрате | Внесено изначально в субстрат, мг/кг | Массовая доля хрома в субстрате, мг/кг | Массовая доля хрома в растениях, мг/кг |
|--|--|---|--|
| Без гриба / Контроль ¹ | 0 | 0,21 ± 0,01 ² 0,20...0,22 | 0,14 ± 0,02 0,12...0,16 |
| Без гриба / Cr _{2,5} | 2,5 | 2,67 ± 0,28 2,39...2,95 | 0,46 ± 0,02 0,44...0,48 |
| Cr _{2,5} / Cr _{2,5} | 2,5 | 2,56 ± 0,38 2,18...2,94 | 0,28 ± 0,01 0,27...0,29 |
| Без гриба / Cr ₅ | 5 | 5,62 ± 0,38 5,24...6,0 | 0,56 ± 0,03 0,53...0,59 |
| Cr ₅ / Cr ₅ | 5 | 5,11 ± 0,41 4,70...5,52 | 0,35 ± 0,02 0,33...0,37 |
| Без гриба / Cr ₁₀ | 10 | 9,71 ± 0,59 9,12...10,30 | 0,53 ± 0,03 0,50...0,56 |
| Cr ₁₀ / Cr ₁₀ | 10 | 9,11 ± 0,46 8,65...9,57 | 0,37 ± 0,02 0,35...0,39 |

В вариантах опыта с не инокулированными растениями содержание хрома в субстрате и биомассе растений возрастает по мере увеличения внесения хрома в субстрат Cr_{2,5} < Cr₅ < Cr₁₀. В вариантах с инокулированными растениями также наблюдается достоверное увеличение концентрации хрома в субстрате. В биомассе растений содержание хрома также достоверно более высокое по сравнению с контролем, но при этом существенно ниже, чем у не инокулированных растений, культивируемых на субстратах с аналогичным содержанием хрома. Таким образом, можно заключить, что инокуляция способствует снижению накопления хрома в надземной биомассе растений.

Таблица 31 – Массовая доля меди в субстрате и биомассе растений в условиях эксперимента с *Fusarium equiseti*

| Варианты опыта: культура или популяция гриба / содержание тяжелого металла в субстрате | Внесено изначально в субстрат, мг/кг | Массовая доля меди в субстрате, мг/кг | Массовая доля меди в растениях, мг/кг |
|--|---|--|---|
| Без гриба / Контроль ¹ | 0 | 1,35 ± 0,07 ² 1,28...1,42 | 1,82 ± 0,09 1,73...1,91 |
| Без гриба / Cu ₅₀ | 50 | 50,1 ± 3,51 46,60...53,61 | 14,72 ± 0,74 13,98...15,46 |
| Cu ₅₀ / Cu ₅₀ | 50 | 40,88 ± 2,04 38,84...42,92 | 5,64 ± 0,28 5,36...5,92 |
| Без гриба / Cu ₁₀₀ | 100 | 100,4 ± 6,02 94,38...106,42 | 6,56 ± 0,33 6,23...6,89 |
| Cu ₁₀₀ / Cu ₁₀₀ | 100 | 51,58 ± 2,58 49,00...54,16 | 6,96 ± 0,35 6,61...7,31 |
| Без гриба / Cu ₁₅₀ | 150 | 148,6 ± 8,93 139,67...157,53 | 11,46 ± 0,57 10,89...12,03 |
| Cu ₁₅₀ / Cu ₁₅₀ | 150 | 134,22 ± 9,21 131,01...137,43 | 9,41 ± 0,47 8,94...9,88 |

Что касается вариантов с медью, отмечены аналогичные результаты: более высокое содержание в сравнении с контролем (в конце эксперимента) по мере увеличения ее внесения согласно схеме эксперимента, а также увеличение концентрации меди в листьях растений. Но при этом у инокулированных растений содержание меди в листьях по завершении эксперимента существенно ниже по сравнению с не инокулированными растениями.

В целом по результатам исследований, представленных в данной главе, можно заключить следующее: инокуляция растений *Fusarium equiseti* привела к сохранению процесса накопления биомассы надземной части и оводненности корневой системы по сравнению с реакцией не инокулированных растений при выращивании на субстратах с внесением меди и хрома. Инокуляция также способствовала сохранению содержания фотосинтетических пигментов на уровне контроля при внесении хрома в субстрат.

Содержание малонового диальдегида в листьях растений, инокулированных *F. equiseti* в большинстве вариантов опыта снизилось по сравнению с не инокулированными растениями (за исключением вариантов Cr₁₀/Cr₁₀ и Cu₁₀₀/Cu₁₀₀). Поскольку содержание МДА характеризует степень повреждения мембранных структур в клетках при воздействии стресса, то данный показатель часто используют для оценки влияния инокуляции на растения в условиях влияния тяжелых металлов. Так при выращивании на загрязненных свинцом почвах сведы солончаковой инокуляция микромицетом *Trichoderma asperellum* способствовала росту растений и снижению уровня МДА (Li, 2019). Снижению содержания МДА способствовала и инокуляция эвкалипта штаммами *Chaetomium cupreum* и *Pseudomonas orientalis* при его выращивании на почвах с высоким содержанием меди (Ortiz, 2019). Таким образом, анализ содержания МДА в мицелии грибов и растениях показал формирование адаптивных реакций у *Fusarium equiseti* и инокулированных грибом растений к химическому стрессу при воздействии хрома и меди.

Анализ содержания хрома и меди в субстрате и листьях растений по завершении эксперимента показал влияние инокуляции микромицетом *Fusarium equiseti* на процессы накопления ТМ в надземной биомассе растений, снижая их содержание, по сравнению с не инокулированными растениями. Полученные данные согласуются с исследованиями влияния инокуляции эндофитами на поглощение тяжелых металлов (Cd, Pb, Ni, Cu, Zn) из почвы корнями огурца, пшеницы и другими видами растений (Ikram, 2018; Ali, 2019; Bilal, 2019). Следовательно, улучшение морфологических и биохимических показателей инокулированных растений при их выращивании в условиях загрязненных тяжелыми металлами почвах, может быть связано со снижением накопления металлов в надземной биомассе растений (Dabral, 2019; Sharma, 2019).

Таким образом, инокуляция растений корневыми микромицетами *Fusarium equiseti* и *Cylindrocarpon magnusianum* влияет на физиолого-биохимические показатели растений, в том числе, отражающие адаптивные реакции растений в условиях стресса.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Растение и его эндофитный микробиом являются многовидовым сообществом, которое функционирует как единый организм (Podolich и др., 2015). Это касается и эндофитных грибов. Известно, что они встречаются у большинства видов растений и влияют на их состояние и устойчивость к абиотическому и биотическому стрессу (Podolich и др., 2015; Jin, 2017).

Эндофитные грибы могут обладать высокой устойчивостью к содержанию тяжелых металлов в субстрате, включая цинк, хром, свинец и медь (Kumar и Dwivedi, 2019; Pietro-Souza и др., 2020).

На основании проведенных нами исследований можно заключить следующее. Хлорид натрия вызывает ингибирование роста *Arthopyreniaceae sp.*, *Leptosphaeria sp.* и *Fusarium oxysporum*, что проявляется в существенном снижении диаметра и скорости роста колоний этих грибов. В то же время *Cylindrocarpon magnusianum* и *Fusarium equiseti* проявляют устойчивость к действию данного вещества, при этом концентрации хлорида натрия 0.5 и 1 моль/л даже стимулируют рост колоний *F. equiseti*. На примере представителей рода *Fusarium* установлено, что вид гриба с более интенсивным ростом колоний (*Fusarium oxysporum*) оказался менее устойчив к внесению хлорида натрия в субстрат, чем вид этого же рода, отличающийся менее интенсивным ростом (*F. equiseti*). При этом для вида с максимальной скоростью ростовых процессов *F. oxysporum* концентрация NaCl 1.5 моль/л является летальной.

Изучение реакции микромицетов на содержание тяжелых металлов в субстрате показало, что из биогенных химических элементов более агрессивным для *Cylindrocarpon magnusianum* является цинк. Хром и свинец менее токсичны для *C. magnusianum*. Размеры колоний грибов при всех моделируемых концентрациях хрома достоверно не отличались от контроля. Свинец в концентрации 25 мг/л вызвал достоверное увеличение диаметра колоний *C. magnusianum* по сравнению с контролем.

На культуру *Fusarium equiseti* наибольшее негативное влияние также оказал цинк. Концентрация меди 150 мг/л оказалась для гриба токсичной. Однако содержание в субстрате хрома и свинца не оказало существенного влияния на диаметр и рост колоний *F. equiseti*.

Следует отметить существенное увеличение содержания малонового диальдегида в мицелии *C. magnusianum* при воздействии хрома и в мицелии *F. equiseti* – при воздействии меди, что свидетельствует о видоспецифических особенностях изучаемых видов грибов: *C. magnusianum* более устойчив к действию высоких концентраций меди, *F. equiseti* – хрома.

Таким образом, *Fusarium equiseti* и *Cylindrocarpon magnusianum* отличаются довольно высокой металлорезистентностью к меди, хрому и свинцу.

Растения, произрастающие на загрязненных почвах, часто выдерживают неблагоприятные условия существования, отчасти из-за колонизации эндофитными грибами (Ali и др., 2019; Pietro-Souza и др., 2020). В проведенных нами исследованиях инокуляция растений культурами и адаптированными к NaCl популяциями *C. magnusianum* и *F. equiseti* не повлияла на формирование адаптивных реакций у растений к засолению. В опытах с цинком (внесении солей цинка в субстрат в виде растворов) наблюдалось формирование адаптивных реакций у растений при инокуляции культурой *F. equiseti* и адаптированными к цинку популяциями *F. equiseti*.

Инокуляция растений культурой *Cylindrocarpon magnusianum* и его популяциями, адаптированными к действию тяжелых металлов, в условиях отсутствия стресса (субстрат без внесения ТМ) проявилась в распределении биомассы растений в сторону увеличения биомассы корневой системы, росте содержания нитратов в листьях. При этом максимальный положительный эффект инокуляции наблюдался в условиях действия стрессоров (разные концентрации тяжелых металлов в субстрате), который проявился в таких адаптивных реакциях растений, как: поддержание биомассы надземной части и содержание фотосинтетических пигментов на уровне контроля (при использовании в качестве инокулята культуры гриба); увеличение биомассы надземной части растений и

содержания фотосинтетических пигментов в листьях (при использовании в качестве инокулята популяций гриба, адаптированных к действию стрессора). В целом положительный эффект при использовании в качестве инокулята *C. magnusianum* наблюдался в случае инокуляции растений адаптированных популяциями при культивировании растений на субстратах с внесением Cu 100, 150 мг/кг, Pb 50 мг/кг, Cr 2.5 мг/кг. Наибольшее негативное воздействие на растения оказали биогенные химические элементы (Zn 100 мг/кг и Cu 50 мг/кг), наименьшее – небιοгенные элементы (Pb 50 мг/кг и Cr 2.5 мг/кг).

Положительный эффект инокуляции *Fusarium equiseti*, связанный с формированием адаптивных реакций у растений, отмечен в условиях действия химического стрессора: поддержание биомассы надземной части и фотосинтетического аппарата инокулированных растений на нормальном уровне (в сравнении с контролем, инокулят – культура гриба *F. equiseti*); увеличение биомассы надземной части и содержания фотосинтетических пигментов в листьях инокулированных растений (инокулят – адаптированные к разным концентрациям тяжелых металлов популяции *F. equiseti*).

При этом наибольший положительный эффект при использовании в качестве инокулята *Fusarium equiseti* наблюдался при инокуляции адаптированными популяциями в условиях культивирования растений на субстратах с внесением Zn 100 мг/кг, Cu 150 мг/кг, Pb 10 и 50 мг/кг, Cr 2.5 и 10 мг/кг. Наибольшее негативное воздействие оказали биогенные химические элементы (Zn 100 мг/кг и Cu 100 мг/кг), наименьшее – не биогенные элементы (Pb 10 мг/кг и Cr 2.5 и 10 мг/кг).

Суммарное содержание пигментов в опытных вариантах было ниже, а соотношение суммы хлорофиллов к содержанию каротиноидов во многих вариантах, наоборот, превышало значения абсолютного контроля, что является показателем нормального жизненного состояния растений, инокулированных *Cylindrocarpon magnusianum* и *Fusarium equiseti*, и выращенных на субстратах с внесением тяжелых металлов. При этом инокуляция растений *F. equiseti* оказала наибольшее положительное влияние на данные показатели. Анализ содержания

малонового диальдегина свидетельствует о формировании адаптивных реакций у *Fusarium equiseti* и инокулированных грибом растений к химическому стрессу при воздействии солей хрома.

Инокуляция тест-культуры адаптированными к влиянию солей тяжелых металлов популяциями микромицетов *Fusarium equiseti* и *Cylindrocarpon magnusianum* способствует снижению накопления хрома и меди в надземной биомассе растений.

Таким образом, проведенные нами исследования показали, что при выращивании на субстратах с внесением тяжелых металлов растения, инокулированные адаптированными популяциями *Cylindrocarpon magnusianum* и *Fusarium equiseti*, имели более устойчивые и стабильные по сравнению с контролем показатели биомассы надземной части и корневой системы, содержания фотосинтетических пигментов, что отражает процессы формирования адаптивных реакций к стрессору – высоким концентрациям ТМ. Это позволяет заключить, что наибольший эффект формирования адаптивных реакций у растений наблюдался при их инокуляции адаптированными популяциями грибов и культивировании в условиях действия стрессора, причем при действии не биогенных химических элементов.

Авторская методика подготовки грибной суспензии и технологии инокуляции растений позволила обеспечить высокую частоту встречаемости грибной инфекции в корнях инокулированных растений (средняя частота встречаемости грибной инфекции в корнях растений, инокулированных *Cylindrocarpon magnusianum*, составляла более 60 %, инокулированных *Fusarium equiseti* – более 70 %). Наибольшая интенсивность развития грибной инфекции в случае с *C. magnusianum* составляла около 5%, в случае с *F. equiseti* достигала 10 %. Высокая степень развития грибной инфекции наблюдалась как у растений, инокулированных культурами грибов, так и у растений, инокулированных их адаптированными популяциями.

Полученные результаты могут быть применимы при разработке технологии повышения выносливости растений к ТМ при создании искусственных, в том

числе городских и сельскохозяйственных, экосистем (Khan и др., 2015; Waqasa и др., 2015). Поскольку условия окружающей среды в таких экосистемах существенно отличаются от естественных, в частности, влиянием хозяйственной деятельности человека, в том числе повышенным содержанием загрязняющих веществ, то такого рода биотехнологическое решение, как инокуляция корневыми эндофитными микромицетами, позволит снизить влияние стрессовых факторов на жизнедеятельность растений и повысить их выносливость.

Таким образом, полученные результаты исследований свидетельствуют о возможности применения инокуляции растений адаптированными к стрессору (содержания тяжелых металлов в субстрате) популяциями *Fusarium equiseti* и *Cylindrocarpon magnusianum* при создании устойчивых искусственных экосистем.

ВЫВОДЫ

1. Впервые протестированы пять видов микромицетов на толерантность к действию хлорида натрия: *Arthopyreniaceae sp.*, *Leptosphaeria sp.* и *Fusarium oxysporum*, *Fusarium equiseti* и *Cylindrocarpon magnusianum*. Внесение хлорида натрия в субстрат вызвало ингибирование роста *Arthopyreniaceae sp.*, *Leptosphaeria sp.* и *Fusarium oxysporum*. Наблюдалось достоверное уменьшение диаметра (на 22...47, 25...70 и 6...74 мм соответственно) и снижение скорости роста колоний этих грибов (на 1.2...2.6, 1.3...2.8 и 0.7...3.6 мм/сут соответственно). Виды рода *Fusarium* с более интенсивным ростом менее устойчивы к действию хлорида натрия. Концентрация NaCl 1.5 моль/л для *F. oxysporum*, с максимальной скоростью ростовых процессов, является летальной.

Cylindrocarpon magnusianum и *Fusarium equiseti* устойчивы к действию хлорида натрия. Концентрации NaCl 0.5 и 1 моль/л стимулировали рост колоний *Fusarium equiseti*, достоверное увеличение диаметра колоний составило 33 и 42 мм соответственно.

2. Впервые исследованы пределы толерантности двух видов микромицетов *Cylindrocarpon magnusianum* и *Fusarium equiseti* к воздействию меди, цинка, свинца и хрома. Установлено, что культуры *F. equiseti* и *C. magnusianum* обладают в целом высокой металлорезистентностью, при этом большую устойчивость они проявили к хрому и свинцу, чем к биогенным элементам (цинку и меди). Для *F. equiseti* концентрация меди 150 мг/л оказалась токсичной. Внесение в ростовую среду хрома не оказывало существенного влияния на диаметр и рост колоний *F. equiseti* и *C. magnusianum*. Свинец в концентрации 25 мг/л вызвал достоверное увеличение диаметра колоний *C. magnusianum* по сравнению с контролем (на 5 мм) и не влиял во всем диапазоне проверенных концентраций на размеры колоний *F. equiseti*.

3. Исследована динамика образования малонового диальдегида в мицелии грибов под действием тяжелых металлов. Внесение хрома в субстрат вызвало существенное увеличение содержания малонового диальдегида в

мицелии *C. magnusianum* на 1.847...5.242 мкмоль/1 г сырой массы, аналогично, внесение меди привело к увеличению содержания малонового диальдегида на 5.078...6.786 мкмоль/1 г сырой массы по сравнению с контролем в мицелии *F. equiseti*. Это свидетельствует о том, что *F. equiseti* и *C. magnusianum* обладают видоспецифичностью по отношению к тяжелым металлам: *C. magnusianum* более устойчив к действию высоких концентраций меди, *F. equiseti* – хрома.

4. Проведено исследование влияния инокуляции растений культурами *Fusarium equiseti* и *Cylindrocarpon magnusianum* на устойчивость растений к засолению и тяжелым металлам. Инокуляция культурами и адаптированными к NaCl популяциями существенно не повлияла на формирование адаптивных реакций у растений к засолению.

Инокуляция растений культурой *C. magnusianum* и его адаптированными популяциями, при выращивании на субстратах без внесения металлов проявилась в увеличении биомассы корней, росте содержания нитратов в листьях. Положительный эффект наблюдался при инокуляции растений популяциями грибов, адаптированными к действию стрессора (на субстратах с внесением Cu 100, Cu 150, Pb 50, Cr 2.5 мг/кг), при этом меньший положительный эффект отмечен при действии биогенных элементов (Zn 100 мг/кг и Cu 50 мг/кг), больший – не биогенных элементов (Pb 50 мг/кг и Cr 2.5 мг/кг).

Положительный эффект установлен при использовании в качестве инокулята популяций *F. equiseti*, адаптированных к разным концентрациям тяжелых металлов: рост биомассы надземной части (на 6.10, 3.62, 6.82, 10.49 г) и содержания фотосинтетических пигментов в листьях (на 0.177, 0.552, 0.104, 0.123 мг/г) инокулированных растений по сравнению с контролем (на субстратах с внесением Cu 150, Pb 10, Pb 50, Cr 2.5 мг/кг соответственно). Больший положительный эффект инокуляции отмечен также на субстратах с не биогенными элементами (Pb 10 мг/кг и Cr 2.5 и 10 мг/кг).

Таким образом, наибольший эффект формирования адаптивных реакций у растений наблюдался при их инокуляции адаптированными популяциями грибов

и культивировании в условиях действия стрессора, причем при действии не биогенных химических элементов.

На примере инокуляции адаптированными к влиянию тяжелых металлов популяциями *Fusarium equiseti* показано достоверное снижение содержания хрома и меди в надземной части по сравнению с растениями без инокуляции (в 1.6, 1.6, 1.4 и 2.6, 1.2 раза на субстратах Cr 2.5, 5, 10 и Cu 50, 150 мг/кг соответственно). В вариантах с Cr 5, 10 и Cu 100, 150 мг/кг наблюдался рост содержания малонового диальдегида в растениях по сравнению с контролем.

5. Средняя частота встречаемости грибной инфекции в корнях растений, инокулированных *Cylindrocarpon magnusianum*, составила более 60 %, инокулированных *Fusarium equiseti* – более 70 %. Наибольшая интенсивность развития грибной инфекции в вариантах с *C. magnusianum* составляла около 5%, в вариантах с *F. equiseti* – 10 %. Высокая степень развития грибной инфекции наблюдалась как у растений, инокулированных культурами грибов, так и у растений, инокулированных их адаптированными популяциями.

6. Полученные результаты подтверждают влияние приема инокуляции микромицетами *Fusarium equiseti* и *Cylindrocarpon magnusianum* на ряд биохимических показателей растений, отражающих процесс формирования адаптивных реакций к действию стрессовых факторов (концентрации тяжелых металлов в субстрате) и положительный эффект снижения содержания тяжелых металлов в субстрате (меди) и в биомассе (меди и хрома), что востребовано при создании искусственных насаждений (экосистем), устойчивых к засолению, в том числе, солями наиболее токсичных химических элементов (хром, свинец).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Амунова О.С. Влияние метеоусловий вегетации на содержание фотосинтетических пигментов в листьях мягкой яровой пшеницы / О.С. Амунова // Аграрная наука Евро-Северо-Востока. – Т. 67, № 6. – 2018. – С. 26-32.
2. Аринушкина Е.В. Руководство по химическому анализу почв. – Москва: Изд-во Моск. ун-та, 1961. – 491 с.
3. Бекмирзаев Г.Т., Бегматов И.А., Юлчиев Д.Б. Обоснование выбора овощных культур, пригодных для выращивания на засоленных почвах / Г.Т. Бекмирзаев, И.А. Бегматов, Д.Б. Юлчиев // Евразийский Союз Ученых. – № 4 (73). – 2020. – С. 12-18.
4. Борисов С.В., Хоминич Е.В., Зайцев Д.В. Влияние противогололедных реагентов на жизнеспособность зеленых насаждений / С.В. Борисов, Е.В. Хоминич, Д.В. Зайцев // Вопросы отраслевой экономики: современное состояние актуальных проблем, тенденции развития. Экономика комплексного развития территорий и агломераций: сборник научных трудов конференции. – 2019. – С. 109-115.
5. Буланов А.Г. Исследование действия фунгицидного препарата «Максим» на фитопатогенный микроорганизм *Fusarium oxysporum* / А.Г. Буланов, Д.Г. Титова, Е.Н. Дмитриева, О.Б. Горюнова, Н.С.Марквичев // Успехи в химии и химической технологии. – Том 28, № 4. – 2014. – С. 129-134.
6. Булда О. В. Спектрофотометрический метод определения содержания каротинов, ксантофиллов и хлорофиллов в экстрактах семян растений / О. В. Булда [и др.] / Физиология растений. – 2008. – Т. 55, № 4. – С.604-611.
7. Бухарина И.Л., Поварницина Т.М., Ведерников К.Е. Эколого-биологические особенности древесных растений в урбанизированной среде: монография И.Л. Бухарина, Т.М. Поварницина, К.Е. Ведерников. – Ижевск: ФГОУ ВПО Ижевская ГСХА, 2007. – 216 с.
8. Бухарина И.Л. Биоэкологические особенности древесных растений и обоснование их использования в целях экологической оптимизации урбаноcреды:

на примере г. Ижевска: дис. ... док. биол. наук: 03.00.16: защищена 11.02.2009: утв. 08.05.2009 / Бухарина Ирина Леонидовна. – Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти, 2009. – 475 с.

9. Бухарина И.Л. Эколого-биологические особенности адаптации древесных и травянистых растений в условиях интенсивной техногенной нагрузки / И.Л. Бухарина, Ведерников К.Е., Двоглазова А.А. и др. // Вестник Марийского государственного технического университета. Серия: Лес. Экология. Природопользование. – № 3. – 2009. – С. 84-90.

10. Бухарина И.Л., Двоглазова А.А. Биоэкологические особенности травянистых и древесных растений в городских насаждениях: монография / И.Л. Бухарина, А.А. Двоглазова. – Ижевск: Изд-во «Удмуртский университет», 2010. – 184 с.

11. Бухарина И.Л. Исследование пределов устойчивости *Rhodotorula mucilaginosa* к действию солей цинка и хрома / И.Л. Бухарина, Д.А. Вахрушева, Р.Г. Латыпова // Современные проблемы развития техники, экономики и общества: материалы Международной научно-практической заочной конференции, г. Казань, Научно-образовательный центр «ЗНАНИЕ». – 2016. – С. 35-37.

12. Бухарина И.Л., Камашева А.А., Исламова Н.А. О видовом составе микроскопических грибов в почвах и корнях древесных растений в городской среде / И.Л. Бухарина, А.А. Камашева, Н.А. Исламова // Проблемы популяционной биологии: материалы XII Всероссийского популяционного семинара памяти Н.В. Глотова (1939-2016), Йошкар-Ола, 11-14 апреля 2017 г. – С. 48-50.

13. Васильева Е.Н., Ахтемова Г.А., Жуков В.А., Тихонович И.А. Эндифитные микроорганизмы в фундаментальных исследованиях и сельском хозяйстве // Экологическая генетика. – № 17(1). – 2019. – С. 19-32.

14. Водяницкий Ю.Н. Загрязнение почв тяжелыми металлами и металлоидами и их экологическая опасность (аналитический обзор) // Почвоведение. – № 7. – 2013. – С. 872-881.

15. Волкова В.В. Влияние экологических факторов на древесно-кустарниковую растительность г. Пинска / В.В. Волкова // Веснік Палескага дзяржаўнага універсітэта. Серыя прыродазнаўчых навук. – 2019. – №1. – С. 66-70.
16. Гавриленко В.Ф., Жигалова Т.В. Большой практикум по фотосинтезу / В.Ф. Гавриленко, Т.В. Жигалова: под ред. И.П. Ермакова: Учеб. пособие для студ. вузов. – М.: Издательский центр «Академия», 2003. – 256 с.
17. Галиулин Р.В., Галиулина Р.А., Кочуров Б.И. Фиторемедиация почв, загрязненных тяжелыми металлами // Теоретическая и прикладная экология. – № 4. – 2009. – С. 71-75.
18. Гарибова Л.В., Лекомцева С.Н. Основы микологии: морфология и систематика грибов и грибоподобных организмов. Учебное пособие. – Москва: Товарищество научных изданий КМК. – 2005. – 220 с.
19. Глушакова А.М., Качалкин А.В. Эндоефитные дрожжи в сочных плодах *Malus domestica* и *Pyrus communis* в условиях антропогенезации // Микробиология. – Том 86, № 1. – 2017. – С. 114-122.
20. ГН 2.1.7.2041-06. Предельно допустимые концентрации (ПДК) химических веществ в почве. – Введ. 01.04.2006. – М., 2006.
21. Гончарова Н.В. Фиторемедиация: новая стратегия использования растений для очистки почвенного покрова // Экологический вестник. – № 4 (14). – 2010. – С. 5-13.
22. Горленко М.В. Жизнь растений. В 6-ти т. Гл. ред. чл.-кор. АН СССР, проф. Ал. А. Федоров. Т. 2. Грибы. Под. ред. проф. М. В. Горленко. – М: Просвещение, 1976. – 479 с.
23. ГОСТ 24556-89. Продукты переработки плодов и овощей. Методы определения витамина С : межгос. Стандарт: – Введ. 01.01.1990 . – М.,1989.
24. ГОСТ 31640-2012. Методы определения содержания сухого вещества: межгос. Стандарт. – Введ. 01.07.2013. – М., 2012.
25. Джувеликян Х.А., Щеглов Д.И., Горбунова Н.С. Загрязнение почв тяжелыми металлами. Способы контроля и нормирования загрязненных почв / Х.А. Джувеликян, Д.И. Щеглов, Н.С. Горбунова // Учебно-методическое пособие

для вузов. – Воронеж: Издательско-полиграфический центр Воронежского гос. ун-та. – 2009. – 22 с.

26. Дьяков Ю.Т., Сергеев Ю.В. (ред.). Микология сегодня. Том 1. – М.: Национальная академия микологии, 2007. – 376 с.

27. Евсеева Т.И., Белых Е.С., Майстренко Т.А. Закономерности индукции цитогенетических эффектов у растений при действии тяжелых металлов / Т.И. Евсеева, Е.С. Белых, Т.А. Майстренко // Вестник института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН. - № 1 (87). – 2005. – С. 2-11.

28. Ерофеева Е.А., Шаповалова К.В. Многолетний сравнительный анализ устойчивости *Betula pendula* (Betulaceae, Fagales) и *Tilia cordata* (Malvaceae, Malvales) к автотранспортному загрязнению // Поволжский экологический журнал. – 2015. – №4. – С.390-399.

29. Железняков С.В. Изучение структуро-функциональной организации арбускулярной микоризы у исходной и мутантной линий люцерны хмелевидной (*Medicago lupulina*) при разных способах инокуляции грибом *Rhizophagus irregularis* / С.В. Железняков, В.К. Лебедева, Р.В. Сметанин, Л.М. Якоби // Микология и фитопатология. – Том 54, № 3. – 2020. – С. 174-182.

30. Жернова С.Ю., Степановских А.С. Инокуляция семян сои штаммом гриба *Fusarium oxysporum* / С.Ю. Жернова, А.С. Степановских // Вестник Курганской ГСХА. – № 3. – 2014. – С. 25-26.

31. Жильцова Ю.В., Зависимость антиоксидантно-прооксидантного равновесия в макрофитах от уровня антропогенной нагрузки / Ю.В. Жильцова // Труды БГУ 2011. – Том 6, часть 2. – С. 47-54.

32. Загоскина Н.В., Назаренко Л.В. Активные формы кислорода и антиоксидантная система растений / Вестник Московского городского педагогического университета. Серия «Естественные науки». – № 2 (22). – 2016. – С. 9-23.

33. Иванищев В.В., Евграшкина Т.Н., Бойкова О.И. Засоление почвы и его влияние на растения / В.В. Иванищев, Т.Н. Евграшкина, О.И. Бойкова, Н.Н.

- Жуков // Известия Тульского государственного университета. Науки о Земле. – № 3. – 2020. – С. 28-42.
34. Кабашникова Л.Ф. Фотосинтетический аппарат и стресс у растений / Л.Ф. Кабашникова. – Минск: Беларуская навука, 2014. – 267 с. – ISBN 978-985-08-1778.
35. Картыжова Л.Е., Алещенко З.М., Соловьева Е.А., Шавейко И.В. Эндوفитное микробное сообщество сои и озимой пшеницы // Микробные биотехнологии: фундаментальные и прикладные аспекты: Сборник научных трудов. – 2017. – С. 191-201.
36. Комарова А.О., Карпухин М.Ю. Выращивание томатов на малообъемной гидропонике / А.О. Комарова, М.Ю. Карпухин // Молодежь и наука. – 2018. – № 7. – С. 6-6.
37. Копчик Г.Н. Проблемы и перспективы фиторемедиации почв, загрязненных тяжелыми металлами (обзор литературы) // Почвоведение. – № 9. – 2014. – С. 1113-1130.
38. Космачевская Л.Н. Арбускулярно-везикулярная микориза: ее изучение и применение для повышения плодородия почв [Электронный ресурс] / Л.Н. Космачевская // АгроЭкоИнфо. – № 2. – 2019. – Электрон. дан. – Режим доступа: http://agroecoinfo.narod.ru/journal/TEXT/RUSSIAN/nomer_2009_2.html (дата обращения: 02.11.2020).
39. Костин В.И., Ерофеева Е.Н. Адаптация популяции озимой пшеницы к абиотическим факторам среды в осенне-зимне-весенний период под действием природных регуляторов роста / В.И. Костин, Е.Н. Ерофеева // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. – № 6 (68). – 2010. – С. 9-13.
40. Кузнецов В.В. Общие системы устойчивости и трансдукция стрессорного сигнала при адаптации растений к абиотическим факторам / В.В. Кузнецов // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. Серия: Биология. – 2001. – С.65-69.

41. Кукотин Г.В., Пономарева Н.Е. Влияние оптического излучения на продуктивные качества рассады томата // Молодая наука аграрного Дона: традиции, опыт, инновации. – 2018. – Т. 2. – №. 2. – С. 231-236.
42. Литвинов, М. А. Определитель микроскопических почвенных грибов / М. А. Литвинов. – Санкт-Петербург: Наука, 1967. – 303 с.
43. Литовка Ю.А. Эколого-биологические особенности и биоконтроль грибов рода *Fusarium*, распространенных в наземных экосистемах средней Сибири: дис. док. биол. наук: 03.02.08. – Сибирский гос. ун-ет науки и технологий им. академика М.Ф. Решетнева, Красноярск, 2018. – 497 с.
44. Маджугина Ю.Г., Кузнецов Вл.В., Шевякова Н.И. Растения полигонов захоронения бытовых отходов мегаполисов как перспективные виды для фиторемедиации / Ю.Г. Маджугина, Вл.В. Кузнецов, Н.И. Шевякова // Физиология растений. – Том 55, № 3. – 2008. – С. 453-463.
45. Меланхолин П.Н., Лысиков А.Б. Изменения лесной растительности и почвы под влиянием московской кольцевой автодороги / П.Н. Меланхолин, А.Б. Лысиков // Лесоведение. – № 4. – 2002. – С. 53-60.
46. Методические указания по физиологии и биохимии растений / Сост. Л.В. Кузина, Т.Ю. Власова. – Пермь, 1989. – С. 29-31.
47. Минкина Т.М., Мотузова Г.В. и др. Накопление и распределение тяжелых металлов в растениях зоны техногенеза / Т.М. Минкина, Г.В. Мотузова, Н.Н. Мирошниченко, А.И. Фатеев и др. // Агрехимия. – № 9. – 2013. – С. 65-75.
48. Налян А.Г. Уровень видового разнообразия сообществ везикуло-арбускулярных грибов в ризосфере *Chasmanthium sessilliflorum* (poir.) yates и *Callicarpa americana* / А.Г. Налян, Д. Ван Клей, Р.И. Ибрагимов, А. Мартынова-Ван Клей // Вестник ОГУ. – № 6. – 2009. – С. 269-271.
49. Неверова О.А. Экологическая оценка состояния древесных растений и загрязнения окружающей среды промышленного города: на примере г. Кемерово : Дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.16: утв. 01.10.2004 / Неверова Ольга Александровна. – Кемерово, 2004. – 358 с.

50. Нетрусов, А. И. Экология микроорганизмов : учебник для бакалавров / А. И. Нетрусов; ответственный редактор А. И. Нетрусов. – 2-е изд. – М.: Юрайт, 2017. – 267 с.
51. Нурмухаметов Н.М. Биопрепараты на основе эндомикоризных грибов для повышения продуктивности сельскохозяйственных культур / Н.М. Нурмухаметов, А.М. Мифтахова, Г.Г. Багаутдинова, Н.А. Киреева // Вестник Башкирского университета. – 2009. – Т. 14, № 2. – С. 395-399.
52. Павлова Л.М. Состояние фотосинтетических пигментов в вегетативных органах древесных растений в городской среде / Л.М. Павлова, И.М. Котельникова, Н.Г. Куимова, Н.Ю. Леусова, Л.П. Шумилова // Вестник РУДН, серия Экология и безопасность жизнедеятельности. – № 2. – 2010. – С.11-19.
53. Пальцев Л.А., Телятникова Н.В. Микориза и микоризыне способы питания растений [Электронный ресурс] / Л.А. Пальцев, Н.В. Телятникова // «Молодежь и наука». Международный аграрный научный журнал. – № 2. – 2017. – Электрон. дан. – Режим доступа: <http://min.usaca.ru/issues/57/articles/2176> (дата посещения: 01.12.2020).
54. Патент РФ № 2722206, 28.05.2020. Способ приготовления и внесения грибного биопрепарата для повышения устойчивости растений / Бухарина И.Л., Исламова Н.А. // Патент России № 2722206. – 2020.
55. Пахомова В.М., Даминова А.И. Микроэлементы и стресс у растений: механизм действия и последствия, регуляция и стресс-лимитирование / В.М. Пахомова, А.И. Даминова // Теория и практика комплексного применения регуляторов роста, микро- и макроэлементов в растениеводстве: материалы Международной научно-практической конференции, 21 ноября 2018 г. – Ульяновск: УлГАУ, 2018. – С. 131-141.
56. Пересылкин В.Ф. Болезни сельскохозяйственных культур. Том 2. Болезни технических культур и картофеля. – Киев: Урожай. – 1990. – 248 с.
57. Петров В.Г. Подвижность хлорид-ионов в дерново-подзолистой почве при загрязнении хлоридами щелочных металлов / В.Г. Петров, Д.А. Ханнанов, Я.А. Балицкий // Химическая физика и мезоскопия. – Т.21, № 2. – С. 290-295.

58. Петров Н.Ю. Приемы повышения продуктивности томата и картофеля при орошении в Поволжье / Н.Ю. Петров, Калмыкова Е.В., Нарушев В.Б., Хоришко Т.И. // Аграрный научный журнал. – № 4. – 2017. – С. 36-39.
59. Платонова Н.Б., Белоус О.Г. Фотосинтетические пигменты, как элемент формирования адаптивности растений чая / Н.Б. Платонова, О.Г. Белоус // Ученые записки Крымского федерального ун-та им. В.И. Вернадского. Биология. Химия. – Том 5 (71), № 3. – 2019. – С. 76-84.
60. Пятыгин С.С. Стресс у растений: физиологический подход / С.С. Пятыгин // Журнал общей биологии. – Том 69, № 4. – 2008. – С. 294-298.
61. Рахматуллина С.Р. Влияние салициловой кислоты на активность антиоксидантных ферментов и содержание малонового диальдегида у проростков пшеницы *Triticum aestivum* L. в присутствии меди / С.Р. Рахматуллина // Перспективы развития и проблемы современной ботаники: материалы IV (VI) Всероссийской молодежной конференции с участием иностранных ученых, Новосибирск, 2018. – С. 189-191.
62. Селиванов И.А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. – М.: Наука, 1981. – 231 с.
63. Сушков О.С. Стратегия озеленения автомагистралей в условиях применения противогололедных средств в зимнее время года / О.С. Сушков // Воронежский научно-технический вестник. – № 4 (18). – 2016. – 73-80.
64. Титов А.Ф. Практикум по курсу «Физиологические основы устойчивости растений к тяжелым металлам»: Учебно-методическое пособие / А.Ф. Титов, В.В. Таланова, Н.М. Казнина. – Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2013. – 63 с.
65. Титов А.Ф. Устойчивость растений и фитогормоны / А.Ф. Титов, В.В. Таланова. – Институт биологии КарНЦ РАН. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2009. – 206 с.
66. Титова М.С. Содержание фотосинтетических пигментов в хвое *Picea abies* и *Picea koraiensis* / М.С. Титова // Вестник ОГУ. – № 12 (118). – 2010. – С. 9-12.

67. Трифонова Т.А., Забелина О.Н. Изменение биологической активности почвы городских рекреационных территорий в условиях загрязнения тяжелыми металлами и нефтепродуктами // Почвоведение. – № 4. – 2017. – С. 497-505.
68. Чиркова Т.В. Клеточные мембраны и устойчивость растений к стрессовым воздействиям / Т.В. Чиркова // Соросовский образовательный журнал. – № 9. – 1997. – С. 12-17.
69. Шихмурадов А.З. Генетические аспекты солеустойчивости культурных растений [Электронный ресурс] / А.З. Шихмурадов // Известия ДГПУ. Естественные и точные науки. – № 1. – 2011. – Электрон. дан. – Режим доступа: <https://cyberleninka.ru/article/n/geneticheskie-aspekty-soleustoychivosti-kulturnyh-rasteniy> (дата обращения: 22.10.2020).
70. Штарк О.Ю., Лабутова Н.М. Традиционные методы работы с арбускулярно-микоризными грибами. – СПб: ГНУ ВНИИСХМ. – 2014.
71. Шумик Н.И., Заименко Н.В., Остапюк В.М. Сезонная ритмика интродуцированных растений как критерий их устойчивости и адаптации / Н.И. Шумик, Н.В. Заименко, В.М. Остапюк // Бюллетень Ботанического сада-института. – Вып. 15. – 2016. – С. 96-98.
72. Юрков А.П. Оптимизация почвенно-биотического комплекса виноградных школок на основе обработки грибами арбускулярной микоризы / А.П. Юрков, Л.М. Якоби, Е.Г. Юрченко, Н.П. Грачева и др. // Научные труды ГНУ СКЗНИИСиВ, Том 3. – 2013. – С. 116-121.
73. Яковец О.Г. Фитофизиология стресса. Курс лекций [Электронный ресурс] / О.Г. Яковец // БГУ, Минск. – 2009. – 101 с. – Электрон. дан. – Режим доступа: http://www.bio.bsu.by/fbr/files/lecture_notes_plant_stress_physiology_bio.pdf
74. Afra K. Endophytic Fungi: Occurrence, Classification, Function and Natural Products / K. Afra, R. Spina, Y. Sakina, M. Ietidal, L.-M. Dominique // Hauppauge, New York: Nova Science Publisher's, Inc. – 2016. – 162 p.
75. Akinkunmi W.A. Factors affecting toxic lead(II) ion bioremediation by *Fusarium equiseti* isolated from the mangrove soil environment of southeast Borneo / W.A.

- Akinkunmi, A.A.S.A. Husaini, A. Zulkharnain, T.M. Guan, H.A. Roslan // Malaysian journal of microbiology. – Vol. 11, Issue: 2. – 2015. – P.215-222.
76. Ali A., Bilal S., Khan A. L., Mabood F., Al-Harrasi A., Lee I. Endophytic *Aureobasidium pullulans* BSS6 assisted developments in phytoremediation potentials of *Cucumis sativus* under Cd and Pb stress // Journal of Plant Interactions. – Vol. 14, No 1. – 2019. – P.303-313.
77. Amaral D.R. Effect of plant and fungous metabolites on *Meloidogyne exigua* / D.R. Amaral, D.F. OliveiraII, V.P. Campos; J.A. Pantaleão et al. // Ciência e Agrotecnologia. – Vol. 33. – 2009. – P.1861-1865.
78. Andrade-Linares D.R., Grosch R., Franken P. Screening of tomato entophytic fungi for potential biological agents // Induced resistance in plants against insects and diseases, IOBC-WPRS Bulletin. – 2012. – Vol. 83. – P. 69-73.
79. Ashraf M., Harris P.J.C. Photosynthesis under stressful environments: An overview / M. Ashraf, P.J.C. Harris // Photosynthetica. – Vol. 51 (2). – 2013. – P. 163-190.
80. Barnett H.L. Illustrated Genera of imperfect Fungi / H.L. Barnett // Department of Plant Pathology, Bacteriology and Entomology, West Virginia University, Burgess Publishing Company. Second Edition. – 1962. – P. 100.
81. Barnett H.L., Hunter B.B. Illustrated Genera of Imperfect Fungi / H.L. Barnett, B.B. Hunter // Burgess Publish Company. Third Edition. – 1972. – P. 126.
82. Barr M.E. Some *Dictyosporous* Genera and Species of *Pleosporales* in North America / M.E. Barr // Memoirs of The New York Botanical Garden. – Vol. 62. – 1990. – P. 56.
83. Bastias D.A., Martínez-Ghersa M.A., Ballaré C.L., Gundel P.E. Epichloë fungal endophytes and plant defenses: not just alkaloids // Trends in Plant Science. – Vol. 22. – 2017. – P. 939–948.
84. Bhatia P. Tissue culture studies of tomato (*Lycopersicon esculentum*) / P. Bhatia, N. Ashwath, T. Senaratna, D. Midmore // Plant Cell, Tissue and Organ Culture. – Vol.78. – 2004. – P. 1-21.

85. Bilal S., Shahzad, Khan A. L., Al-Harrasi A., Kim C. K., Lee In-J. R. 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*. – Vol. 379. – 2019.
86. Bilal S., Shahzad R., Imran M., Jan R., K. Min Kim, Lee In-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*. – Vol. 143. – 2020.
87. Bukharina I.L. Analysis of the content of photosynthetic pigments in leaves of woody plants in the urban environment (for example, the city of Naberezhnye Chelny) / I.L. Bukharina, P.A. Kuzmin, I.I. Gibadulina // *Bulletin of Udmurt University*. – 2013. – Vol. 1. – P. 20 – 25.
88. Bukharina I., Franken P., Kamasheva A., Vedernikov K. and 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 (IJBR)*. – Vol. 7, Issue 4. – 2016. – P. 1386-1394.
89. Bukharina I. L., Islamova N. A., Lebedeva M. A. Species of Fungi in the Root System of Woody Plants in Urban Plantations / I. L. Bukharina, N. A. Islamova, M. A. Lebedeva // *In The fourth International Scientific Conference on Ecology and Geography of Plants and Plant Communities, KnE Life Sciences*. – 2018. – P.49–55.
90. Carvalho D.D.C. et al. In vitro evaluation of the phytotoxin production ability by fungi with antagonistic properties to nematodes / D.D.C. Carvalho, D.F. de Oliveira, V.P. Campos, M. Pasqual, R.M. Gimaraes, R.S.B. Correa // *Ciencia e Agrotecnologia*. – Vol. 30, Issue 6. – 2006. – P. 1230-1235.
91. Dabral S., Yashaswee, Varma A., Choudhary D. K., Bahuguna R. N., Nath M. Biopriming with *Piriformosporaindica* ameliorates cadmium stress in rice by lowering oxidative stress and cell death in root cells // *Ecotoxicology and Environmental Safety*. – Vol. 186. – 2019.
92. Domka A. M. Are Fungal Endophytes Merely Mycorrhizal Copycats? The Role of Fungal Endophytes in the Adaptation of Plants to Metal Toxicity [Электронный

- ресурсы] / A. M. Domka, P. Rozpadek, K. Turnau // *Frontiers in Microbiology*. – Vol. 10. – 2019. – Электрон. дан. – Режим доступа: https://www.researchgate.net/publication/331775740_Are_Fungal_Endophytes_Merely_Mycorrhizal_Copycats_The_Role_of_Fungal_Endophytes_in_the_Adaptation_of_Plants_to_Metal_Toxicity
93. Douanla-Meli C., Langer E., Talontsi Mouafo F. Fungal endophyte diversity and community patterns in healthy and yellowing leaves of *Citrus limon* // *Fungal Ecology*. – Vol. 6 (3). – 2013. – P. 212–222.
94. Elsharkawy M.M. The plant growth-promoting fungus *Fusarium equiseti* and the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* induce systemic resistance against *Cucumber mosaic virus* in cucumber plants / M.M. Elsharkawy, M. Shimizu, H. Takahashi, M. Hyakumachi // *Plant Soil*. – Vol. 361. – 2012. – P. 397-409.
95. Fravel D. *Fusarium oxysporum* and its biocontrol / D. Fravel, C. Olivain, C. Alabouvette // *New Phytologist*. – Vol. 157, Issue 3. – 2003. – P. 493-502.
96. Franken P. and George E. Diversity of Arbuscular Mycorrhizal Fungi // *Biodiversity in Agricultural Production Systems*. – 2007. – P.189-203.
97. Gadkar V. Arbuscular Mycorrhizal Fungal Colonization. Factors Involved in Host Recognition // V. Gadkar, R. David-Schwartz, T. Kunik, Y. Kapulnik // *Plant Physiology*. – Vol. 127. – 2001. – P.1493–1499.
98. Gola D., Dey P., Bhattacharya A., Mishra A., Malik A., Namburath M., Ahammad S.Z. Multiple heavy metal removal using an entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana* // *Bioresource Technology*. – Vol. 218. – 2016. – P.388–396.
99. Halleen F. Novel species of *Cylindrocarpon* (*Neonectria*) and *Campylocarpon* gen. nov. associated with black foot disease of grapevines (*Vitis* spp.) / F. Halleen, H.J. Schroers, J.Z. Groenewald, P.W. Crous // *Studies in Mycology*. – Vol. 50. – 2004. – P.431–455.
100. Hanlin R.T. *Illustrated Genera of Ascomycetes* (with drawings by Carol Gubbins Hahn) / R.T. Hanlin // APS Press The American Phytopathological Society, Second Printing. – Vol. 1. – 2000. – P. 214.

101. Hassani M.A, Duran P., Hacquard S. Microbial interactions within the plant holobiont [Электронны йресурс] // *Microbiome*. – Vol. 6 (58). – 2018. – Электрон. дан. – Режим доступа: <https://rdcu.be/b5JIG> (дата обращения: 21.07.2020).
102. Herrera H., Valadares R., Oliveira G. Adaptation and tolerance mechanisms developed by mycorrhizal *Bipinnula fimbriata* plantlets (Orchidaceae) in a heavy metal-polluted ecosystem // H. Herrera, R. Valadares, G. Oliveira, A. Fuentes, L. Almonacid et al. // *Mycorrhiza*. – Vol. 28. – 2018. – P. 651-663.
103. Horinouchi H. *Fusarium equiseti* GF191 as an effective biocontrol agent against *Fusarium crown and root rot* of tomato in rock wool systems / H. Horinouchi, A. Muslim, T. Suzuki, M. Hyakumachi // *Crop Protection*. – Vol. 26 (10). – 2007. – P.1514-1523.
104. Hou L., Yu J., Zhao L. and He X. Dark Septate Endophytes Improve the Growth and the Tolerance of *Medicago sativa* and *Ammopiptanthus mongolicus* Under Cadmium Stress // *Frontiers in Microbiology*. – Vol. 10. – 2020. – P. 1-17.
105. Ikram M, Ali N, Jan G, Jan FG, Rahman IU, Iqbal A, et al. IAA producing fungal endophyte *Penicillium roqueforti* Thom., enhances stress tolerance and nutrients uptake in wheat plants grown on heavy metal contaminated soils. *PLoS ONE*. – Vol. 13(11). – 2018. – <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0208150>
106. Jin H.-Q. Effect of the dark septate endophytic fungus *Acrocalymma vagum* on heavy metal content in tobacco leaves / H.-Q. Jin, H.-B. Liu, Y.-Y. Xie, Y.-G. Zhang et al. // *Symbiosis*. – Vol. 74. – 2018. – P.89–95.
107. Kaznacheeva M.S., Tsebrzhinsky I. Able of contents of malondialdehyde in sorts of plants different on level of stability to the diseases. *Visn. Odes'kogo natsional'nogo un-tu*. / M.S. Kaznacheeva, I. Tsebrzhinsky // *Biologiya*. – 2011. – Vol. 16, No. 6 (24). – P.12-17.
108. Khan A.L. Endophytic fungi: resource for gibberellins and crop abiotic stress resistance / A.L. Khan, J. Hussain, A. Al-Harrasi, A. Al-Rawahi, I.-J. Lee // *Critical Reviews in Biotechnology*. – Vol. 35 (1). – 2015. – P.62-74.

109. Kogel K-H., Franken P., Hückelhoven R. Endophyte or parasite – what decides? / K-H. Kogel, P. Franken, Hückelhoven // *Current Opinion in Plant Biology* – Vol. 9. – 2006. – P.358-363.
110. Kumar V., Dwivedi S.K. Hexavalent chromium reduction ability and bioremediation potential of *Aspergillus flavus* CR500 isolated from electroplating wastewater // *Chemosphere*. – Vol. 237. – 2019.
111. Li H.Y., Wei D.Q., Shen M., Zhou Z.P. Endophytes and their role in phytoremediation // *Fungal Divers.* – Vol. 54. – 2012. – P. 11-18.
112. 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*. – Vol. 224. – 2019. – P.716-725.
113. Lin J. Polyketides from the Ascomycete fungus *Leptosphaeria sp.* / Lin J., Liu S., Sun B., Niu S. et al. // *Journal of Natural Products (Lloydia)*. – Vol. 73 (5). – 2010. – P.905-910.
114. Maciá-Vicente J.G. Real-time PCR quantification and live-cell imaging of endophytic colonization of barley (*Hordeum vulgare*) roots by *Fusarium equiseti* and *Pochonia chlamydosporia* / J.G. Maciá-Vicente, H.-B. Jansson, N.J. Talbot, L.V. Lopez-Llorca // *New Phytologist*. – Vol. 182 (1). – 2009. – P. 213-228.
115. Macia-Vicente J.G. Colonisation of barley roots by endophytic *Fusarium equiseti* and *Pochonia chlamydosporia*: Effects on plant growth and disease / J.G. Maciá-Vicente, L.C. Rosso, A. Ciancio, H.B. Jansson, L.V. Lopez-Llorca // *Annals of Applied Biology*. – Vol. 73 (5). – 2010. – P.905-910.
116. Malcova R., Rydlova J., Vosatka M. Metal-free cultivation of *Glomus* sp. BEG 140 isolated from Mn-contaminated soil reduces tolerance to Mn // *Mycorrhiza*, 2003. – P.151–157.
117. Marín P., Jurado M., González-Jaén M.T. Growth rate and TRI5 gene expression profiles of *Fusarium equiseti* strains isolated from Spanish cereals cultivated on wheat and barley media at different environmental conditions / P. Marín, M. Jurado, M.T. González-Jaén // *International Journal of Food Microbiology*. – Vol. 195. – 2015. – P.40–47.

118. Mejía L.C., Herre E.A., Sparks J.P., Winter K., García M.N., Van Bael S.A., Stitt J., Shi Z., Zhang Y.F., Gultinan M.J., Maximova S.N. Pervasive effects of a dominant foliar endophytic fungus on host genetic and phenotypic expression in a tropical tree // *Frontiers in microbiology*. – Vol. 155, Issue 3. – 2009. – P.391-401.
119. Michielse C.B., Rep M. Pathogen profile update: *Fusarium oxysporum* / C.B. Michielse, M. Rep // *Molecular Plant Pathology*. – Vol. 10 (3). – 2009. – P.311-324.
120. Murphy B.R., Doohan F.M., Hodkinson T.R. Fungal endophytes of barley roots / B.R. Murphy, F.M. Doohan, T.R. Hodkinson // *Journal of Agricultural Science*. – Vol. 152. – 2014. – P.602–615.
121. Nitao J.K. Nematode-Antagonistic Trichothecenes from *Fusarium equiseti* / J.K. Nitao, S.L.F. Meyer, W.F. Schmidt, J.C. Fettingner, D.J. Chitwood // *Journal of Chemical Ecology*. – Vol. 27. – 2001. – P. 859-869.
122. Nwaichi E., Dhankher O. Heavy Metals Contaminated Environments and the Road Map with Phytoremediation / E. Nwaichi, O. Dhankher // *Journal of Environmental Protection*. – Vol. 7. – 2016. – P.41-51.
123. Oladipoa O.G., Awotoyeb O.O., Olayinkac A., Bezuidenhouta C.C., Maboeta M.S. Heavy metal tolerance traits of filamentous fungi isolated from gold and gemstone mining sites // *Brazilian journal of microbiology*. – Vol. 49. – 2018. – P.29–37.
124. O'Neill N. R. Miscanthus blight, a new foliar disease of ornamental grasses and sugarcane incited by *Leptosphaeria sp.* and its anamorphic state *Stagonospora sp.* / N. R. O'Neill // *AGRIS*. – Vol. 8, Issue 9. – 1996. – P.980-987.
125. Ortiz J., Soto J., Almonacid L., Fuentes A., Campos-Vargas R., Arriagada C. Alleviation of metal stress by *Pseudomonas orientalis* and *Chaetomium cupreum* strains and their effects on *Eucalyptus globulus* growth promotion // *Plant Soil*. – Vol. 436. – 2019. – P. 449–461.
126. Pacioni G. Isolation and characterization of some mycelia inhabiting *Tuber ascomata* / G. Pacioni, M. Leonardi, P. Aimola, A.M. Ragnelli et. al. // *Mycological Research*. – Vol. 111, Issue 12. – 2007. – P. 1450-1460.
127. Palmero D., de Cara M., Iglesias C., Gálvez L., Tello J.C. Comparative study of the pathogenicity of seabed isolates of *Fusarium equiseti* and the effect of the

- composition of the mineral salt medium and temperature on mycelial growth / D. Palmero, M. de Cara, C. Iglesias, L. Gálvez¹, J.C. Tello // *Brazilian Journal of Microbiology*. – Vol. 42. – 2011. – P. 948-953.
128. Pareek A., Sopory S.K., Bohnert H.J., Govindjee Abiotic Stress Adaptation in Plants. Physiological, Molecular and Genomic Foundation // A. Pareek, S.K. Sopory, H.J. Bohnert, Govindjee. – Springer Science and Business Media B.V. – 2010. – 526 p.
129. Pietro-Souza W. Mercury resistance and bioremediation mediated by endophytic fungi / W. Pietro-Souza, F. Campos Pereira, I.S. Mello, F.F.F. Stachack et al. // *Chemosphere*. – Vol. 240. – 2020.
130. Podolich O. Reviving of the endophytic bacterial community as a putative mechanism of plant resistance / O. Podolich, P. Ardanov, I. Zaets, A.M. Pirttilä, N. Kozyrovska // *Plant and Soil*. – Vol. 388. – 2015. – P.367–377.
131. Ramdial, H. et al. Phylogeny and Haplotype Analysis of Fungi Within the *Fusarium incarnatum-equiseti* Species Complex / H. Ramdial, R. K.Latchoo, F. N. Hosein, S. N. Rampersad // *Phytopathology*. – Vol. 107, Issue: 1. – 2017. – P.109-120.
132. Ravera S. Proposal to conserve the name *Verrucaria subcerasi* (*Arthopyrenia subcerasi*) against *Arthopyrenia subalbicans* (lichenized *Ascomycota: Arthopyreniaceae*) / S. Ravera // *TAXON*. The Journal of the International Association for Plant Taxonomy. – Vol. 63 (3). – 2014. – P. 678-679.
133. Redecker D., Kodner R., Graham L.E. Glomalean fungi from the Ordovician // *Science*. – Vol. 289 (5486). – 2000. – P.1920–1921.
134. Rodriguez R.J., Redman R.S., Henson J.M. The Role of Fungal Symbioses in the Adaptation of Plants to High Stress Environments / R.J. Rodriguez, R.S. Redman, J.M. Henson // *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*. – Vol. 9. – 2004. – P. 261-272.
135. Rodriguez R.J., Redman R.S., Henson J.M. Symbiotic lifestyle expression by fungal endophytes and the adaptation of plants to stress: unraveling the complexities of intimacy. In: Dighton J, Oudemans P, White J (eds). *The Fungal Community: Its Organization And Role In The Ecosystem*. Taylor & Francis/CRC Press: Boca Raton. – 2005. – P.683–696.

136. Rodriguez R.J., Henson J., Volkenburgh E.V., Hoy M., Wright L., Beckwith F., Kim Y., Redman R. (2008). Stress tolerance in plants via habitat-adapted symbiosis // ISME Journal. – Vol. 2. – 2008. – P. 404-416.
137. Rodriguez Zafra J.M., Garcia M. de Cara, Tello Marquina J., Palmero Llamas D. Dispersal of *Fusarium spp.* by rainwater and pathogenicity on four plant species / J. M. Rodriguez Zafra J.M., Garcia M. de Cara, Tello Marquina J., Palmero Llamas D. // *Aerobiologia*. – Vol. 32. – 2016. – P.431–439.
138. Rosier A., Bishnoi U., Lakshmanan V., Sherrier D.J., Bais H.P. A perspective on inter-kingdom signaling in plant-beneficial microbe interactions // *Plant Molecular Biology*. – Vol. 90 (6). – 2016. – P.537–548.
139. Rostunov A. The dependence of morphological and physiological indicators of the leaves of woody plants on the degree of technogenic pollution / A. Rostunov, T. Konchina, E. Zhestkova, D. Gusev, S. Kharitonova // *Environment. Technologies. Resources: Proceedings of the International Scientific and Practical Conference*. – Tom 1. – 2017. – P.235-239.
140. Rydlova J., Vosatka M. Effect of *Glomus intraradices* isolated from Pb-contaminated soil on Pb uptake by *Agrostis capillaris* is changed by its cultivation in a metal-free substrate // *Folia Geobotanica*. – № 155. – 2003. – P.155-165.
141. Saha B., Borovskii G., Panda S.K. Alternative oxidase and plant stress tolerance [electronic resource] / B. Saha, G. Borovskii, S.K. Panda // *Plant Signaling and Behavior*. – Vol. 11, Issue 12. – 2016: <https://doi.org/10.1080/15592324.2016.1256530>
142. Saldajeno M.G.B, Hyakumachi M. The plant growth-promoting fungus *Fusarium equiseti* and the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* stimulate plant growth and reduce severity of anthracnose and damping-off diseases in cucumber (*Cucumis sativus*) seedlings / M.G.B. Saldajeno, M. Hyakumachi // *Annals of applied biology*. – Vol. 159, Issue 1. – 2011. – P.28-40.
143. Schulz B., Boyle C. What are endophytes? / B. J. E. Schulz, C. J. C. Boyle, Th. N. Sieber // *Microbial Root Endophytes*. – Vol. 9. – 2006. – P. 1–13.

144. 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*. – Vol. 437. – 2019. – P.397–411.
145. Shoaib A., Nisar Z., Nafisa, Javaid A. Necrotrophic fungus *Macrophomina phaseolina* tolerates chromium stress through regulating antioxidant enzymes and genes expression (MSN1 and MT) / Shoaib A., Nisar Z., Nafisa, Javaid A., Khurshid S., Javed S. // *Environmental Science and Pollution Research*. – Vol. 26. – 2019. – P. 12446-12458.
146. Smith S.E., Read D.J. Mycorrhizal Symbiosis. 3rd ed. London, Academic Press Ltd., 2008.
147. Sogonov, M.V., Velikanov, L.L. Soil microfungi from alpine and subnival ecosystems of the Northwestern Caucasus / Sogonov, M.V., Velikanov, L.L. // *Mikologiya i Fitopatologiya*. – Vol. 38, Issue 3. – 2004. – P. 50-58.
148. Štajner D. Screening of drought oxidative stress tolerance in Serbian melliferous plant species / D. Štajner, S. Orlović, B. M. Popović, M. Kebert and Z. Galić // *African Journal of Biotechnology*. – Vol. 10(9). – 2011. – P.1609-1614.
149. Takahashi C. Leptosins i and j, cytotoxic substances produced by a *Leptosphaeria* sp. / C. Takahashi, A. Numata, E. Matsumura, K. Minoura // *The journal of antibiotics*. – Vol. 47, No 11. – 1994. – P.1242-1249.
150. Yan L., Zhu J., Zhao X., Shi J., Jiang C., Shao D. Beneficial effects of endophytic fungi colonization on plants // *Applied Microbiology and Biotechnology*. – Vol. 103. – 2019. – P. 3327–3340.
151. Wani Z.A., Mirza D.N., Arora P., Riyaz-Ul-Hassan S. Molecular phylogeny, diversity, community structure, and plant growth promoting properties of fungal endophytes associated with the corms of saffron plant: An insight into the microbiome of *Crocus sativus* Linn // *Fungal biology*. – Vol. 120(12). – 2016 – P. 1509–1524.
152. Waqasa M. Endophytic fungi promote plant growth and mitigate the adverse effects of stem rot: an example of *Penicillium citrinum* and *Aspergillus terreus* / M. Waqasa, A.L. Khana, M. Hamayuna, R. Shahzada, S.-M. Kanga, J.-G. Kime, I.-J. Lee // *Journal of Plant Interactions*. – Vol. 10 (1). – P.280–287.

153. Weyens N., van der Lelie D., Taghavi S., Vanronsveld J. Phytoremediation: plant-endophyte partnerships take the challenge // *Curr Opin Biotechnol.* – Vol. 20. – 2009. – P. 248-254.
154. Wheeler M.H. Phytotoxicity of equisetin and epi-equisetin isolated from *Fusarium equiseti* and *F. pallidoroseum* / M.H.Wheeler, R.D. Stipanovic, L.S. Puckhaber // *Mycological Research.* – Vol. 103 (8). – 1999. – P. 967-973.
155. Xie Y. Characterization of the Cd-resistant fungus *Aspergillus aculeatus* and its potential for increasing the antioxidant activity and photosynthetic efficiency of rice / Y. Xie, X. Li, X. Huang, S. Han, E. Amombo et al. // *Ecotoxicology and Environmental Safety.* – Vol. 171. – 2019. – P.373–381.
156. Yan L., Zhu J., Zhao X., Shi J., Jiang C., Shao D. Beneficial effects of endophytic fungi colonization on plants // *Applied Microbiology and Biotechnology.* – Vol. 103. – 2019. – P. 3327–3340.
157. Zaidi S., Usmani S., Singh B.R., Musarrat J. Significance of *Bacillus subtilis* strain SJ-101 as a bioinoculant for concurrent plant growth promotion and nickel accumulation in *Brassica juncea* / S. Zaidi , S. Usmani, B.R. Singh, J. Musarrat // *Chemosphere.* – Vol. 64. – 2006. – P.991–997.
158. Zhong L.Y. Community of endophytic fungi from the medicinal and edible plant *Fagopyrum tataricum* and their antimicrobial activity / L.Y. Zhong, L. Zou, X.H. Tang, W.F. Li et al. // *Tropical Journal of Pharmaceutical Research.* – Vol. 16 (2). – 2017. – P. 387-396.

ПРИЛОЖЕНИЯ

ПРИЛОЖЕНИЕ А

Таблица А.1 – Систематическое описание микроскопических грибов, используемых в экспериментах

| <i>Fusarium equiseti</i> | <i>Fusarium oxysporum</i> | <i>Cylindrocarpon magnusianum</i> | <i>Arthopyreniaceae sp.</i> | <i>Leptosphaeria sp.</i> |
|--------------------------------------|--------------------------------------|--------------------------------------|---------------------------------------|--|
| Царство: Fungi | Царство: Fungi | Царство: Fungi | Царство: Fungi | Царство: Fungi |
| Отдел: Ascomycota | Отдел: Ascomycota | Отдел: Ascomycota | Отдел: Ascomycota | Отдел: Ascomycota |
| Класс: Sordariomycetes | Класс: Sordariomycetes | Класс: Sordariomycetes | Класс: Dothideomycetes | Класс: Dothideomycetes |
| Порядок: Нурocreомycетидае | Порядок: Нурocreомycетидае | Порядок: Нурocreомycетидае | Порядок: Pleosporales | Порядок: Pleosporales |
| Семейство: Nectriaceae | Семейство: Nectriaceae | Семейство: Nectriaceae | Семейство: Arthopyreniaceae | Семейство: Leptosphaeriaceae |
| Род: <i>Fusarium</i> | Род: <i>Fusarium</i> | Род: <i>Cylindrocarpon</i> | Род: <i>Arthopyrenia</i> | Род: <i>Leptosphaeria</i> |

ПРИЛОЖЕНИЕ Б

Таблица Б.1 – Содержание валовых форм тяжелых металлов в почвах насаждений на территории санитарно-защитных зон промышленных предприятий «Ижсталь» и «Керамоблок», мг/кг

| Химический элемент | СЗЗ «Керамоблок» | СЗЗ «Ижсталь» | Предельно-допустимая концентрация (ПДК) |
|--------------------|------------------|----------------|---|
| Mn | 560,0 ± 77,0 | 1822,0 ± 547,0 | 1500 |
| Cu | 20,3 ± 4,5 | 114,0 ± 34,0 | 3 |
| As | <0,05 | 7,4 ± 2,2 | 2,0 |
| Ni | 15,9 ± 4,0 | 46,4 ± 9,8 | 4,0 |
| Hg | 0,050 ± 0,02 | 0,11 ± 0,03 | 2,1 |
| Pb | 13,2 ± 2,4 | 103,0 ± 22,0 | 32 |
| Zn | 49,9 ± 8,9 | 274,0 ± 82,0 | 23 |
| Cr | | 72,4 ± 15,2 | 0,05 |

Таблица Б.2 – Скорость роста колоний *Arthopyreniaceae sp.* на субстратах с разной концентрацией NaCl, мм/сут.

| Период наблюдения | Контроль | NaCl 0,5 моль/л | NaCl 1 моль/л | NaCl 1,5 моль/л |
|-------------------|-----------|-----------------|---------------|-----------------|
| 1-я неделя | 3,0 ± 0,3 | 1,6 ± 0,3 | 0,9 ± 0,2 | 0,3 ± 0,1 |
| | 2,2...3,7 | 0,9...2,3 | 0,4...1,4 | 0,2...0,5 |
| 2-я неделя | 3,5 ± 0,4 | 2,2 ± 0,2 | 1,5 ± 0,1 | 0,5 ± 0,4 |
| | 2,5...4,6 | 1,7...2,7 | 1,2...1,8 | -0,6...1,6 |
| 3-я неделя | 3,0 ± 0,7 | 2,2 ± 0,4 | 1,7 ± 0,1 | 1,1 ± 0,3 |
| | 1,3...4,8 | 1,2...3,2 | 1,5...1,8 | 0,3...1,8 |

Таблица Б.3 – Скорость роста колоний *Cylindrocarpum magnusianum* на субстратах с разной концентрацией NaCl, мм/сут.

| Период наблюдения | Контроль | NaCl 0,5 моль/л | NaCl 1 моль/л | NaCl 1,5 моль/л |
|-------------------|-----------|-----------------|---------------|-----------------|
| 1-я неделя | 2,7 ± 0,1 | 2,4 ± 0,2 | 1,6 ± 0,0 | 0,3 ± 0,2 |
| | 2,4...3,0 | 2,0...2,8 | 1,6...1,6 | -0,3...0,8 |
| 2-я неделя | 2,8 ± 0,4 | 2,9 ± 0,1 | 1,9 ± 0,1 | 0,6 ± 0,3 |
| | 2,0...3,7 | 2,6...3,2 | 1,6...2,2 | -0,2...1,4 |

| | | | | |
|------------|---------------|---------------|---------------|---------------|
| 3-я неделя | $2,5 \pm 0,4$ | $2,4 \pm 0,3$ | $2,0 \pm 0,0$ | $0,6 \pm 0,0$ |
| | 1,7...3,4 | 1,7...3,1 | 2,0...2,0 | 0,6...0,6 |

Таблица Б.4 – Скорость роста колоний *Leptosphaeria sp.* на субстратах с разной концентрацией NaCl, мм/сут.

| Период наблюдения | Контроль | NaCl 0,5 моль/л | NaCl 1 моль/л | NaCl 1,5 моль/л |
|-------------------|---------------|-----------------|---------------|-----------------|
| 1-я неделя | $3,0 \pm 0,3$ | $1,6 \pm 0,2$ | $1,2 \pm 0,3$ | $0,0 \pm 0,0$ |
| | 2,3...3,7 | 1,2...2,0 | 0,4...1,9 | 0,0...0,0 |
| 2-я неделя | $3,3 \pm 0,5$ | $1,9 \pm 0,1$ | $1,3 \pm 0,1$ | $0,5 \pm 0,2$ |
| | 2,1...4,6 | 1,7...2,0 | 1,2...1,5 | 0,0...1,0 |
| 3-я неделя | $2,7 \pm 0,8$ | $1,7 \pm 0,1$ | $0,9 \pm 0,1$ | $0,2 \pm 0,1$ |
| | 0,7...4,7 | 1,5...1,8 | 0,8...1,1 | -0,1...0,5 |

Таблица Б.5 – Скорость роста колоний *Fusarium oxysporum* на субстратах с разной концентрацией NaCl, мм/сут.

| Период наблюдения | Контроль | NaCl 0,5 моль/л | NaCl 1 моль/л | NaCl 1,5 моль/л |
|-------------------|---------------|-----------------|---------------|-----------------|
| 1-я неделя | $7,1 \pm 1,1$ | $3,2 \pm 0,2$ | $1,7 \pm 0,1$ | $0,0 \pm 0,0$ |
| | 4,5...9,8 | 2,7...3,8 | 1,5...1,8 | 0,0...0,0 |
| 2-я неделя | $3,4 \pm 0,9$ | $3,1 \pm 0,2$ | $1,8 \pm 0,3$ | $0,0 \pm 0,0$ |
| | 1,2...5,6 | 2,8...3,5 | 1,1...2,5 | 0,0...0,0 |
| 3-я неделя | $0,2 \pm 0,1$ | $2,4 \pm 0,2$ | $1,8 \pm 0,2$ | $0,0 \pm 0,0$ |
| | -0,1...0,5 | 2,0...2,8 | 1,2...2,3 | 0,0...0,0 |

Таблица Б.6 – Скорость роста колоний *Fusarium equiseti* на субстратах с разной концентрацией NaCl, мм/сут.

| Период наблюдения | Контроль | NaCl 0,5 моль/л | NaCl 1 моль/л | NaCl 1,5 моль/л |
|-------------------|---------------|-----------------|---------------|-----------------|
| 1-я неделя | $1,7 \pm 0,2$ | $3,9 \pm 1,6$ | $0,8 \pm 0,3$ | $0,0 \pm 0,0$ |
| | 1,3...2,0 | 0,0...7,9 | 0,1...1,4 | 0,0...0,0 |
| 2-я неделя | $1,1 \pm 0,0$ | $3,7 \pm 1,7$ | $5,3 \pm 0,4$ | $0,0 \pm 0,0$ |
| | 1,1...1,1 | -0,4...7,8 | 4,3...6,3 | 0,0...0,0 |
| 3-я неделя | $0,9 \pm 0,0$ | $1,1 \pm 0,9$ | $3,6 \pm 0,0$ | $0,8 \pm 0,1$ |
| | 0,9...0,9 | -1,0...3,2 | 3,6...3,6 | 0,5...1,1 |

ПРИЛОЖЕНИЕ В

Таблица В.1 – Скорость роста колоний *Cylindrocarpon magnusianum* на субстратах с разной концентрацией цинка, мм/сут.

| Период наблюдения | Контроль | Zn 100 мг/л | Zn 200 мг/л | Zn 300 мг/л |
|-------------------|-----------|-------------|-------------|-------------|
| 1-я неделя | 2,9 ± 0,1 | 0,2 ± 0,1 | 0,5 ± 0,4 | 0,9 ± 0,1 |
| | 2,7...3,1 | 0,0...0,4 | -0,5...1,5 | 0,8...1,1 |
| 2-я неделя | 2,2 ± 0,3 | 0,7 ± 0,1 | 0,5 ± 0,2 | 1,5 ± 0,1 |
| | 1,4...3,0 | 0,5...0,9 | 0,0...1,1 | 1,2...1,8 |
| 3-я неделя | 0,7 ± 0,2 | 0,8 ± 0,1 | 0,3 ± 0,2 | 1,0 ± 0,1 |
| | 0,4...1,1 | 0,6...1,0 | -0,1...0,6 | 0,7...1,3 |

Таблица В.2 – Скорость роста колоний *Cylindrocarpon magnusianum* на субстратах с разной концентрацией меди, мм/сут.

| Период наблюдения | Контроль | Cu 50 мг/л | Cu 100 мг/л | Cu 150 мг/л |
|-------------------|-----------|------------|-------------|-------------|
| 1-я неделя | 2,9 ± 0,1 | 1,6 ± 0,2 | 0,8 ± 0,1 | 0,4 ± 0,1 |
| | 2,7...3,1 | 1,3...2,0 | 0,7...1,0 | 0,2...0,5 |
| 2-я неделя | 2,2 ± 0,3 | 1,9 ± 0,1 | 2,2 ± 0,2 | 1,0 ± 0,1 |
| | 1,4...3,0 | 1,8...2,1 | 1,6...2,7 | 0,7...1,3 |
| 3-я неделя | 0,7 ± 0,2 | 1,3 ± 0,3 | 1,5 ± 0,1 | 1,0 ± 0,3 |
| | 0,4...1,1 | 0,7...2,0 | 1,2...1,8 | 0,3...1,7 |

Таблица В.3 – Скорость роста колоний *Cylindrocarpon magnusianum* на субстратах с разной концентрацией хрома, мм/сут.

| Период наблюдения | Контроль | Cr 2,5 мг/л | Cr 5 мг/л | Cr 10 мг/л |
|-------------------|-----------|-------------|-----------|------------|
| 1-я неделя | 2,9 ± 0,1 | 3,2 ± 0,1 | 3,2 ± 0,1 | 3,4 ± 0,2 |
| | 2,7...3,1 | 3,1...3,4 | 3,0...3,4 | 3,0...3,8 |
| 2-я неделя | 2,2 ± 0,3 | 2,4 ± 0,0 | 2,4 ± 0,1 | 2,4 ± 0,2 |
| | 1,4...3,0 | 2,4...2,4 | 2,2...2,5 | 2,0...2,8 |
| 3-я неделя | 0,7 ± 0,2 | 0,7 ± 0,1 | 0,8 ± 0,2 | 0,6 ± 0,0 |
| | 0,4...1,1 | 0,5...0,8 | 0,4...1,2 | 0,6...0,6 |

Таблица В.4 – Скорость роста колоний *Cylindrocarpon magnusianum* на субстратах с разной концентрацией свинца, мм/сут.

| Период наблюдения | Контроль | Pb 25 мг/л | Pb 50 мг/л | Pb 100 мг/л |
|-------------------|-----------|------------|------------|-------------|
| 1-я неделя | 2,9 ± 0,1 | 3,6 ± 0,3 | 3,2 ± 0,2 | 2,9 ± 0,2 |
| | 2,7...3,1 | 2,9...4,4 | 2,6...3,7 | 2,4...3,5 |
| 2-я неделя | 2,2 ± 0,3 | 3,2 ± 0,3 | 2,0 ± 0,3 | 2,0 ± 0,2 |
| | 1,4...3,0 | 2,4...4,0 | 1,2...2,7 | 1,4...2,5 |
| 3-я неделя | 0,7 ± 0,2 | 0,0 ± 0,0 | 0,7 ± 0,2 | 0,6 ± 0,1 |
| | 0,4...1,1 | 0,0...0,0 | 0,2...1,3 | 0,5...0,8 |

Таблица В.5 – Скорость роста колоний *Fusarium equiseti* на субстратах с разной концентрацией цинка, мм/сут.

| Период наблюдения | Контроль | Zn 100 мг/л | Zn 200 мг/л | Zn 300 мг/л |
|-------------------|-----------|-------------|-------------|-------------|
| 1-я неделя | 8,2 ± 0,4 | 5,9 ± 0,4 | 4,2 ± 0,4 | 2,8 ± 0,2 |
| | 7,2...9,2 | 4,8...6,9 | 3,2...5,2 | 2,3...3,3 |
| 2-я неделя | 3,6 ± 0,3 | 4,5 ± 0,2 | 4,2 ± 0,7 | 3,0 ± 0,1 |
| | 3,0...4,3 | 3,9...5,0 | 2,4...6,0 | 2,8...3,1 |

Таблица В.6 – Скорость роста колоний *Fusarium equiseti* на субстратах с разной концентрацией меди, мм/сут.

| Период наблюдения | Контроль | Cu 50 мг/л | Cu 100 мг/л | Cu 150 мг/л |
|-------------------|-----------|------------|-------------|-------------|
| 1-я неделя | 8,2 ± 0,4 | 6,2 ± 0,2 | 2,5 ± 0,4 | 0,0 ± 0,0 |
| | 7,2...9,2 | 5,7...6,7 | 1,4...3,5 | 0,0...0,0 |
| 2-я неделя | 3,6 ± 0,3 | 5,3 ± 0,5 | 5,1 ± 0,3 | 0,2 ± 0,1 |
| | 3,0...4,3 | 4,0...6,6 | 4,4...5,8 | -0,2...0,6 |

Таблица В.7 – Скорость роста колоний *Fusarium equiseti* на субстратах с разной концентрацией хрома, мм/сут.

| Период наблюдения | Контроль | Cr 2,5 мг/л | Cr 5 мг/л | Cr 10 мг/л |
|-------------------|------------------------|------------------------|------------------------|------------------------|
| 1-я неделя | 2,2 ± 0,2 1,8...2,5 | 1,4 ± 0,1 1,1...1,7 | 1,6 ± 0,2 1,0...2,1 | 1,3 ± 0,4 0,5...2,2 |
| 2-я неделя | 5,1 ± 0,7 3,4...6,8 | 4,2 ± 0,7 2,6...5,8 | 3,9 ± 0,9 1,8...6,0 | 3,0 ± 0,4 2,1...3,9 |
| 3-я неделя | 4,2 ± 0,8 2,2...6,2 | 2,7 ± 0,3 1,9...3,4 | 2,8 ± 0,6 1,4...4,2 | 2,0 ± 0,4 1,0...3,0 |

Таблица В.8 – Скорость роста колоний *Fusarium equiseti* на субстратах с разной концентрацией свинца, мм/сут.

| Период наблюдения | Контроль | Pb 10 мг/л | Pb 50 мг/л |
|-------------------|------------------------|------------------------|------------------------|
| 1-я неделя | 2,6 ± 0,4 1,5...3,7 | 1,9 ± 0,4 0,9...3,0 | 1,9 ± 0,5 0,8...3,1 |
| 2-я неделя | 2,3 ± 0,6 0,9...3,6 | 2,0 ± 0,4 1,0...3,0 | 1,8 ± 0,3 1,1...2,5 |
| 3-я неделя | 2,5 ± 0,2 1,9...3,0 | 3,8 ± 0,9 1,7...6,0 | 2,3 ± 0,3 1,7...3,0 |

ПРИЛОЖЕНИЕ Г

Таблица Г.1 – Содержание фотосинтетических пигментов в листьях тест-культуры в условиях эксперимента с *Cylindrocarpon magnusianum*

| Варианты опыта: культура или популяция / содержание тяжелых металлов в субстрате | Содержание фотосинтетических пигментов, мг/г | | |
|---|--|--------------------|---------------|
| | хлорофилл <i>a</i> | хлорофилл <i>b</i> | каротиноиды |
| Без гриба / Контроль ¹ | 2,583 ± 0,081 ³ | 0,499 ± 0,009 | 0,923 ± 0,017 |
| | 2,453...2,713 | 0,485...0,513 | 0,896...0,950 |
| Культура / Контроль ² | 1,773 ± 0,044 | 0,398 ± 0,015 | 0,638 ± 0,032 |
| | 1,665...1,881 | 0,360...0,436 | 0,559...0,717 |
| Zn ₁₀₀ / Контроль | 2,218 ± 0,182 | 0,501 ± 0,087 | 0,747 ± 0,016 |
| | 1,766...2,671 | 0,286...0,716 | 0,707...0,787 |
| Cu ₅₀ / Контроль | 1,463 ± 0,071 | 0,348 ± 0,040 | 0,618 ± 0,053 |
| | 1,286...1,641 | 0,249...0,447 | 0,487...0,748 |
| Cu ₁₀₀ / Контроль | 1,945 ± 0,021 | 0,434 ± 0,006 | 0,678 ± 0,011 |
| | 1,893...1,996 | 0,418...0,450 | 0,652...0,704 |
| Cu ₁₅₀ / Контроль | 2,134 ± 0,057 | 0,471 ± 0,034 | 0,683 ± 0,048 |
| | 1,992...2,276 | 0,387...0,555 | 0,564...0,801 |
| Pb ₁₀ / Контроль | 2,560 ± 0,137 | 0,588 ± 0,036 | 0,749 ± 0,031 |
| | 2,219...2,901 | 0,500...0,676 | 0,673...0,826 |
| Pb ₅₀ / Контроль | 2,481 ± 0,294 | 0,430 ± 0,077 | 0,759 ± 0,024 |
| | 1,750...3,211 | 0,239...0,621 | 0,699...0,819 |
| Cr _{2,5} / Контроль | 2,380 ± 0,086 | 0,564 ± 0,027 | 0,779 ± 0,021 |
| | 2,167...2,593 | 0,498...0,630 | 0,726...0,831 |
| Cr ₁₀ / Контроль | 1,355 ± 0,080 | 0,275 ± 0,013 | 0,502 ± 0,032 |
| | 1,157...1,554 | 0,242...0,308 | 0,423...0,580 |
| Культура / Zn ₁₀₀ | 1,878 ± 0,029 | 0,435 ± 0,004 | 0,660 ± 0,026 |
| | 1,806...1,950 | 0,426...0,443 | 0,596...0,723 |
| Zn ₁₀₀ / Zn ₁₀₀ | 1,127 ± 0,054 | 0,267 ± 0,023 | 0,442 ± 0,036 |
| | 0,993...1,261 | 0,211...0,323 | 0,352...0,532 |
| Культура / Cu ₅₀ | 1,649 ± 0,162 | 0,386 ± 0,040 | 0,599 ± 0,072 |
| | 1,247...2,051 | 0,287...0,485 | 0,419...0,779 |
| Cu ₅₀ / Cu ₅₀ | 1,681 ± 0,096 | 0,353 ± 0,013 | 0,636 ± 0,023 |
| | 1,443...1,918 | 0,320...0,385 | 0,579...0,694 |
| Культура / Cu ₁₀₀ | 1,128 ± 0,113 | 0,288 ± 0,071 | 0,430 ± 0,059 |
| | 0,847...1,409 | 0,113...0,463 | 0,285...0,575 |
| Cu ₁₀₀ / Cu ₁₀₀ | 2,145 ± 0,210 | 0,474 ± 0,064 | 0,743 ± 0,048 |
| | 1,624...2,667 | 0,315...0,633 | 0,624...0,862 |
| Культура / Cu ₁₅₀ | 1,810 ± 0,078 | 0,400 ± 0,028 | 0,625 ± 0,040 |
| | 1,615...2,004 | 0,330...0,470 | 0,527...0,723 |
| Cu ₁₅₀ / Cu ₁₅₀ | 1,422 ± 0,332 | 0,458 ± 0,090 | 0,675 ± 0,086 |
| | 0,597...2,247 | 0,234...0,682 | 0,461...0,888 |

| | | | |
|---------------------------------------|--------------------------------|--------------------------------|--------------------------------|
| Культура / Pb ₁₀ | 1,313 ± 0,048 1,194...1,432 | 0,291 ± 0,046 0,177...0,405 | 0,535 ± 0,030 0,461...0,609 |
| Pb ₁₀ / Pb ₁₀ | 1,707 ± 0,166 1,295...2,119 | 0,381 ± 0,029 0,310...0,452 | 0,646 ± 0,033 0,563...0,729 |
| Культура / Pb ₅₀ | 1,209 ± 0,125 0,899...1,520 | 0,355 ± 0,052 0,225...0,484 | 0,577 ± 0,071 0,401...0,753 |
| Pb ₅₀ / Pb ₅₀ | 1,682 ± 0,059 1,535...1,829 | 0,376 ± 0,012 0,347...0,405 | 0,627 ± 0,027 0,561...0,693 |
| Культура / Cr _{2,5} | 1,216 ± 0,079 1,020...1,412 | 0,274 ± 0,012 0,243...0,304 | 0,456 ± 0,029 0,384...0,529 |
| Cr _{2,5} / Cr _{2,5} | 1,685 ± 0,076 1,496...1,874 | 0,349 ± 0,025 0,287...0,411 | 0,629 ± 0,058 0,486...0,772 |
| Культура / Cr ₁₀ | 1,697 ± 0,192 1,219...2,175 | 0,438 ± 0,039 0,341...0,535 | 0,622 ± 0,076 0,433...0,811 |
| Cr ₁₀ / Cr ₁₀ | 1,377 ± 0,248 0,761...1,993 | 0,407 ± 0,079 0,211...0,603 | 0,414 ± 0,048 0,295...0,532 |

¹Абсолютный контроль – неинокулированное растение, выращенное на субстрате без внесения соли.

²Контроль – растение, инокулированное культурой гриба и выращенное на субстрате без внесения соли.

³Среднее значение показателя ± стандартное отклонение, доверительный интервал для среднего значения.

Таблица Г.2 – Содержание аскорбиновой кислоты в листьях тест-культуры в условиях эксперимента с *Cylindrocarpon magnusianum*

| Варианты опыта: культура или популяция / содержание тяжелых металлов в субстрате | Среднее значение | Доверительн ый интервал -95,000 % | Доверительн ый интервал +95,000 % | Стандартно е отклонение |
|---|---------------------|---|---|-------------------------------|
| Без гриба / Контроль ¹ | 68,30 | 46,50 | 90,10 | 8,78 |
| Культура / Контроль ² | 60,15 | 48,28 | 72,01 | 4,78 |
| Zn ₁₀₀ / Контроль | 35,06 | 28,42 | 41,70 | 2,67 |
| Cu ₅₀ / Контроль | 45,68 | 26,18 | 65,18 | 7,85 |
| Cu ₁₀₀ / Контроль | 51,02 | 37,19 | 64,85 | 5,57 |
| Cu ₁₅₀ / Контроль | 42,53 | 18,71 | 66,35 | 9,59 |
| Pb ₁₀ / Контроль | 43,39 | 24,01 | 62,76 | 7,80 |
| Pb ₅₀ / Контроль | 54,03 | 39,12 | 68,94 | 6,00 |
| Cr _{2,5} / Контроль | 47,81 | 40,32 | 55,31 | 3,02 |
| Cr ₁₀ / Контроль | 51,17 | 27,68 | 74,65 | 9,45 |

Продолжение таблицы Г.2

| | | | | |
|---------------------------------------|-------|-------|-------|------|
| Культура / Zn ₁₀₀ | 37,84 | 26,80 | 48,88 | 4,45 |
| Zn ₁₀₀ / Zn ₁₀₀ | 36,67 | 20,27 | 53,06 | 6,60 |
| Культура / Cu ₅₀ | 32,58 | 28,76 | 36,40 | 1,54 |
| Cu ₅₀ / Cu ₅₀ | 45,06 | 41,26 | 48,86 | 1,53 |
| Культура / Cu ₁₀₀ | 46,64 | 30,20 | 63,08 | 6,62 |
| Cu ₁₀₀ / Cu ₁₀₀ | 52,70 | 39,57 | 65,84 | 5,29 |
| Культура / Cu ₁₅₀ | 48,83 | 46,05 | 51,61 | 1,12 |
| Cu ₁₅₀ / Cu ₁₅₀ | 35,91 | 15,67 | 56,14 | 8,15 |
| Культура / Pb ₁₀ | 42,43 | 41,05 | 43,80 | 0,55 |
| Pb ₁₀ / Pb ₁₀ | 41,93 | 18,46 | 65,40 | 9,45 |
| Культура / Pb ₅₀ | 60,59 | 59,13 | 62,05 | 0,59 |
| Pb ₅₀ / Pb ₅₀ | 44,72 | 34,43 | 55,01 | 4,14 |
| Культура / Cr _{2,5} | 46,72 | 39,22 | 54,22 | 3,02 |
| Cr _{2,5} / Cr _{2,5} | 59,24 | 41,10 | 77,39 | 7,30 |
| Культура / Cr ₁₀ | 54,32 | 34,25 | 74,39 | 8,08 |
| Cr ₁₀ / Cr ₁₀ | 52,83 | 41,49 | 64,17 | 4,57 |

¹ Абсолютный контроль – неинокулированное растение, выращенное на субстрате без внесения соли.

² Контроль – растение, инокулированное культурой гриба и выращенное на субстрате без внесения соли.

Таблица Г.3 – Содержание фотосинтетических пигментов в листьях тест-культуры в условиях эксперимента с *Fusarium equiseti*

| Варианты опыта: культура или популяция / содержание тяжелых металлов в субстрате | Содержание фотосинтетических пигментов, мг/г | | |
|---|--|--------------------|---------------|
| | хлорофилл <i>a</i> | хлорофилл <i>b</i> | каротиноиды |
| Без гриба / Контроль ¹ | 2,583 ± 0,081 ³ | 0,499 ± 0,009 | 0,923 ± 0,017 |
| | 2,453...2,713 | 0,485...0,513 | 0,896...0,950 |
| Культура / Контроль ² | 2,028 ± 0,035 | 0,492 ± 0,006 | 0,735 ± 0,020 |
| | 1,973...2,083 | 0,482...0,502 | 0,704...0,766 |
| Zn ₁₀₀ / Контроль | 2,605 ± 0,066 | 0,648 ± 0,019 | 0,826 ± 0,012 |
| | 2,500...2,710 | 0,617...0,679 | 0,807...0,844 |
| Cu ₅₀ / Контроль | 2,324 ± 0,050 | 0,546 ± 0,036 | 0,777 ± 0,031 |
| | 2,245...2,403 | 0,489...0,603 | 0,729...0,826 |
| Cu ₁₀₀ / Контроль | 2,311 ± 0,081 | 0,531 ± 0,014 | 0,765 ± 0,025 |
| | 2,182...2,439 | 0,509...0,553 | 0,726...0,805 |

| | | | |
|---------------------------------------|--------------------------------|--------------------------------|--------------------------------|
| Cu ₁₅₀ / Контроль | 1,609 ± 0,029 1,563...1,654 | 0,537 ± 0,120 0,347...0,728 | 0,712 ± 0,070 0,600...0,823 |
| Pb ₁₀ / Контроль | 2,043 ± 0,026 2,002...2,084 | 0,458 ± 0,033 0,405...0,511 | 0,735 ± 0,023 0,698...0,772 |
| Pb ₅₀ / Контроль | 1,645 ± 0,101 1,483...1,806 | 0,332 ± 0,057 0,241...0,423 | 0,680 ± 0,167 0,414...0,945 |
| Cr _{2,5} / Контроль | 1,912 ± 0,102 1,750...2,075 | 0,433 ± 0,010 0,418...0,448 | 0,722 ± 0,002 0,720...0,725 |
| Cr ₁₀ / Контроль | 2,318 ± 0,067 2,12...2,424 | 0,521 ± 0,022 0,486...0,555 | 0,794 ± 0,014 0,772...0,816 |
| Культура / Zn ₁₀₀ | 1,339 ± 0,051 1,212...1,466 | 0,251 ± 0,012 0,221...0,282 | 0,491 ± 0,025 0,428...0,554 |
| Zn ₁₀₀ / Zn ₁₀₀ | 1,969 ± 0,101 1,808...2,130 | 0,427 ± 0,040 0,363...0,491 | 0,658 ± 0,031 0,610...0,707 |
| Культура / Cu ₅₀ | 1,940 ± 0,342 1,091...2,789 | 0,370 ± 0,095 0,134...0,606 | 0,672 ± 0,094 0,439...0,905 |
| Cu ₅₀ / Cu ₅₀ | 2,271 ± 0,009 2,256...2,286 | 0,463 ± 0,026 0,422...0,503 | 0,760 ± 0,008 0,748...0,772 |
| Культура / Cu ₁₀₀ | 2,403 ± 0,210 1,881...2,925 | 0,463 ± 0,042 0,359...0,567 | 0,795 ± 0,030 0,721...0,869 |
| Cu ₁₀₀ / Cu ₁₀₀ | 1,753 ± 0,098 1,596...1,910 | 0,361 ± 0,014 0,338...0,384 | 0,629 ± 0,014 0,607...0,650 |
| Культура / Cu ₁₅₀ | 2,089 ± 0,149 1,719...2,459 | 0,385 ± 0,035 0,298...0,472 | 0,768 ± 0,043 0,660...0,876 |
| Cu ₁₅₀ / Cu ₁₅₀ | 2,147 ± 0,109 1,973...2,321 | 0,506 ± 0,00 0,503...0,509 | 0,779 ± 0,007 0,768...0,789 |
| Культура / Pb ₁₀ | 1,945 ± 0,143 1,590...2,300 | 0,365 ± 0,046 0,251...0,478 | 0,694 ± 0,058 0,550...0,838 |
| Pb ₁₀ / Pb ₁₀ | 2,439 ± 0,021 2,406...2,472 | 0,571 ± 0,018 0,542...0,600 | 0,797 ± 0,007 0,786...0,808 |
| Культура / Pb ₅₀ | 1,989 ± 0,089 1,768...2,210 | 0,364 ± 0,029 0,293...0,435 | 0,707 ± 0,022 0,654...0,761 |
| Pb ₅₀ / Pb ₅₀ | 2,116 ± 0,149 1,879...2,352 | 0,494 ± 0,037 0,435...0,552 | 0,749 ± 0,035 0,649...0,805 |
| Культура / Cr _{2,5} | 1,900 ± 0,341 1,052...2,747 | 0,382 ± 0,046 0,269...0,496 | 0,692 ± 0,073 0,511...0,873 |
| Cr _{2,5} / Cr _{2,5} | 2,115 ± 0,088 1,976...2,255 | 0,486 ± 0,005 0,477...0,494 | 0,777 ± 0,005 0,769...0,785 |
| Культура / Cr ₁₀ | 1,548 ± 0,295 0,815...2,281 | 0,290 ± 0,052 0,160...0,419 | 0,623 ± 0,107 0,357...0,890 |
| Cr ₁₀ / Cr ₁₀ | 1,641 ± 0,051 1,561...1,722 | 0,357 ± 0,022 0,322...0,391 | 0,618 ± 0,010 0,602...0,634 |

¹Абсолютный контроль – не инокулированное растение, выращенное на субстрате без внесения соли.

²Контроль – растение, инокулированное культурой гриба и выращенное на субстрате без внесения соли.

³Среднее значение показателя ± стандартное отклонение, доверительный интервал для среднего значения.

ПРИЛОЖЕНИЕ Д

Таблица Д.1 – Скорость роста колоний *Cylindrocarpon magnusianum* на субстратах с разной концентрацией хрома, мм/сут.

| Период наблюдения | Контроль | Cr 2,5 мг/л | Cr 5 мг/л | Cr 10 мг/л |
|-------------------|-----------|-------------|-----------|------------|
| 1-я неделя | 3,1 ± 0,2 | 3,1 ± 0,3 | 2,8 ± 0,2 | 2,6 ± 0,3 |
| | 2,6...3,6 | 2,4...3,8 | 2,3...3,4 | 1,9...3,4 |
| 2-я неделя | 3,9 ± 0,2 | 4,1 ± 0,2 | 4,4 ± 0,3 | 4,1 ± 0,5 |
| | 3,5...4,3 | 3,8...4,5 | 3,7...5,0 | 2,9...5,2 |
| 3-я неделя | 4,2 ± 0,4 | 3,4 ± 0,4 | 2,7 ± 0,8 | 3,0 ± 0,1 |
| | 3,2...5,1 | 2,5...4,4 | 0,6...4,7 | 2,8...3,2 |

Таблица Д.2 – Скорость роста колоний *Cylindrocarpon magnusianum* на субстратах с разной концентрацией меди, мм/сут.

| Период наблюдения | Контроль | Cu 50 мг/л | Cu 100 мг/л | Cu 150 мг/л |
|-------------------|-----------|------------|-------------|-------------|
| 1-я неделя | 3,1 ± 0,2 | 1,9 ± 0,1 | 1,6 ± 0,3 | 1,0 ± 0,1 |
| | 2,6...3,6 | 1,8...2,1 | 0,9...2,4 | 0,8...1,2 |
| 2-я неделя | 3,9 ± 0,2 | 3,8 ± 0,2 | 2,7 ± 0,2 | 2,4 ± 0,2 |
| | 3,5...4,3 | 3,4...4,2 | 2,2...3,3 | 2,0...2,8 |
| 3-я неделя | 4,2 ± 0,4 | 3,0 ± 0,1 | 4,0 ± 0,1 | 3,7 ± 0,3 |
| | 3,2...5,1 | 2,7...3,3 | 3,8...4,2 | 3,0...4,3 |

Таблица Д.3 – Скорость роста колоний *Fusarium equiseti* на субстратах с разной концентрацией хрома, мм/сут.

| Период наблюдения | Контроль | Cr 2,5 мг/л | Cr 5 мг/л | Cr 10 мг/л |
|-------------------|-----------|-------------|-----------|------------|
| 1-я неделя | 2,2 ± 0,2 | 1,4 ± 0,1 | 1,6 ± 0,2 | 1,3 ± 0,4 |
| | 1,8...2,5 | 1,1...1,7 | 1,0...2,1 | 0,5...2,2 |
| 2-я неделя | 5,1 ± 0,7 | 4,2 ± 0,7 | 3,9 ± 0,9 | 3,0 ± 0,4 |
| | 3,4...6,8 | 2,6...5,8 | 1,8...6,0 | 2,1...3,9 |
| 3-я неделя | 4,2 ± 0,8 | 2,7 ± 0,3 | 2,8 ± 0,6 | 2,0 ± 0,4 |
| | 2,2...6,2 | 1,9...3,4 | 1,4...4,2 | 1,0...3,0 |

Таблица Д.4 – Скорость роста колоний *Fusarium equiseti* на субстратах с разной концентрацией меди, мм/сут.

| Период наблюдения | Контроль | Cu 50 мг/л | Cu 100 мг/л | Cu 150 мг/л |
|-------------------|-----------|------------|-------------|-------------|
| 1-я неделя | 2,2 ± 0,2 | 2,8 ± 0,5 | 3,3 ± 0,2 | 1,8 ± 0,3 |
| | 1,8...2,5 | 1,6...3,9 | 3,0...3,7 | 1,1...2,4 |
| 2-я неделя | 5,1 ± 0,7 | 8,0 ± 0,6 | 8,1 ± 0,2 | 5,9 ± 0,7 |
| | 3,4...6,8 | 6,5...9,5 | 7,8...8,5 | 4,2...7,6 |
| 3-я неделя | 4,2 ± 0,8 | 0,7 ± 0,4 | 0,1 ± 0,1 | 2,2 ± 0,7 |
| | 2,2...6,2 | -0,1...1,6 | 0,0...0,3 | 0,6...3,8 |

Таблица Д.5 – Влияние разных концентраций хрома и меди на содержание фотосинтетических пигментов в листьях тест-культуры в условиях эксперимента с *Fusarium equiseti*

| Варианты опыта: культура или популяция / содержание тяжелых металлов в субстрате | Содержание хлорофилла <i>a</i> , мг/г | Содержание хлорофилла <i>b</i> , мг/г | Содержание каротиноидов, мг/г |
|--|---------------------------------------|---------------------------------------|-------------------------------|
| Без гриба / Контроль ¹ | 2,583 ± 0,081 ² | 0,499 ± 0,009 | 0,923 ± 0,017 |
| | 2,453...2,713 | 0,485...0,513 | 0,896...0,950 |
| Без гриба / Cr _{2,5} | 2,196 ± 0,051 | 0,432 ± 0,017 | 0,797 ± 0,030 |
| | 2,115...2,277 | 0,405...0,459 | 0,749...0,844 |
| Cr _{2,5} / Cr _{2,5} | 2,361 ± 0,110 | 0,454 ± 0,027 | 0,832 ± 0,024 |
| | 2,186...2,536 | 0,411...0,497 | 0,794...0,871 |
| Без гриба / Cr ₅ | 2,078 ± 0,144 | 0,406 ± 0,028 | 0,778 ± 0,024 |
| | 1,849...2,307 | 0,362...0,450 | 0,740...0,817 |
| Cr ₅ / Cr ₅ | 2,590 ± 0,147 | 0,450 ± 0,009 | 0,850 ± 0,044 |
| | 2,357...2,823 | 0,436...0,464 | 0,780...0,920 |
| Без гриба / Cr ₁₀ | 1,861 ± 0,508 | 0,398 ± 0,002 | 0,762 ± 0,027 |
| | 1,052...2,670 | 0,395...0,401 | 0,719...0,804 |
| Cr ₁₀ / Cr ₁₀ | 2,370 ± 0,061 | 0,472 ± 0,022 | 0,847 ± 0,024 |
| | 2,273...2,468 | 0,438...0,507 | 0,808...0,886 |
| Без гриба / Cu ₅₀ | 2,487 ± 0,151 | 0,500 ± 0,019 | 0,856 ± 0,023 |
| | 2,247...2,727 | 0,470...0,530 | 0,819...0,893 |
| Cu ₅₀ / Cu ₅₀ | 2,614 ± 0,041 | 0,503 ± 0,015 | 0,909 ± 0,009 |
| | 2,548...2,679 | 0,480...0,527 | 0,895...0,924 |
| Без гриба / Cu ₁₀₀ | 2,446 ± 0,088 | 0,464 ± 0,032 | 0,861 ± 0,036 |
| | 2,306...2,586 | 0,414...0,514 | 0,804...0,918 |
| Cu ₁₀₀ / Cu ₁₀₀ | 2,115 ± 0,067 | 0,428 ± 0,018 | 0,736 ± 0,020 |
| | 2,008...2,222 | 0,400...0,456 | 0,704...0,768 |
| Без гриба / Cu ₁₅₀ | 2,485 ± 0,123 | 0,507 ± 0,013 | 0,897 ± 0,014 |
| | 2,289...2,681 | 0,486...0,527 | 0,875...0,919 |

| | | | |
|---------------------------------------|--------------------------------|--------------------------------|--------------------------------|
| Cu ₁₅₀ / Cu ₁₅₀ | 2,385 ± 0,067 2,279...2,491 | 0,458 ± 0,016 0,432...0,484 | 0,842 ± 0,026 0,800...0,883 |
|---------------------------------------|--------------------------------|--------------------------------|--------------------------------|

¹ Абсолютный контроль – неинокулированное растение, выращенное на субстрате без внесения соли.

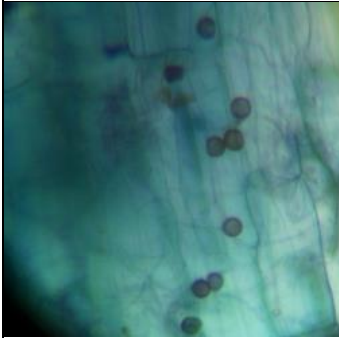
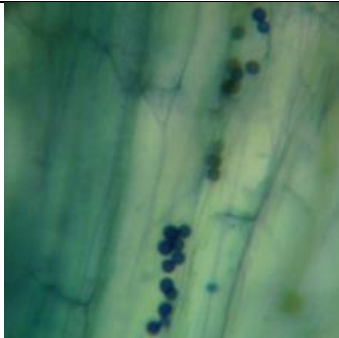
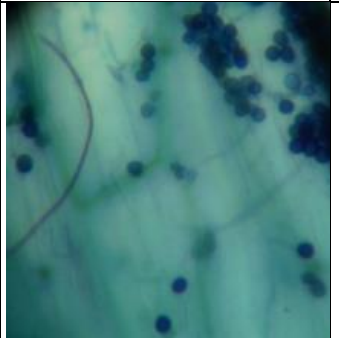
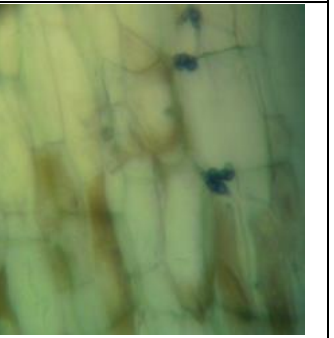
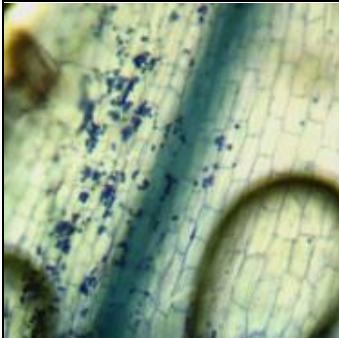
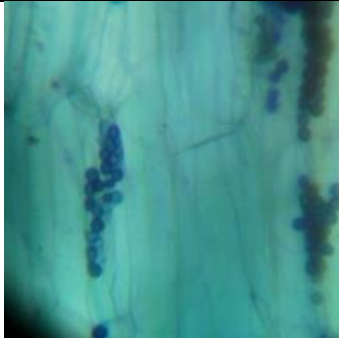
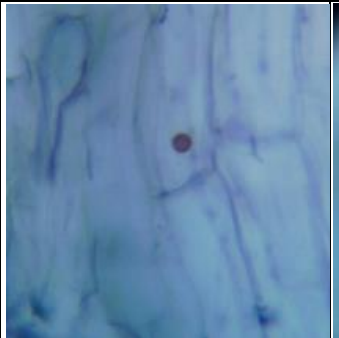
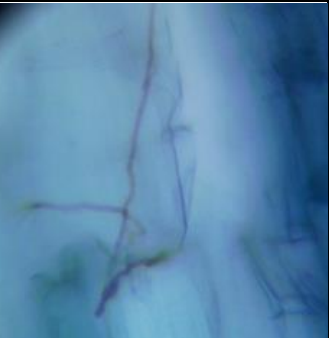
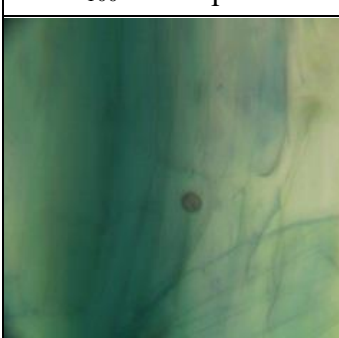

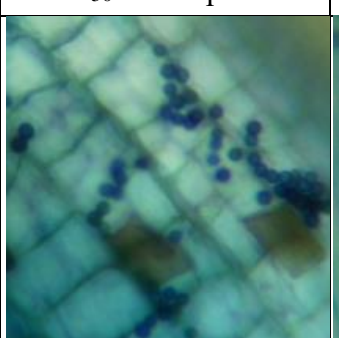
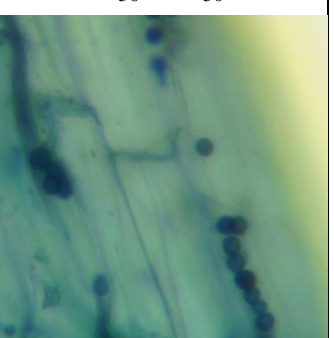


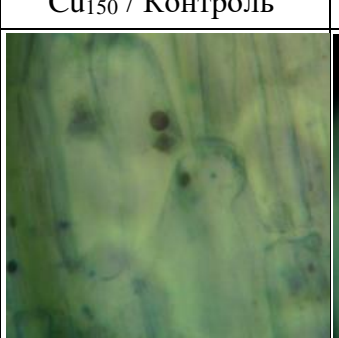

² Среднее значение показателя ± стандартное отклонение, достоверное отличие от контроля: увеличение ↑ или уменьшение ↓ показателя (p < 0,05).

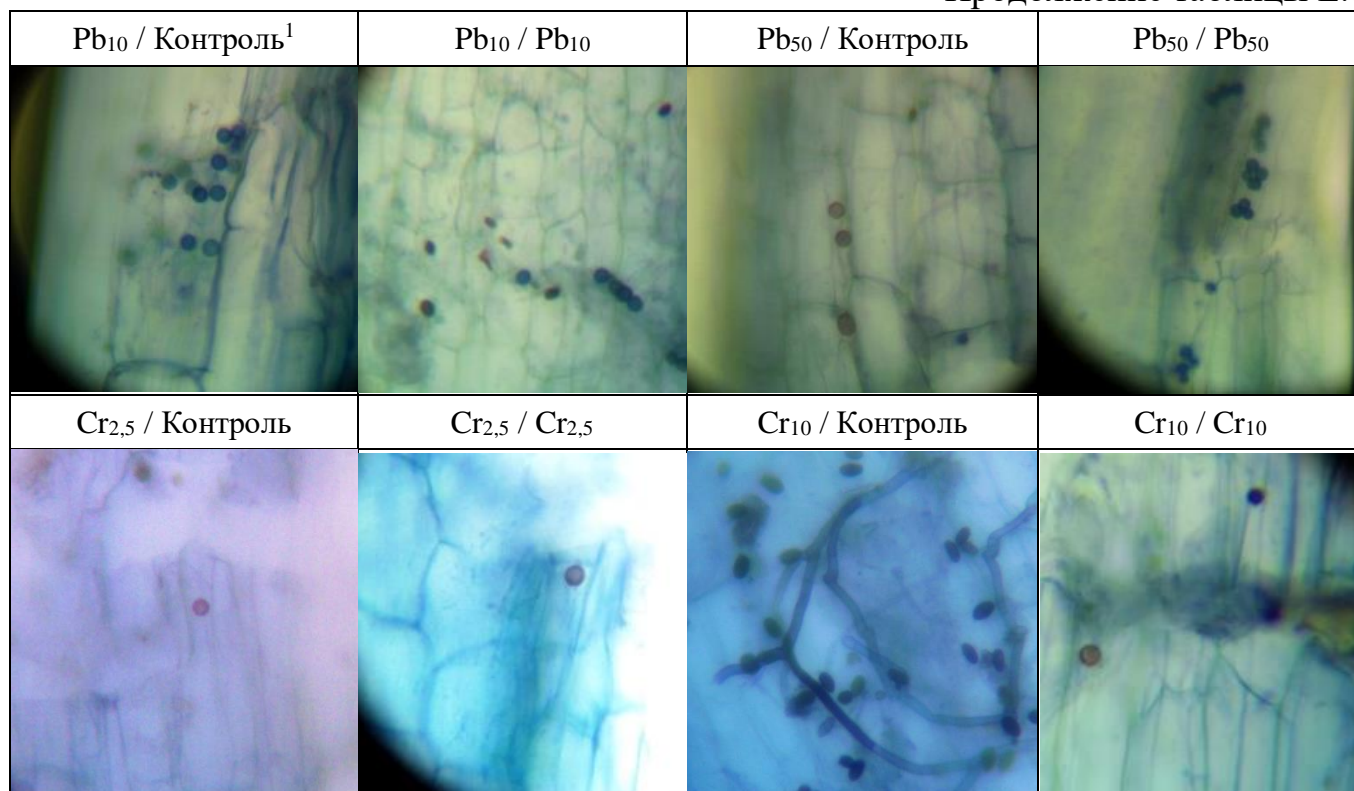
Таблица Д.6 – Содержание малонового диальдегида в листьях тест-культуры в условиях эксперимента с *Fusarium equiseti*, мкМ/г сырого веса

| Варианты опыта: культура или популяция / содержание тяжелых металлов в субстрате | Среднее значение ×10 ⁻³ | Доверительный интервал ×10 ⁻³ -95,000 % | Доверительный интервал ×10 ⁻³ +95,000 % | Стандартное отклонение ×10 ⁻³ |
|---|--|--|--|--|
| Без гриба / Контроль | 1,007 | 0,645 | 1,369 | 0,036 |
| Без гриба / Cr _{2,5} | 1,630 | 1,617 | 1,643 | 0,008 |
| Cr _{2,5} / Cr _{2,5} | 0,848 | 0,798 | 0,897 | 0,031 |
| Без гриба / Cr ₅ | 2,170 | 2,057 | 2,283 | 0,071 |
| Cr ₅ / Cr ₅ | 1,498 | 1,426 | 1,569 | 0,045 |
| Без гриба / Cr ₁₀ | 2,198 | 2,111 | 2,284 | 0,054 |
| Cr ₁₀ / Cr ₁₀ | 2,443 | 2,354 | 2,531 | 0,056 |
| Без гриба / Cu ₅₀ | 3,190 | 3,077 | 3,303 | 0,071 |
| Cu ₅₀ / Cu ₅₀ | 0,613 | 0,563 | 0,662 | 0,031 |
| Без гриба / Cu ₁₀₀ | 1,570 | 1,467 | 1,673 | 0,065 |
| Cu ₁₀₀ / Cu ₁₀₀ | 1,860 | 1,813 | 1,907 | 0,029 |
| Без гриба / Cu ₁₅₀ | 3,120 | 2,231 | 4,009 | 0,559 |
| Cu ₁₅₀ / Cu ₁₅₀ | 1,590 | 1,545 | 1,635 | 0,028 |

ПРИЛОЖЕНИЕ Е

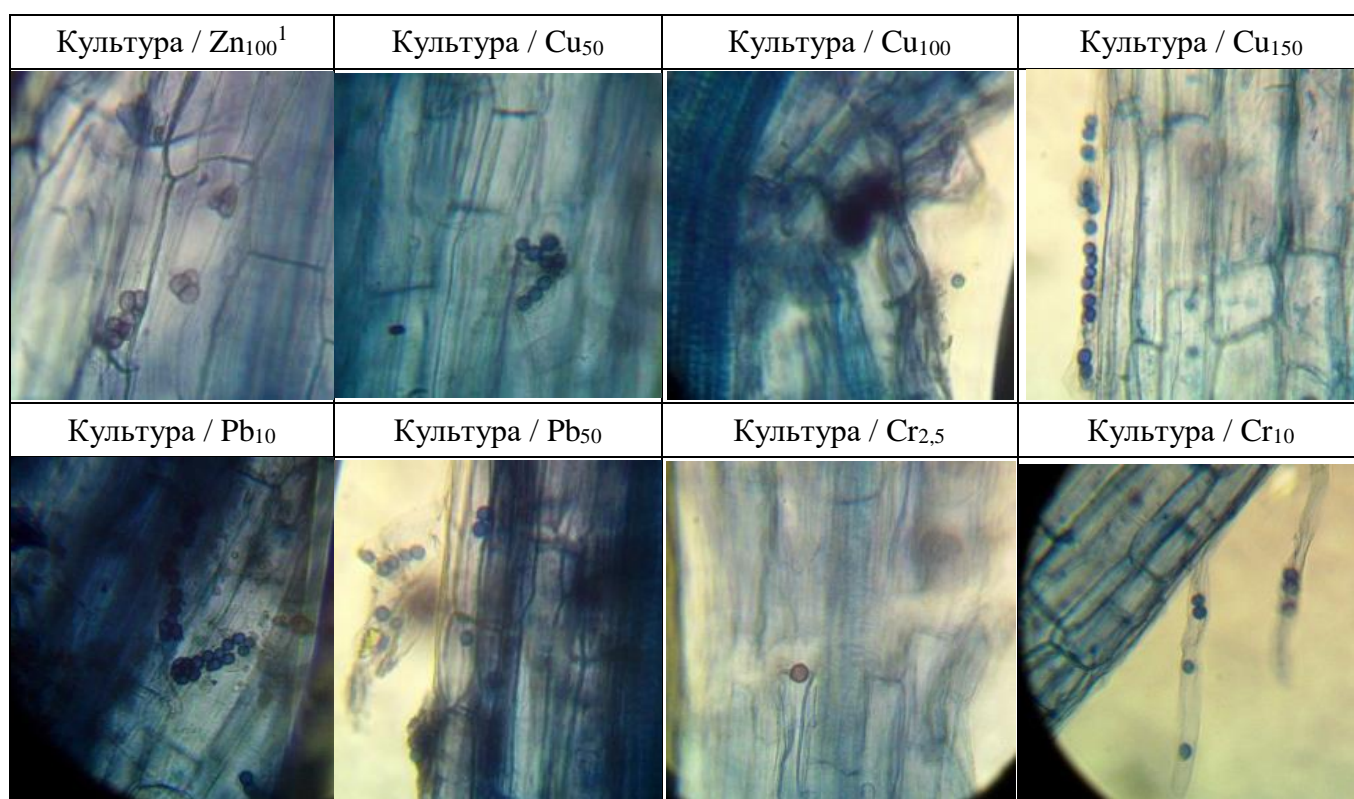
Таблица Е.1 – Фотографии грибной инфекции в корнях тест-культуры, инокулированной *Cylindrocarpon magnusianum*, в условиях эксперимента № 6 (увеличение $\times 80-100$)

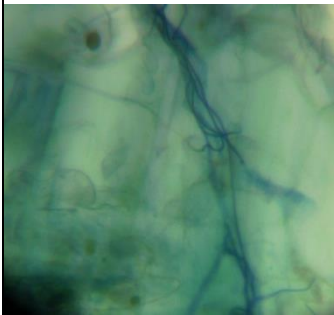
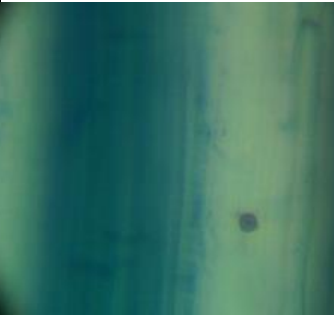
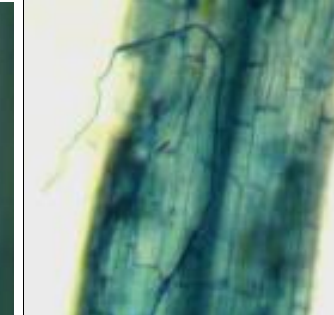
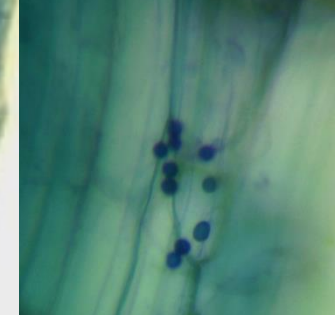

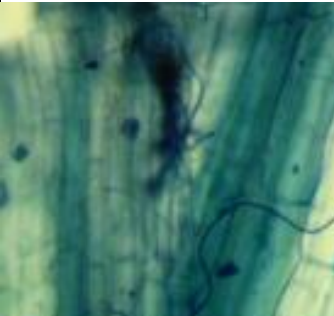
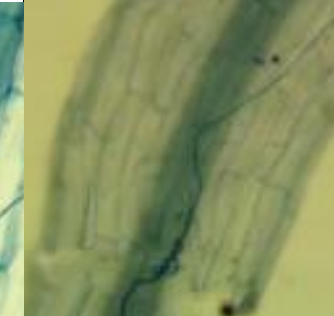
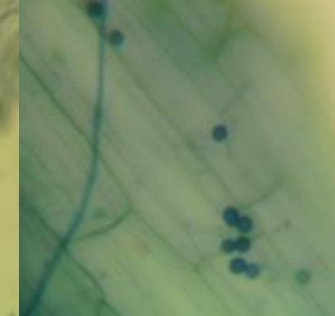
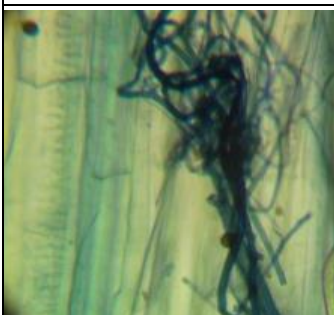

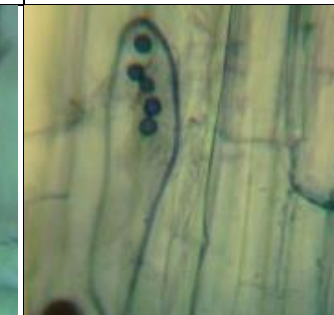
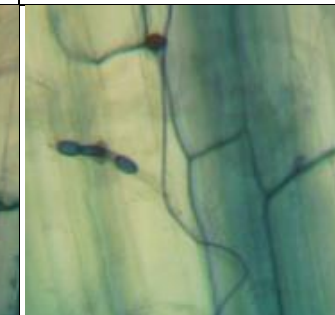
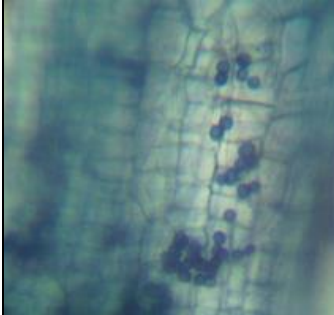

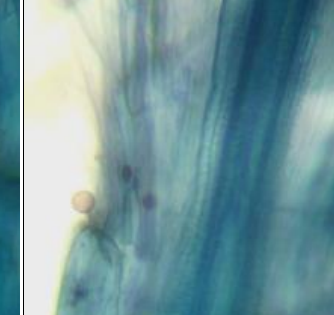
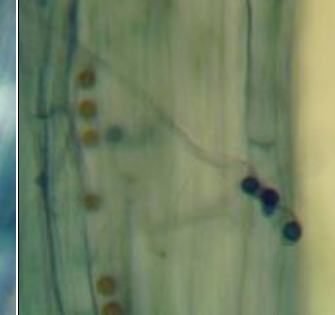
| | | | |
|---|---|--|---|
| Культура / Zn ₁₀₀ ¹ | Культура / Cu ₅₀ | Культура / Cu ₁₀₀ | Культура / Cu ₁₅₀ |
|  |  |  |  |
| Культура / Pb ₁₀ | Культура / Pb ₅₀ | Культура / Cr _{2,5} | Культура / Cr ₁₀ |
|  |  |  |  |
| Zn ₁₀₀ / Контроль | Zn ₁₀₀ / Zn ₁₀₀ | Cu ₅₀ / Контроль | Cu ₅₀ / Cu ₅₀ |
|  |  |  |  |
| Cu ₁₀₀ / Контроль | Cu ₁₀₀ / Cu ₁₀₀ | Cu ₁₅₀ / Контроль | Cu ₁₅₀ / Cu ₁₅₀ |
|  |  |  |  |



¹Варианты опыта: культура или популяция гриба / содержание тяжелых металлов в субстрате

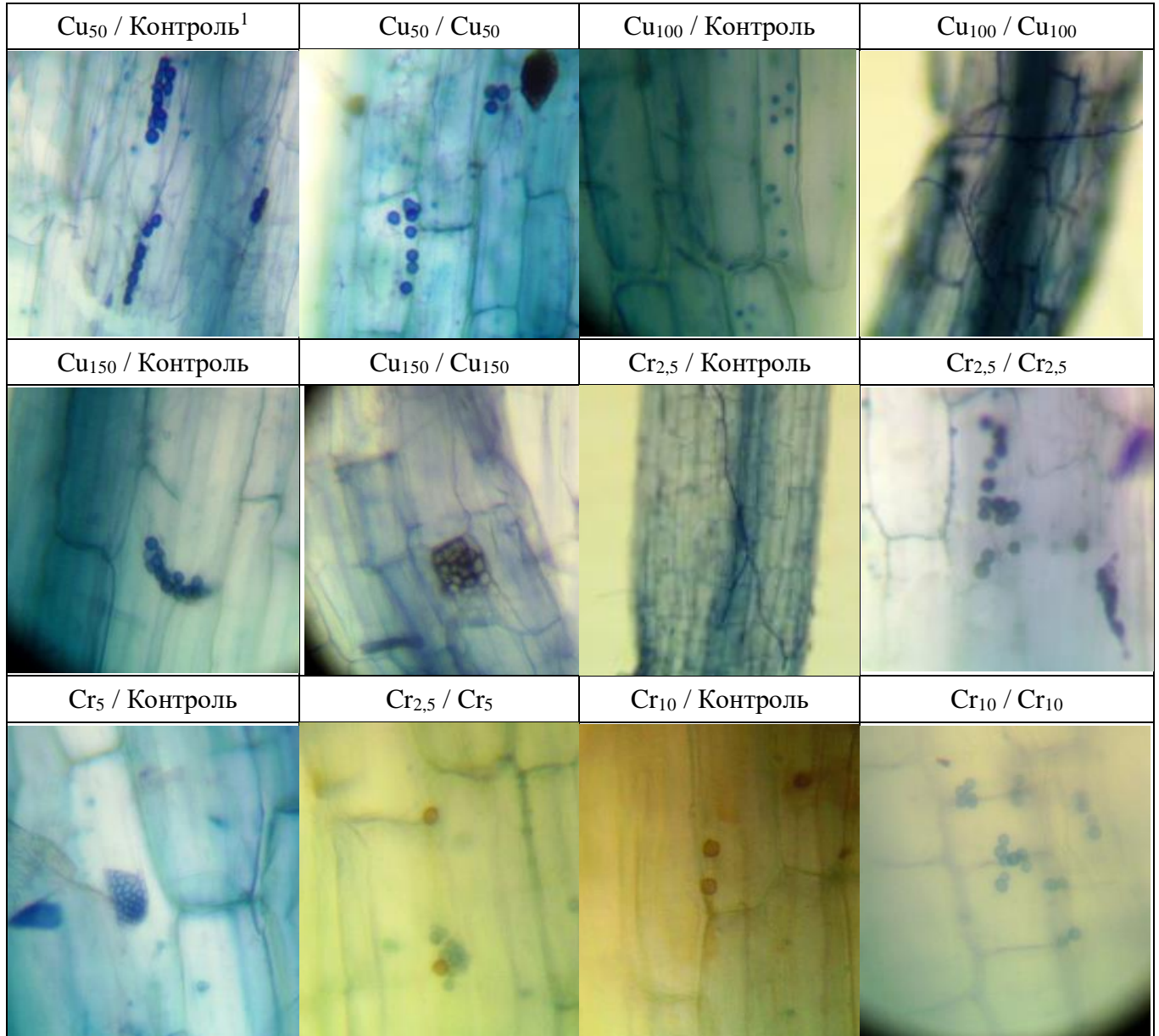
Таблица Е.2 – Фотографии грибной инфекции в корнях тест-культуры, инокулированной *Fusarium equiseti*, в условиях эксперимента № 7 (увеличение ×80-100)



| Zn ₁₀₀ / Контроль | Zn ₁₀₀ / Zn ₁₀₀ | Cu ₅₀ / Контроль | Cu ₅₀ / Cu ₅₀ |
|---|---|--|---|
|  |  |  |  |
| Cu ₁₀₀ / Контроль | Cu ₁₀₀ / Cu ₁₀₀ | Cu ₁₅₀ / Контроль | Cu ₁₅₀ / Cu ₁₅₀ |
|  |  |  |  |
| Pb ₁₀ / Контроль | Pb ₁₀ / Pb ₁₀ | Pb ₅₀ / Контроль | Pb ₅₀ / Pb ₅₀ |
|  |  |  |  |
| Cr _{2,5} / Контроль | Cr _{2,5} / Cr _{2,5} | Cr ₁₀ / Контроль | Cr ₁₀ / Cr ₁₀ |
|  |  |  |  |

¹Варианты опыта: культура или популяция гриба / содержание тяжелых металлов в субстрате









Таблица Е.3 – Фотографии грибной инфекции в корнях тест-культуры, инокулированной *Fusarium equiseti*, в условиях эксперимента № 9 (увеличение $\times 80-100$)

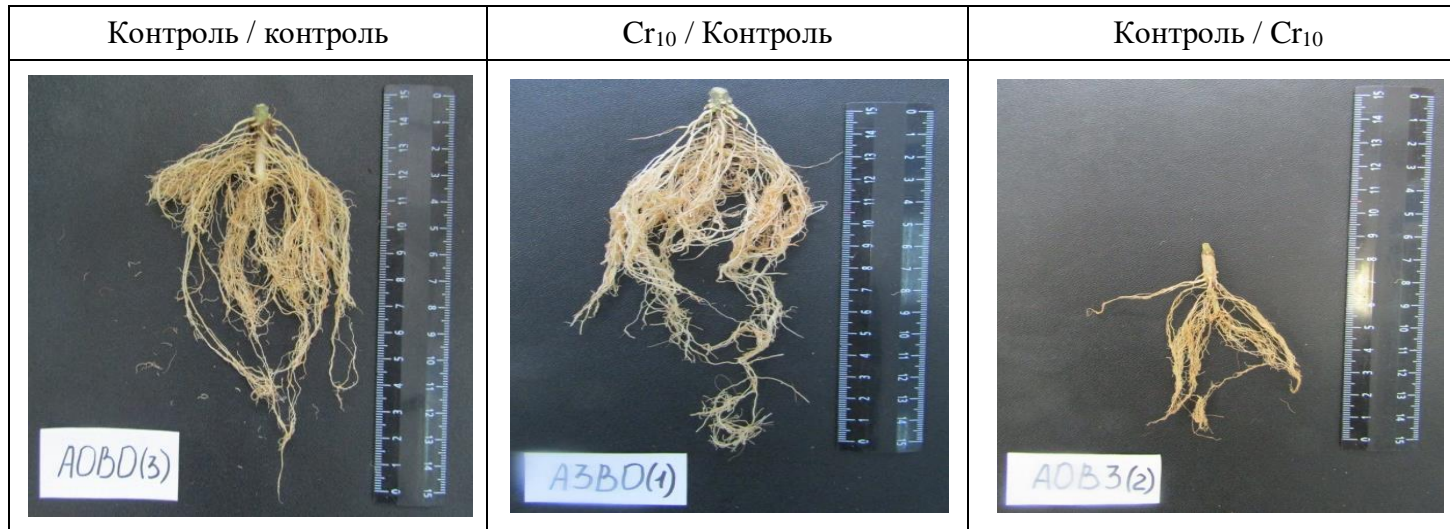


¹Варианты опыта: культура или популяция гриба / содержание тяжелых металлов в субстрате

ПРИЛОЖЕНИЕ Ж








Таблица Ж.1 – Корневая система тест-культуры в условиях эксперимента с *Fusarium equiseti* № 9 (хром)

| Контроль / контроль ¹ | Cr _{2,5} / Контроль | Контроль / Cr _{2,5} | Cr _{2,5} / Cr _{2,5} |
|---|--|---|---|
|  <p>A0B0(3)</p> |  <p>A1B0(3)</p> |  <p>A0B1(1)</p> |  <p>A1B1(3)</p> |
| Контроль / контроль | Cr ₅ / Контроль | Контроль / Cr ₅ | Cr ₅ / Cr ₅ |
|  <p>A0B0(3)</p> |  <p>A2B0(4)</p> |  <p>A0B2(3)</p> |  <p>A2B2(3)</p> |



¹Варианты опыта: культура или популяция гриба / содержание тяжелых металлов в субстрате

Таблица Ж.2 – Корневая система тест-культуры в условиях эксперимента с *Fusarium equiseti* № 9 (медь)

| Контроль / контроль ¹ | Cu ₅₀ / Контроль | Контроль / Cu ₅₀ | Cu ₅₀ / Cu ₅₀ |
|---|--|---|---|
|  <p data-bbox="159 691 309 762">AOBD(3)</p> |  <p data-bbox="640 722 790 778">A4BD(3)</p> |  <p data-bbox="1133 722 1283 778">AOB4(1)</p> |  <p data-bbox="1603 722 1753 778">A4B4(3)</p> |
| Контроль / контроль | Cu ₁₀₀ / Контроль | Контроль / Cu ₁₀₀ | Cu ₅₀ / Cu ₁₀₀ |
|  <p data-bbox="159 1201 309 1257">AOBD(3)</p> |  <p data-bbox="640 1233 790 1289">A5BD(1)</p> |  <p data-bbox="1133 1233 1283 1289">AOB5(1)</p> |  <p data-bbox="1603 1233 1753 1289">A5B5(2)</p> |
| Контроль / контроль | Cu ₁₅₀ / Контроль | Контроль / Cu ₁₅₀ | Cu ₁₅₀ / Cu ₁₅₀ |



¹Варианты опыта: культура или популяция гриба / содержание тяжелых металлов в субстрате