

УСТОЙЧИВОСТЬ МИКРОБНЫХ КОМПЛЕКСОВ ПОЧВЫ К АНТРОПОГЕННЫМ ФАКТОРАМ СРЕДЫ

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Федеральный исследовательский центр
«Коми научный центр Уральского отделения
Российской академии наук»

Институт биологии Коми научного центра
Уральского отделения Российской академии наук

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

УСТОЙЧИВОСТЬ МИКРОБНЫХ КОМПЛЕКСОВ ПОЧВЫ К АНТРОПОГЕННЫМ ФАКТОРАМ СРЕДЫ

*Под редакцией
д.б.н. Л.И. Домрачевой, д.т.н. Т.Я. Ашихминой*

Сыктывкар
ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН
2019

УДК 504.064
ББК 20. 1 (2Р-4Ки)
У 66

Устойчивость микробных комплексов почвы к антропогенным факторам среды [Электронный ресурс] / под ред. Л. И. Домрачевой, Т. Я. Ашихминой. – Сыктывкар : ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, 2019. – 254 с. – DOI: 10.31140/book-2018-05

Монография содержит сведения о микробных комплексах почв природных и техногенных экосистем. Приводятся материалы многолетних исследований видового состава и численности фототрофных группировок, включающих водоросли и цианобактерии, а также комплексов гетеротрофных микроорганизмов – микромицетов и бактерий. Особое внимание уделяется описанию уникальных природных образований – микробных биопленок с доминированием цианобактерии *Nostoc commune*.

В работе представлены данные о влиянии поллютантов различной химической природы на структуру почвенных микробных сообществ. Анализируются особенности ответных реакций микроорганизмов на стрессовые воздействия. Выделены маркерные признаки состояния микробных сообществ при техногенном загрязнении почвы, которые можно использовать для биодиагностики ее состояния.

Книга предназначена для специалистов в области микробиологии, экологии и охраны окружающей среды, будет полезна студентам и аспирантам.

Ил. 32. Табл. 47. Библиогр. 613.

Авторы:

Л.И. Домрачева, Т.Я. Ашихмина, Л.В. Кондакова,
И.Г. Широких, А.А. Широких, А.И. Фокина, С.Г. Скугорева,
Е.В. Дабах, Г.Я. Кантор, С.Ю. Огородникова

Рецензенты:

д.б.н., профессор, заслуженный деятель науки
Российской Федерации Г.П. Дудин
д.м.н., профессор И.П. Погорельский

ISBN 978-5-6042182-1-1 (электронное издание)

ISBN 978-5-6042182-2-8 (печатное издание)

© ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, 2019

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение (Домрачева Л.И., Ашихмина Т.Я.)	4
Глава 1. Специфика микробных почвенных комплексов природных и техногенных экосистем.....	7
1.1. Фототрофные микробные комплексы (Кондакова Л.В.)	7
1.2. Комплексы почвенных микромицетов природных и техногенных экосистем (Широких И.Г., Широких А.А.)	19
1.3. Комплексы почвенных бактерий природных и техногенных экосистем (Широких И.Г.)	35
1.4. Микробные биопленки (Домрачева Л.И., Кондакова Л.В.).....	47
Глава 2. Механизмы адаптации у микроорганизмов (Домрачева Л.И., Ашихмина Т.Я., Фокина А.И.).....	75
2.1. Внеклеточные механизмы адаптации и детоксикации.....	75
2.2. Внутриклеточные механизмы адаптации и детоксикации	79
Глава 3. Влияние поллютантов различной химической природы на функционирование микробных сообществ.....	90
3.1. Характеристика поллютантов, циркулирующих в окружающей среде (Ашихмина Т.Я., Кантор Г.Я.).....	90
3.2. Влияние поллютантов на структуру микробных сообществ (Домрачева Л.И., Кондакова Л.В., Дабах Е.В., Скугорева С.Г.).....	105
3.3. Влияние поллютантов различной химической природы на почвенные актиномицеты (Широких И.Г.).....	144
Глава 4. Ответные реакции микроорганизмов на стрессовые воздействия (Домрачева Л.И., Фокина А.И., Огородникова С.Ю., Ашихмина Т.Я.)...	171
4.1. Структурные изменения микробных клеток при стрессовых воздействиях.....	171
4.2. Физиологический отклик микроорганизмов на стрессовые воздействия.....	174
4.2.1. Влияние поллютантов на ферментативную активность микроорганизмов	177
4.2.2. Изменение биохимических показателей микроорганизмов под влиянием поллютантов	183
Заключение (Ашихмина Т.Я., Домрачева Л.И.)	197
Литература	205

ВВЕДЕНИЕ

Взаимодействие между микроорганизмами и веществами, попадающими в окружающую среду, является одним из приоритетных направлений исследований отечественных и зарубежных ученых. Познание механизмов и последствий этих взаимодействий имеет как важнейшее теоретическое, так и большое прикладное значение.

С 2000 г. коллектив лаборатории биомониторинга Института биологии Коми НЦ УрО РАН и ВятГУ, продолжая славные традиции выдающихся ученых Вятской земли доктора биологических наук, профессора Э.А. Штиной, доктора сельскохозяйственных наук, профессора В.В. Тюлина, доктора биологических наук, профессора Е.М. Панкратовой, занимается изучением экологического состояния сельскохозяйственных почв, а также почв фоновых и техногенных территорий Кировской области.

В настоящей монографии проведен анализ литературных данных, обобщены результаты многолетних (2005–2017 гг.) исследований сотрудников лаборатории биомониторинга Института биологии Коми НЦ УрО РАН и ВятГУ, кафедры биологии растений, селекции и семеноводства, микробиологии Вятской ГСХА и лаборатории биотехнологии растений и микроорганизмов Федерального аграрного научного центра Северо-Востока им. Н.В. Рудницкого по изучению влияния поллютантов различной химической природы на структуру почвенных микробных комплексов и характер физиолого-биохимических процессов, происходящих в микробных клетках в стрессовых условиях.

Натурные исследования были проведены на территории Кировской области, включая зону действия объекта хранения и уничтожения химического оружия «Марадыковский», Кирово-Чепецкого химического комбината, Кильмезского полигона захоронения ядохимикатов, территорию г. Кирова, а также агроценозов вблизи областного центра. Кроме того, в сравнительном аспекте проведены исследования образцов почвы и грунтов в зоне действия горно-металлургического комбината г. Владикавказа (Республика Осетия-Алания). Часть результатов получена в лабораторных экспериментах по моделированию загрязнения почвы различными поллютантами: соеди-

нениями тяжелых металлов, мышьяка, пестицидами, метилфосфоновой кислотой, пирофосфатом натрия, нефтепродуктами и оценке экологической токсичности данных загрязняющих веществ.

При проведении исследований кроме классических микробиологических и физико-химических методов применены оригинальные методические подходы, разработанные авторами монографии, включая использование модифицированных методов по определению дегидрогеназной активности тетразольно-топографическим методом по количественному определению формазана, перекисного окисления липидов и биохемилюминесценции применительно к цианобактериям. Оптимизирован метод микологического анализа состояния почвы по соотношению в структуре популяций микромицетов с окрашенным (меланизированным) и бесцветным мицелием, который прошел государственную аттестацию для целей экологического мониторинга в районах действия предприятий по уничтожению химического оружия.

В книге рассматриваются особенности развития почвенных водорослей, цианобактерий, микромицетов и микробных комплексов, включающих эти группы организмов в природных, агрогенных и техногенных экосистемах. Приводятся данные об их численности и видовом составе. Акцентируется внимание на природных биопленках с доминированием цианобактерий как особой микробной сфере, в которой возникают определенные биотические связи между организмами разной систематической принадлежности и разного трофического уровня. Показано, что существующее в биопленках так называемое «чувство кворума» обеспечивает выживание и вегетацию биопленок в меняющихся условиях среды.

На основе анализа литературных данных обсуждаются механизмы внутри- и внеклеточной адаптации микроорганизмов к действию поллютантов различной химической природы. Дается краткая характеристика поллютантов, циркулирующих на территории Кировской области. Приводятся результаты модельных лабораторных и полевых опытов по влиянию соединений тяжелых металлов, пестицидов, метилфосфоновой кислоты и пирофосфата натрия на структуру фототрофных (альго-цианобактериальных) и актиномицетных микробных комплексов. В ходе проведенных лабораторных экспериментов выявлено изменение ферментативной активности и физиолого-биохимических процессов, происходящих в клетках цианобактерий под влиянием поллютантов.

Осуществлялся поиск индикаторных видов микроорганизмов, диагностирующих загрязнение почвы отдельными поллютантами, обрабатывались информативные экспресс-методы анализа экологи-

ческого состояния почв с различной техногенной нагрузкой, изучалась устойчивость почвенных комплексов к антропогенным факторам среды, исследовались адаптационные резервные возможности почвенных экосистем. Состояние микробных комплексов почвенных экосистем является одной из важнейших составляющих биологической диагностики почвы. Такие микроорганизмы, как водоросли, цианобактерии, актиномицеты и микромицеты сравнительно легко идентифицируются до рода и вида, что дает возможность анализа и сопоставления микрофлоры разных почв, выявления наиболее информативных биоиндикаторов как техногенного загрязнения, так и повышения плодородия почв.

Показатели метаболизма цианобактерий, чувствительные к действию поллютантов, – накопление малонового диальдегида, соотношение концентраций хлорофилла и феофитина, интенсивность биофлуоресценции – могут быть использованы как маркерные признаки степени токсичности в биомониторинге состояния окружающей среды.

Глава 1

СПЕЦИФИКА МИКРОБНЫХ ПОЧВЕННЫХ КОМПЛЕКСОВ ПРИРОДНЫХ И ТЕХНОГЕННЫХ ЭКОСИСТЕМ

1.1. Фототрофные микробные комплексы

Водоросли и цианобактерии (ЦБ) являются обязательным компонентом любой экосистемы. Эти группы фототрофных микроорганизмов прошли длительный эволюционный путь развития и адаптированы к многочисленным природным факторам среды. В течение последнего столетия антропогенное воздействие на природную среду стало глобальным фактором. Изучение почвенных водорослей антропогенно нарушенных территорий представляет интерес, с одной стороны, для выявления степени их нарушения, с другой стороны, для совершенствования методов альгоиндикации как одного из направлений экологического мониторинга.

Почвенные водоросли и ЦБ могут быть использованы в качестве биоиндикаторов по двум основным направлениям (Штина, Голлербах, 1980):

- изучение природных группировок водорослей в почвах и выявление отдельных видов или групп водорослей, характеризующих свойства почвы или происходящие в ней процессы;

- использование определенных видов водорослей в качестве лабораторных тест-объектов.

Группировки водорослей в каждой почве относительно стабильны по флористическому составу, доминирующим видам и наличию специфических видов. Водоросли и ЦБ как биоиндикаторы имеют ряд преимуществ перед другими почвенными микроорганизмами:

1. Данные фототрофы нередко образуют макроскопически заметные разрастания (иногда многолетние) или налеты, которые сами по себе указывают на определенные особенности почвы и фитоценоза.

2. Водоросли и ЦБ относительно легко идентифицируются до вида, что дает возможность анализа и сопоставления альгофлор биот разных почв.

3. Для водорослей и ЦБ характерно большое видовое разнообразие. В настоящее время выявлено более 2 тыс. видов почвенных фототрофов, среди которых наряду с преобладающими эврибионтами есть и немало стенобионтов. Наибольшее количество стенобионтов оказалось среди ЦБ. Ареалы некоторых видов определены четкими широтными границами, например, *Anabaena cylindrica f. hollerbachiana* южнее лесной зоны встречается только в поливных почвах. Явно гидрофильными являются *Gloeocapsa minuta*, все виды *Cy lindrospermum*, большинство видов *Oscillatoria*, *Phormidium inundatum*. Ксерофитами проявили себя многие виды *Phormidium*, *Schizothrix*, *Microcoleus*. Многие представители *Cyanobacteria* – стенобионты по отношению к кислотности. Несмотря на космополизм большинства видов почвенных водорослей и значительную долю убиквистов среди них, можно подобрать индикаторные виды, наличие которых в почве говорит об определенных ее свойствах (Штина, Голлербах, 1976, 1980; Гецен, 1985; Кабиров, 1991; Гецен и др., 1994; Дубовик, 1995; Шарипова, 2006; Кузяхметов, 2006; Новаковская, Патова, 2011; Кондакова, 2012).

Альгологический анализ почвы может быть использован во многих случаях. В работах Э.А. Штиной и М.М. Голлербаха (1976, 1980 и др.) очерчены направления использования водорослей для оценки экологического состояния почвенного покрова: 1) выявление особенностей группировок водорослей, свойственных тем или иным почвам; 2) выявление индикаторных видов определенных почвенных свойств; 3) использование отдельных видов водорослей в качестве тест-объектов при анализе текущего состояния почвы.

Встречающиеся в почвах водоросли и ЦБ представляют собой неслучайные скопления видов различных систематических групп. Их группировки сложились под влиянием климатических условий, генезиса почвы, растительного покрова. Альгоценозы характеризуются определенным видовым составом, численностью, биомассой, составом доминирующих видов и жизненных форм водорослей. На основе более чем полувекового личного опыта изучения альгофлоры, анализа огромного флористического материала Э.А. Штиной (1990) выделены специфические водорослевые ценозы с определенным набором видов, характерных для разных типов естественных почв. Для подзолистых почв характерна группировка с преобладанием одноклеточных зеленых и желтозеленых водорослей (виды родов *Chlamydomonas*, *Chlorococcum*, *Chlorella*, *Bracteacoccus*, *Myrmecia*, *Pseudococcomyxa*, *Eustigmatos*, *Pleurochloris*, *Characiopsis*, *Xanthonema*). Дерново-подзолистые почвы имеют богатое видовое разнообразие всех систематических групп и разных жизненных

форм. Это зеленые одноклеточные и нитчатые виды родов *Chlorococcum*, *Chlamydomonas*, *Klebsormidium*; желтозеленые: *Pleurochloris*, *Botrydiopsis*, *Bumilleriopsis*, *Xanthonema*; ЦБ: *Nostoc*, *Anabaena*, *Cylindrospermum*, *Tolypothrix*, *Phormidium*; диатомовые: *Pinnularia borealis*, *P. intermedia*, *Navicula mutica*, *Hantzchia amphioxys*.

Являясь фототрофными микроорганизмами, почвенные водоросли и ЦБ оказывают большое влияние на гетеротрофную микрофлору и служат началом трофических цепей и центрами образования микробных ассоциаций в почве (Штина, Голлербах, 1976). Органическое вещество водорослей попадает в трофические цепи. Альгофагами являются разные группы беспозвоночных животных: простейшие, нематоды, коловратки, почвенные клещи, энхитреиды, диплоподы, коллемболы, дождевые черви, личинки некоторых насекомых и др. Имеются данные (Некрасова, Домрачева, 1972; Goulder, 1972; Ghabbour et al., 1980; Grimm, 1981; Sterner, 1990; Ferriter, Rassonlzdegan, 1991; Hattori, 1992; Домрачева, 2005) об интенсивности выедания биомассы водорослей и скорости размножения животных. Амебы, клещи, энхитреиды, коллемболы обладают пищевой избирательностью, которая различна у разных видов животных. Почвенные беспозвоночные представляют собой один из важных факторов, определяющих динамику численности водорослей и ЦБ.

Различные виды антропогенного воздействия вызывают существенные изменения на всех уровнях организации почвенной альгофлоры.

При окультуривании сообщества водорослей целинных почв более или менее разрушаются или заменяются другими. Э.А. Штиной (1959) отмечены три группы видов водорослей при окультуривании: виды, встреченные только на целине, виды-убииквисты и виды пахотных почв. Согласно наблюдениям многих исследователей (Балезина, 1970; Помелова, 1971; Кондакова, 2012; Кузяхметов, 2006 и др.), состав водорослей в окультуренных почвах характеризуется более интенсивным развитием ЦБ, в том числе азотфиксаторов (виды родов *Nostoc*, *Anabaena*, *Cylindrospermum*); одноклеточных желтозеленых водорослей (виды родов *Characiopsis*, *Monodus*, *Ellipsoidion*, *Pleurochloris*, *Chloridella*); зеленых нитчатых водорослей из пор. Ulotrichales; диатомовых (*Navicula*, *Pinnularia*, *Stauroneis*). В окультуренных почвах формируются антропогенные группировки водорослей, отражающие влияние многообразных воздействий, возникающих в процессе обработки почвы, возделывания растений и защиты урожая, внесении удобрений и средств защиты растений.

В ряде работ показано положительное влияние гидромелиорации и агромелиоративных приемов на почвенную альгофлору. Мелиорация является эффективным приемом, улучшающим водно-физические свойства переувлажненных и заболоченных почв. Осушение и последующее сельскохозяйственное освоение заболоченных и переувлажненных почв вызывает коренную перестройку состава альгофлоры. Для заболоченных почв характерно преобладание зеленых водорослей, в том числе видов рода *Desmidium*, диатомовых, желтозеленых, ЦБ. Выделяется большой процент гидрофильных видов. При освоении торфяных почв происходит коренная перестройка состава альгофлоры: увеличивается видовое разнообразие, гидрофильные группировки заменяются эдафотрофными, растет численность и биомасса водорослей. Видовой состав макроскопических разрастаний водорослей на выработанных торфяниках служит индикатором их увлажнения (Куликова, 1965; Бусыгина, 1975; Дедыш, Зенова, 1992; Зенова и др., 1995).

Исследования, проведенные на стационарах в Кировской области, показали эффективность осушения тяжелых гидроморфных минеральных почв в сочетании с приемом глубокого рыхления для улучшения их водно-физических свойств. Данный прием оказывает положительное влияние на группировки почвенных водорослей: увеличивается видовое разнообразие, водоросли глубже проникают по почвенному профилю, растут их численность и биомасса. Эффективность последствий данного приема прослеживалась в течение десятилетий (Кондакова, 2012).

Реакция почвенных водорослей на внесение минеральных удобрений изучена многими исследователями (Штина, 1959; Балезина, 1967, 1970; Помелова, 1971; Некрасова, 1971; Третьякова, Балезина, 1971; Третьякова, Некрасова, 1971; Кузяхметов, 2006; Домрачева, 2005 и др.).

В большинстве случаев внесение минеральных удобрений оказывает стимулирующее действие на развитие почвенных водорослей. В опытах Э.А. Штиной (1959) показано, что удобрения влияли главным образом на количество водорослей и мало изменяли их видовой состав. Реакция водорослей и ЦБ на минеральные удобрения многообразна в зависимости от плодородия почвы, дозы и формы удобрений. Отмечено, что производственные дозы минеральных удобрений, как правило, не изменяют видовой состав водорослей (Третьякова, Некрасова, 1971). Однако под влиянием различных доз удобрений доминируют различные систематические группы водорослей. Вместе с тем, длительное применение удобрений дает загрязняющий эффект: например, подкисление почвы физиоло-

гически кислыми солями приводит к снижению численности водорослей и полному исчезновению ЦБ (Байрамова, 1965).

Под влиянием минеральных удобрений, внесенных вместе с известью, число видов водорослей увеличивается почти вдвое (Балезина, 1970; Третьякова, Балезина, 1983). Наиболее отзывчивы на удобрения зеленые водоросли (*Chlorella*, *Chlamydomonas*, *Actinochloris*). Данные количественного учета показали положительное действие на численность зеленых водорослей всех доз азотных удобрений, до 800 кг действующего вещества на гектар на фоне P_{86} , K_{220} . При длительном применении удобрений, приводящем к окультуриванию почвы, видовое разнообразие водорослей увеличивается (Балезина, 1970). Высокие дозы азотных удобрений оказали токсическое действие на ЦБ.

По результатам полевого эксперимента Л.И. Домрачевой (2005) показано, что длительное применение высоких доз минеральных удобрений вызывает разрушение группировок водорослей, вплоть до катаценоза. При длительном применении минеральных удобрений с невысокими дозами азота (60 кг/га) сохраняется групповое разнообразие фототрофов в пленках «цветения». Повышение дозы азота до 120 кг/га приводит систему к порогу кризиса, что выражается в исчезновении азотфиксирующих ЦБ и снижении видового разнообразия микрфототрофов. Высокая обеспеченность почвы фосфором приводит к массовому размножению ЦБ в пленках «цветения». Для оценки биологического благополучия почв Л.И. Домрачевой (2005) предложен групповой анализ фототрофных наземных разрастаний. Полночленность фототрофной группировки с наличием всех эколого-морфологических групп водорослей и ЦБ свидетельствует об отсутствии негативного воздействия. Доминирование какой-либо альгогруппировки в любой срок наблюдений свидетельствует о надвигающемся биологическом неблагополучии почвы. Исчезновение из состава фототрофной группировки азотфиксирующих ЦБ является признаком глубокого кризиса.

На развитие почвенной альгофлоры большое влияние оказало внедрение в практику земледелия гербицидов.

Например, действие гербицидов на водоросли, также как и на высшие растения, носит избирательный характер. В ряде работ показано, что гербициды вызывают физиологические изменения в клетках водорослей (Berard, Pelte, 1999; Гайсина и др., 2008). Есть данные, что водоросли аккумулируют гербициды и участвуют в их детоксикации (Brusa, Del Puppo, 1995; Feng et al., 1998; Tang et al., 1998). Наибольшей чувствительностью к гербицидам обладают представители родов *Nostoc*, *Chlorella*, *Nitzschia palea* (Круглов, Ми-

хайлова, 1977; Burhenn, Deml, 1996). Устойчивыми к токсическому действию гербицидов являются *Chlorococcum infusionum*, *Botrydiosis arhiza*, *Phormidium tenue*, *Luticola mutica* (Липницкая, Круглов, 1967). Отмечено, что угнетение водорослей при обработке почвы гербицидами носит временный характер. Гербициды в дозах, близких к производственным, обладают скорее альгостатическим действием, нежели альгицидным. Степень токсичности гербицидов в искусственных условиях эксперимента значительно выше, нежели в почве (Липницкая, Круглов, 1967; Платонова, 1967; Балезина, 1970; Neuhaus, Pallutt, 1998; Hammel et al., 1998). Показано, что гербициды на основе глифосата и метрибузина оказывают токсическое действие на водные культуры диатомовых и зеленых водорослей, а фосфорорганические инсектициды – на зеленые водоросли (Трухницкая и др., 2015).

При изучении действия пестицидов нового и старого поколений (инсектицидов: ДДТ, круйзер; фунгицидов: гексахлорбензол, дивидент стар; гербицидов: симазин, пивот, гербитокс) на почвенную альгофлору было показано, что внесение большинства испытуемых препаратов приводило к подавлению развития водорослей и вспышкам размножения ЦБ, что свидетельствует о высокой токсичности большинства препаратов для эукариотных водорослей (Березин, 2015; Березин и др., 2011, 2012).

Изменение флористического состава альгоценозов при нефтедобыче и загрязнении почвы продуктами ее переработки отмечено рядом авторов (Кабилов, Минибаев, 1977; Неганова, Шилова, 1977; Неганова и др., 1978; Кабилов, 1991; Зимонина, 1998; Закирова, Дубовик, 2001, 2006; Закирова, 2006; Киреева и др., 2007, 2009).

Т.А. Ельшиной (1986) изучены закономерности развития водорослей на почвах, нарушенных при нефтедобыче на территории нефтепромыслов Пермской области и Среднего Приобья. Выявлены группы и виды водорослей, характерные для нефтяного загрязнения. В загрязненной нефтью почве альгофлора не восстанавливается даже за 20 лет. Устойчивость к нефтяному загрязнению показала ЦБ *Nostoc muscorum*.

Большинство почвенных водорослей и ЦБ по отношению к нефти обладает высокой чувствительностью, но некоторые ЦБ сравнительно устойчивы. По данным Р.Р. Кабилова (1991), *Plectonema boryanum* f. *hollerbachianum* интенсивно разрасталась при дозах нефти 0.00015–0.015 см³/г почвы, только доза 0.15 см³/г и выше подавляла ее развитие. Указанные дозы нефти не оказывали ингибирующего влияния на колониальные ЦБ *Nostoc linckia* и *N. punctiforme*. Альгологический анализ почв в зоне действия предприятий нефте-

химической переработки выявил устойчивые к загрязнению виды: *Phormidium autumnale*, *Chlamydomonas gloeogama*, *Ch. atactogama*, *Bracteacoccus minor*, *Chlorosarcinopsis minor*, виды рода *Chlorella*, *Hantzschia amphioxys* (Кузяхметов и др., 2006).

Изучено воздействие на почвы и почвенную микробиоту авиационного керосина (Дорохова и др., 2015). Полевые эксперименты по выявлению критического уровня нагрузки авиационного керосина на почву и почвенный микроценоз в разных ландшафтах показали, что по совокупности показателей развития альго-цианобактериальных сообществ в интервале первичных нагрузок (1, 5, 25, 50, 500 г/кг) изученные почвы образуют следующий ряд в порядке возрастания чувствительности микрофототрофов к действию авиационного керосина: бурые лесные слабоподзолненные → лугово-болотные перегнойные низинного луга → примитивные перегнойные → лугово-болотные перегнойные болота.

Исследована реакция почвенных водорослей и ЦБ на комплекс техногенных изменений почв, связанных с подземной добычей угля (Дорохова, 1989). Выявлена специфика влияния зональных ландшафтно-геохимических условий на альгофлору. В изученных природных зонах (лесостепной, подзоне южной тайги, подзоне южных тундр) индикационное значение имели как отдельные виды микрофототрофов, так и их группировки. Установлено, что вторичное увеличение гидроморфизма почв вызывает развитие группировок почвенных водорослей и ЦБ, свойственных болотным почвам. Вторичное увеличение гидроморфизма в сочетании с загрязнением техногенными потоками вещества характеризуется подавлением развития пресноводных видов. Под влиянием минерализованных сточных вод в техногенных солончаках комплекс почвенных водорослей резко изменяется. Значительного развития достигают ЦБ из пор. *Oscillatoriales*.

Аэротехногенное загрязнение вызывает уменьшение видового разнообразия почвенных водорослей и ЦБ, изменение таксономической структуры ведущих семейств и родов. На загрязненных участках увеличивается число мало видовых семейств вследствие выпадения значительного числа видов из состава альгогруппировок и появления таксонов, не отмеченных в фоновых почвах (Новаковская, Патова, 2011). Выявлены виды-индикаторы альгофлоры для еловых лесов фоновой территории: *Chlamydomonas gelatinosa*, *Tetracystis aggregata*, *T. dissociata*, *Pseudopleurococcus botryoides*, *Myrmecia bisecta* и для ельников, расположенных в условиях аэрогенного загрязнения: *Actinochloris sphaerica*, *Characiopsis borziana*. Наибольшей устойчивостью к аэрогенному загрязнению почв еловых лесов

тяжелыми металлами (ТМ) обладают одноклеточные зеленые водоросли, особенно виды родов *Chlamydomonas*, *Chlorococcum*, *Bracteococcus*, а также нитчатые зеленые из рода *Klebsormidium* (Новиковская, Патова, 2011).

Загрязнение почвы ТМ в значительной степени влияет на состояние альгоценозов. В частности, результаты экспериментов, полученные на «модельной» почве, показали устойчивость диатомей к действию ионов цинка (*Hantzschia amphioxys* var. *constricta*, *H. amphioxys* f. *capitata*), марганца (*Hantzschia amphioxys* f. *capitata*, *Navicula pelliculosa*), никеля (*Hantzschia amphioxys* var. *constricta*), железа (*Hantzschia amphioxys* f. *capitata*, *Nitzschia palea*). Отмечена высокая токсичность ионов меди по отношению к почвенным диатомовым. По степени токсичности изученные ионы металлов располагаются в следующей последовательности: медь – цинк – никель – марганец – железо (Фазлутдинова, Кабиров, 2013).

Известно, что водоросли и ЦБ являются одними из первых гумусообразователей на выветривающихся горных породах, речных песках, вулканическом пепле и застывшей лаве, выгоревшей земле, голых участках тундры и пустыни, безжизненных субстратах антропогенного происхождения.

Процесс биологического освоения безжизненных отвалов начинается с поселения водорослей. Первыми поселенцами являются зеленые и желтозеленые водоросли (Сh-форма), затем азотфиксирующие ЦБ (С-форма) и позднее зеленые нитчатки и диатомовые (Штина и др., 1975). Участие водорослей в формировании микробных ассоциаций в почве осуществляется (Штина, Голлербах, 1976):

– путем формирования более или менее устойчивых замкнутых элементарных экосистем, где водоросли и ЦБ служат центрами развития других микроорганизмов. Слизистые чехлы и оболочки ЦБ и водорослей способны поглощать и удерживать большие количества воды, при этом многие виды при жизни выделяют в окружающую среду (ОС) разнообразные органические вещества, например, *N. commune*;

– органическое вещество водорослей и ЦБ в трофических цепях разрушения вызывает вспышки размножения гетеротрофных микроорганизмов;

– органическое вещество водорослей и ЦБ попадает в трофические цепи выедания.

На зольных отвалах тепловых электростанций водоросли обнаруживаются даже на свежей чистой золе. Начинают развиваться зеленые и желтозеленые водоросли и *Nostoc*. В воздухе постоянно присутствуют жизнеспособные клетки почвенных водорослей, под-

нимающиеся с пылью с окружающих полей – до 3 тыс. клеток/м³ воздуха (Brown et al., 1964). При последующем зарастании отвалов высшими растениями разнообразие водорослей увеличивается. Размножение водорослей на поверхности свежего шлама алюминиевых заводов также начинается с поселения зеленых и желтозеленых водорослей-убиквистов, иногда сопровождаемых мелкоклеточными видами родов ЦБ *Phormidium*, *Leptolyngbya*. На шламе с добавлением почвы интенсивно развивается *Microcoleus vaginatus*, образуя поверхностные пленки. На асбестовом отвале развиваются представители родов *Nostoc* и *Plectonema*. На никелевом отвале водорослей не обнаружено. На всех изученных субстратах наблюдалась одна и та же последовательность в развитии ценозов водорослей (Тарчевский, Штина, 1967):

- заселение субстрата группировкой, состоящей из одноклеточных зеленых (виды родов *Pleurococcus*, *Chlorella*, реже *Chlorococcum*) и желтозеленых (роды *Pleurochloris* и *Botrydiopsis*). Эта стадия соответствует аэрофитону;

- поселение азотфиксирующих ЦБ – видов *Nostoc* и одновременное включение видов *Phormidium*. Этот этап соответствует эпифитону – группировке на скальных водорослей, играющей важную роль в накоплении органики и азота на горных породах;

- пополнение ценоза зелеными нитчатками. Этот этап совпадает с поселением высших растений и может быть назван примитивным эдафоном;

- появление диатомовых водорослей, совпадающее с заселением субстрата многолетними травами. Этот период означает формирование эдафона – ценоза почвенных водорослей.

В различных урбанизированных биотопах формируются альгогруппировки, отличающиеся от зональных по видовому разнообразию, составу доминирующих видов, экобиоморф, численности и биомассы. Урбанизация обуславливает увеличение видового разнообразия альгофлоры за счет появления новых экологических ниш для их существования. При урбанизации происходит цианофитизация альгогруппировок. На территории города можно выделить две зоны цианофитизации: промышленную и транспортную. По данным Р.Р. Кабирова (1991), на примере лесостепной зоны с возрастанием антропогенной нагрузки увеличивалась доля ЦБ от видового разнообразия с 14% (зональная альгогруппировка в лиственном лесу) до 18 (лесной участок в городе), 28 (парки города) и 38% (участок леса перед кинотеатром).

Н.В. Сухановой (2016) изучен состав альгофлоры почв урбанизированных территорий Южно-Уральского региона. В почве горо-

дов, по сравнению с зональными почвами, возрастает разнообразие альгофлоры. Выявлены группы видов, устойчивых к антропогенным факторам (*Mayamaea atomus*, *Nostoc punctiforme*, *Phormidium animale*, *Phormidium breve*, *Phormidium ambigum*) и неустойчивых (*Botrydiopsis arhiza*, *Desmococcus olivaceus*, *Heterococcus viridis*, *Vischeria helvetica*).

В урбоэкосистеме г. Кирова состав почвенной альгофлоры изучался в разных функциональных зонах: промышленной, транспортной, селитебной, рекреационной. Всего выявлено 156 видов и разновидностей водорослей и ЦБ. По видовому разнообразию преобладают ЦБ (37.8%) и зеленые водоросли (35.9%) (Особенности урбоэкосистем..., 2012; Домрачева и др., 2013). Толерантность к антропогенной нагрузке проявили виды *Phormidium autumnale*, *Ph. boryanum*, *Microcoleus vaginatus*, *Nostoc punctiforme*, *Hantzschia amphioxys*, *Luticola mutica*, *Bracteacoccus minor*, *Chlamydomonas gloeogama*, *Chlorella vulgaris*, *Coccomyxa confluens*, *Stichococcus minor* (Кондакова, 2012). Особую роль в биодиагностике городских почв играет «цветение» почв (Кондакова, Домрачева, 2007; Домрачева и др., 2013; Ефремова и др., 2012). Для «цветения» городских почв характерна высокая плотность клеток – от 18 до 47 млн./см². Увеличение степени техногенной нагрузки не приводит к снижению популяционной плотности. При «цветении» почвы во всех зонах города доминируют ЦБ, составляя 87.8–98.3% численности клеток, т.е. налицо явление цианофитизации.

Индикационная оценка роли почвенных водорослей и ЦБ на уровне ландшафта дана Р.Р. Кабиловым (1991). В техногенных ландшафтах на ранних стадиях их становления, по сравнению с фоновыми территориями, увеличивается флористическое разнообразие в альгогруппировках, возрастает численность водорослей и ЦБ, их биомасса и продукция. Токсичность субстрата определяет характер колонизации водорослями и ЦБ различных элементов рельефа. На нетоксичных субстратах водоросли преимущественно развиваются на пониженных элементах, где условия увлажнения благоприятнее, на токсичных – развитие альгогруппировок начинается на возвышенных элементах рельефа, откуда токсические соединения вымываются в пониженные участки.

Изучение альгофлоры территорий, испытывающих техногенную нагрузку, проведено в Кировской области (Кондакова, 2012). К техногенно преобразованным территориям в рамках исследования отнесены зоны влияния вблизи объекта хранения и уничтожения химического оружия (ОХУХО) «Марадыковский», Кирово-Чепецкого химического комплекса (КЧХК) и Кильмезского полигона

захоронения ядохимикатов в Кировской области. В качестве урбанизированной исследовалась территория г. Кирова. Фоновые исследования альгофлоры были проведены на территории Государственного природного заповедника «Нургуш».

Комплексные многолетние исследования альгофлоры лесных и луговых фитоценозов проводились в зоне влияния ОХУХО «Марядыковский» (Кондакова, Домрачева, 2007). В почвах под лесными фитоценозами отмечено преобладание зеленых (представители родов *Chlamydomonas*, *Chlorella*, *Coccomyxa*, *Stichococcus*, *Klebsormidium*) и желтозеленых (виды родов *Botrydiopsis*, *Characiopsis*, *Eustigmatos*) водорослей. Количественный анализ альгофлоры показал, что в лесных фитоценозах независимо от типа леса численность и биомасса водорослей приурочена к типу почвы. На подзолистых песчаных и супесчаных почвах под сосновыми, еловыми и березовыми лесами максимальная численность водорослей выражается в млн. кл./г. В этих же формациях леса, сформированных на других почвах (дерново-подзолистых супесчаных, болотно-подзолистых и дерновых оглеенных), данный показатель существенно ниже. Основной вклад в формирование биомассы вносят зеленые водоросли. Исключение составляют болотно-подзолистые и дерново-оглеенные почвы, в которых численность и биомасса диатомей в два с лишним раза выше показателей, отмеченных для зеленых водорослей.

Во всех типах луговых почв данного района исследования преобладают зеленые и желтозеленые водоросли. Наибольшее видовое разнообразие ЦБ встречено в аллювиальной дерновой почве (23 вида). Повышенная влажность почвы, характерная для пойменных и низинных материковых лугов (аллювиально-дерновые и дерново-оглеенные почвы), способствует развитию амфибиальных и гидрофильных видов водорослей, таких как *Calothrix gracilis*, *Tichonema granulata*, *Oscillatoria splendida*, *Nitzschia palea*, *Pleurochloris inaequalis*, *Chlamydomonas conversa*, *Lobomonas denticulata*, *Cylindrocystis crassa*, *C. brebissonii*, *Closterium pusillum*, *Cosmarium anceps*, *C. cucurbita*, *Carteria sphagnicola*, *Penium borgeanum*, *Klebsormidium rivulare*, *Euglena mutabilis* и др. В то же время в дерново-подзолистых почвах суходольных лугов преобладают эдафотерофильные виды: *C. licheniforme*, *C. catenatum*, *Leptolyngbya foveolarum*, *N. punctiforme*, *N. muscorum*, *Hantzschia amphioxys*, *Luticola mutica*, *Pleurochloris pyrenoidosa*, *Chlorella vulgaris*, виды родов *Chlamydomonas*, *Chlorococcum*, *Klebsormidium*.

Количественные показатели альгофлоры резко различаются в зависимости от типа почвы. Минимальные показатели численности водорослей в дерново-подзолистых почвах (суходольные луга) со-

ставляют 66 тыс. кл./г, максимальные – от 500 до 800 тыс. кл./г. В аллювиальных дерновых и дерновых оглеенных почвах эти показатели существенно выше – от 400–466 до 2000–3000 тыс. кл./г (Кондакова, Домрачева, 2007).

Анализ альгофлоры пойменного луга проведен в районе предприятий КЧХК. В составе альгофлоры преобладают зеленые водоросли (до 80–83%). Обеднен видовой состав желтозеленых, эустигматофитовых водорослей и ЦБ, среди последних практически отсутствуют азотфиксирующие виды. На участках в районе КЧХК, по сравнению с аналогичным участком заповедника «Нургуш», отмечено снижение общего видового разнообразия альгофлоры на 40%, а на отдельных участках до 90%, что значительно превышает критический уровень в 50% (Кабилов, 1991). Численность фототрофных популяций высока во всех почвенных образцах (до 8.5 млн. кл./г) и создается различными группами фототрофов. Так, в заболоченной почве водоросли составляют 81.7%, в аллювиальной дерновой почве основной вклад в структуру популяций вносят безгетероцистные (БГЦ) ЦБ. Отсутствие азотфиксирующих гетероцистных (ГЦ) ЦБ обусловлено высокой обеспеченностью почв азотом. При определении биомассы изучаемых микроорганизмов установлено, что она колеблется от 200 до 850 кг/га в слое почвы 0–5 см.

В почвах в районе Кильмезского полигона захоронения ядохимикатов преобладают зеленые водоросли (58.9%), значительно снижено разнообразие ЦБ (14.3%) и диатомовых водорослей (5.4%). В то же время максимальные количественные характеристики популяций фототрофов присущи ЦБ.

Состав альгофлоры почв, испытывающих влияние ОХУХО, КЧХК, а также Кильмезского полигона захоронения ядохимикатов, показывает, что длительное воздействие поллютантов приводит к стабилизации структурно-групповых особенностей альго-цианобактериальных группировок по таксономическому составу. Это проявляется на уровне видового обилия водорослей и ЦБ, своеобразия экологической структуры, представленной жизненными формами, количественного обилия фототрофов. При техногенном загрязнении почвы поллютанты изменяют структуру фототрофных микробных сообществ (МС). Устойчивыми к различным формам техногенного загрязнения являются виды *Phormidium autumnale*, *Lepolyngbia boryana*, *Calothrix elenkini*, *Trichromus variabilis*, *Cylindrospermum muscicola*, виды рода *Nostoc*. Широкое распространение в почвах ЦБ и их выживание в загрязненных средах делает эти организмы перспективными объектами в разработке методов биотестирования. При интенсивном загрязнении почвы такими поллютанта-

ми, как свинец, медь, никель, мышьяк, метилфосфоновая кислота, пирофосфат натрия, азид натрия в альго-цианобактериальном комплексе происходит перераспределение таксонов в пользу *Cyanobacteria*.

Таким образом, почвенные водоросли и ЦБ обладают высоким биоиндикационным потенциалом. Цианобактериальные сообщества проявляют устойчивость к техногенному загрязнению почв. «Цветение» почв или субстратов на техногенных и урбанизированных территориях способствует обогащению их органическим веществом, доступным для почвенных гетеротрофных микроорганизмов, что активизирует процессы самоочищения почв.

1.2. Комплексы почвенных микромицетов природных и техногенных экосистем

Почвенные грибы являются важнейшим структурным и функциональным компонентом природных и техногенных экосистем. Они обеспечивают широкий спектр экосистемных функций, включая первичную и вторичную продуктивность, разложение органических остатков, регенерацию биофильных элементов и перевод элементов из геологического круговорота в биологический (Функционирование почв..., 2015). Образую в почве особый экогоризонт, грибы в качестве редуцентов выполняют роль посредников между живым и косным веществом биосферы (Дьяков, 1997). Способность разлагать лигноцеллюлозный комплекс, из которого состоит мертвая древесина, определяет их глобальную экологическую роль – участие в освобождении и круговороте углерода, связанного растениями в результате фотосинтеза. В круговороте углерода грибы составляют важнейшее звено гетеротрофного блока: через их тело проходит 2/3 связанного углерода на Земле (Дьяков и др., 2005). Именно грибы, по данным прямого микрокопирования, составляют от 88 до 99% от общих запасов микробной биомассы в большинстве типов почв (Мирчинк, 1988; Полянская и др., 1995; Широких и др., 2001; Ананьева, 2003; Широких, Широких, 2004). Микроскопические грибы присутствуют в почвах преимущественно в виде спор и мицелия, а также в виде таких структур, как склероции и хламидоспоры. Соотношение спор и мицелия в биоморфологической структуре грибов зависит от типа почвы и конкретных экологических условий (Марфенина, 2005).

Роли грибов, как микромицетов, так и высших базидиомицетов, придается все большее значение в качестве эдификаторов и регуляторов всех типов биотических связей в биоценозах (Великанов,

Сидорова, 2001). В соответствии с теорией коэволюционного освоения суши (Каратыгин, 1993), симбиотические ассоциации грибов с низшими (лишайники) и высшими (микоризы) растениями сыграли существенную роль в становлении наземной флоры. Древние симбиозы растений с грибами и другими микроорганизмами не только способствовали выходу растений на сушу, но и определили направление почвообразовательного процесса. Считается, что эволюция мицелиальной организации у грибов теснейшим образом связана с адаптацией к условиям существования в почве, где они успешно реализуют свои морфологические и функциональные преимущества перед клеточными бактериями (Звягинцев и др., 1996).

В последние годы, опираясь на факты, полученные в многочисленных исследованиях роли грибов в биогеоценозах, А.И. Морозов предложил оригинальную концепцию «управляемой грибами почвенной биоты» (Морозов, 2007). Ее суть сводится к тому, что корни различных растений в фитоценозе могут быть связаны друг с другом гифами грибов, благодаря чему грибы оказываются в роли перераспределителей биогенных веществ для растений всего фитоценоза как единого функционального целого. На этом основании автор рассматривает почву как некий «полис грибов», где грибам отводит роль «управленцев», активно участвующих в информационных и транспортных потоках экосистемы.

Распределение грибов в почве тесно связано с характером процессов минерализации органического вещества и дифференциацией почвенного профиля, формирующегося в конкретных природно-климатических условиях (Полянская и др., 1995; Головченко, Полянская, 2000; Свешникова и др., 2001а; Ананьева, 2003). В дерново-подзолистых почвах подзоны южной тайги европейского Северо-Востока биомасса мицелия грибов варьировала в зависимости от сезона и способа хозяйственного использования – залежь или пашня (табл. 1).

Численность грибных спор по профилю дерново-подзолистых почв варьировала в различные сезоны от 0.5 до $4.0 \cdot 10^7$ кл./г. Основная масса микромицетного мицелия была сосредоточена в горизонтах до глубины 50 см, поскольку в большинстве своем грибы – строго аэробные организмы. Наиболее значительные изменения в содержании биомассы грибного мицелия происходили при переходе от гумусового горизонта к подзолистому, а затем к иллювиальному горизонту. В верхних горизонтах длина грибного мицелия составляла сотни и даже тысячи метров, в нижних – десятки метров, а в отдельные периоды грибной мицелий отсутствовал полностью. Сезонная динамика количества микроскопических грибов была выраже-

Таблица 1

**Динамика запасов грибной биомассы
и процентного соотношения ее компонентов в почвах подзоны южной тайги**

Почва, угодье	Мощность почвенного профиля, см	Время отбора образцов	Запас сухой биомассы грибов, т/га	Грибной мицелий, %	Споры грибов, %
Дерново-подзолистая среднесуглинистая, залежь	136	4 июня	18.2	77.1	21.8
		19 июля	15.5	80.0	18.1
		10 октября	6.94	75.9	21.7
Агродерново-подзолистая легко-суглинистая, пашня	133	23 июня	5.78	58.6	38.6
		17 октября	8.02	62.7	35.4

на в верхних горизонтах почвенного профиля в большей степени, чем в нижних. Так, в гумусовом горизонте АУ дерново-подзолистой почвы длина мицелия изменялась от 1.59 км/г в июне до 0.93 км/г в октябре, а в переходном горизонте ELBT во все сроки определения составляла лишь 250–290 м/г. В биоморфологической структуре микромицетов мицелий в основном доминировал над спорами. Доля спор грибов увеличивалась вниз по профилю, особенно в осенний период. В некоторых горизонтах в отдельные сроки относительное содержание спор повышалось до 46.7–50.0 и даже 100% (Широких и др., 2001).

Анализ данных литературы о распространении почвенных микроскопических грибов в различных природных зонах показывает, что оно подчиняется вполне определенной закономерности в пределах почвенно-географических зон, типов почв, климата, растительного покрова и других факторов, определяющих почвенный фон. При рассмотрении запасов грибной биомассы в зональном аспекте установлено, что наибольшее количество мицелиальной биомассы сосредоточено в почвах северных и умеренных широт (Демкина, Мирчинк, 1984). Биомасса грибов растет в направлении тундра → северная тайга → средняя тайга, где достигает своего максимума, а затем в южной тайге несколько снижается (Хабибуллина, 2001). Каждая природная зона, в которой формируется конкретный тип почвы, характеризуется определенным типом растительности и специфическими, присущими ей климатическими условиями, которые включают режим влажности, температуры, интенсивности солнечной радиации, диапазон значений pH почвенного раствора. Эти факторы определяют своеобразие состава почвенных микроорганизмов, в том числе специфику почвенных грибов каждой зоны (Берсенева и др., 2008). Для характеристики состава видов грибов в разных типах почв в настоящее время используется понятие комплек-

са типичных видов. Комплекс типичных видов выделяют на основе пространственной и временной частоты встречаемости вида (Мирчинк и др., 1982).

В почвах северной зоны преобладают преимущественно грибы рода *Penicillium*, среди которых наиболее часто встречаются представители секции *Asymmetrica* (Мирчинк, 1988). В тундровых почвах практически отсутствуют грибы рода *Aspergillus*, но часто встречаются мукоровые грибы и темноокрашенные виды почвенных микромицетов (Полянская и др., 1998). К почвам северной зоны тяготеют также виды родов *Stachybotris*, *Sterohilium*, *Dicoccum* (Buckley, Schmidt, 2001), *Dematium*, распространенные в почвах с малоактивными минерализационными процессами (Гарибова, Лекомцева, 2005). Особенностью микобиоты тундровых почв является большой процент стерильных форм, обусловленный, по-видимому, неподходящими условиями для споруляции, вследствие чего различные виды микромицетов могут попадать в группу *Mycelia sterilia* (Звягинцев и др., 1996).

Родовой состав грибов в почвах таежной зоны сходен в основном с составом грибов зоны тундры, однако здесь имеются и некоторые отличия. Для подзолистых почв таежных лесов характерно наличие *Mucor samanianus*. Спорадически встречаются грибы с темноокрашенным мицелием *Alternaria*, *Cladosporium*, *Stemphilium*. Вид *Mucor ramanianus* в лесных почвах представлен менее обильно, чем в более северной зоне. Видное место в почвах, занятых травянистой растительностью, занимает род *Fusarium* (Беломесяцева, Шабашева, 2004).

Изучение комплекса микромицетов в ризосфере озимой ржи на дерново-подзолистой почве в подзоне южной тайги показало, что основу грибных группировок составляют представители различных родов дейтеромицетов и быстрорастущие виды порядка Mucorales. По частоте встречаемости и относительному обилию в комплексе доминировали микромицеты рода *Penicillium*. Высоким (30–70%) был процент обнаружения в ризосферной почве представителей родов *Acremonium*, *Trichoderma*, *Mucor*, *Rhizopus*. В числе часто встречающихся микромицетов отмечены также представители родов *Cladosporium*, *Mortierella*, *Aspergillus* и *Fusarium* (Широких, Шешегова, 2005).

Грибы интразональных торфяно-болотных почв имеют большое сходство с микобиотой северных почв. При изучении грибов в верховых торфяных болотах отмечено доминирование родов *Penicillium* и *Mucor* (Мирчинк, 1988). Наиболее богат грибами верхний слой торфяной залежи, типичными здесь являются виды родов *Demati-*

um, *Cladosporium* и *Macrosporium*. Встречается также много пропагул темноокрашенных грибов из рода *Stemphylium*.

В серых лесных почвах типичными становятся грибы рода *Aspergillus* (Берсенева и др., 2008), среди представителей рода *Penicillium* преобладают виды секции *Viveriticillata* (Гришкан, 1995). Для лесных почв лесостепной зоны характерны пикнидийные грибы рода *Phoma*, которые отмечаются также в черноземах. В черноземах степной зоны много грибов рода *Penicillium* с преобладанием секции *Asymmetrica*. Регулярно встречаются микромицеты рода *Aspergillus*, приуроченные преимущественно к почвам южной зоны (Звягинцев, 1987). При продвижении с севера на юг почвы обедняются мукоровыми грибами (Derry et al., 2004). Подобно грибам рода *Mucor* ведут себя и грибы рода *Absidia* (Мирчинк, 1988).

В каштановых почвах и сероземах большим количеством видов представлен род *Aspergillus*, менее обильны грибы рода *Penicillium*. Существенным компонентом сообщества почвенных микромицетов в черноземах, каштановых и сероземных почвах, покрытых травянистой растительностью, становится род *Fusarium*, редко представленный в почвах лесов. Установлена тесная связь фузариумов с травянистой растительностью в холодной и умеренной климатических зонах (Шералиев и др., 2002). В составе представителей семейства *Mucoraceae* часто встречаются виды из родов *Rhizopus*, *Cunninghamella* и *Choanephora*, не свойственные почвам северной зоны. Микобиота солонцов и солончаков имеет много признаков, характерных для почв юга. Здесь резко возрастает численность видов секции *Monovercillata* из рода *Penicillium* (Мирчинк, 1988; Полянская и др., 1998). Виды этой секции являются наиболее теплолюбивыми и в систематическом отношении близки к представителям рода *Aspergillus*. В почвах субтропической и тропической зон широко распространены грибы рода *Cunninghamella*, совсем не встречающиеся или бедно представленные в почвах северной зоны. В почвах южной зоны чаще встречаются представители теплолюбивого рода *Rhizopus* (Дьяков и др., 2005).

Для зоны сухих субтропиков характерно разнообразие темноокрашенных грибов семейства *Dematiaceae*. Мукоровые грибы малочисленны, род *Trichoderma* представлен единичными видами, что характерно для засушливых почв (Звягинцев и др., 1996).

В высокогорных и пустынных почвах широко распространены темноокрашенные виды меланинсодержащих грибов *Cladosporium*, *Alternaria*, *Stemphylium*, *Ulocladium*, что связано с их высокой устойчивостью к солнечной радиации. Редко встречающиеся в почвах умеренных широт виды *Alternaria alternate*, *Cladosporium her-*

barum, *Stachybotrys atra*, *Stemphylium illicis*, *Doratomyces medius*, виды рода *Phoma* отнесены к доминантам в комплексе микромицетов пустынных почв Невады (Мирчинк, 1988).

Тип почвы оказывает существенное влияние также на видовой состав микромицетов. В составе микромицетного комплекса коричневой карбонатной почвы на юге Таджикистана в качестве типичных редких обнаружены виды *Trichoderma koningii* и *T. harzianum* (Кураков и др., 1994), тогда как в светло-каштановых почвах, сероземах и солончах доминировали виды *T. album* и *T. glaucum* (Поланская и др., 1998).

Существует закономерность в распространении видов в зависимости от климатических условий. Так, в условиях умеренно теплого и влажного климата Приморья и Амурской области доминируют *F. graminearum* и *F. poae*, в континентальных условиях Омской области и Алтайского края – *F. acuminatum*, *F. equiseti*, *F. moniliiforme*, а в почвах холодных зон (Якутия и Иркутская область) наиболее часто встречаются *F. sambucinum* и *F. acuminatum* (Иващенко и др., 2000). Виды *F. avenacium*, *F. sporotrichioides* авторы относят к грибам-космополитам, которые распространены на всей территории азиатской части России.

В современной биосфере формирование грибных комплексов происходит под влиянием как естественных, так и антропогенных факторов. Вначале полагали, что микроскопические грибы, как и другие почвенные микроорганизмы, испытывают на себе небольшое воздействие человека. Однако впоследствии было установлено, что многие антропогенные воздействия, особенно загрязнения, могут изменять структуру комплексов почвенных грибов (Мирчинк, 1988; Евдокимова, 1995; Жданова и др., 1999; Марфенина, 2005; Терехова, 2007; Евдокимова и др., 2009).

Процессы, сопровождающие антропогенную трансформацию грибной биоты, могут привести к разрушению регуляторных механизмов и сбалансированности биосинтеза и биодеструкции органического вещества в техногенных экосистемах. В связи с этим особую актуальность приобрело выявление экологических особенностей комплексов микромицетов в почвах, испытывающих те или иные влияния нарушающих факторов. При оценке воздействия техногенных факторов используются те же количественные и качественные показатели, что и при анализе природной изменчивости сообществ микроскопических грибов. К ним относятся общая численность грибных propagул, содержание отдельных группировок грибов, включая патогенные и оппортунистические виды, биомасса и ее морфобиологическая структура (соотношение спор и мицелия),

кинетическая структура, видовое и функциональное разнообразие, пространственная и временная динамика видовых сообществ микромицетов (Терехова, 2007).

К настоящему времени накоплен богатый фактический материал, который дает представление о характере изменений в сообществах почвенных грибов, обусловленных различными по виду и интенсивности антропогенными воздействиями. Изучены реакции почвенных микроскопических грибов на такие виды техногенных воздействий, как загрязнение ТМ (Евдокимова, Мозгова, 1984; Жданова, Василевская, 1988; Лебедева, Канивец, 1991; Горбунова, Терехова, 1995; Полянская и др., 2001; Широких и др., 2009); бытовыми отходами (Григорьева и др., 2015), нефтью и нефтепродуктами (Билай, Коваль, 1980; Киреева, Галимзянова, 1995; Киреева и др., 2000; Головченко, Полянская, 2001; Лиханова и др., 2008), радионуклидами (Дементьев, Болсуновский, 2004); пестицидами (Щербаков и др., 2001; Широких и др., 2005; Колупаев и др., 2009, 2010; Воронин, Колесникова, 2013), продуктами деструкции химического оружия (Домрачева и др., 2006). Описаны изменения почвенной микобиоты под влиянием транспортной (Кулько, Марфенина, 2001; Артамонова и др., 2007; Терехова, 2007; Корецкая, Свистова, 2015) и агрогенной (Свешникова и др., 20016; Боровой и др., 2011; Колесникова, Воронин, 2011; Марьяна-Чермных и др., 2012) нагрузки.

Как следует из результатов множества проведенных исследований, реакция микобиоты на антропогенное воздействие определяется не только видом и уровнем этого воздействия. В значительной степени она зависит от пространственной и временной вариативности различных микобиотических показателей, обусловленной высокой гетерогенностью почвенного покрова (Функционирование почв..., 2015). Тем не менее, можно выделить ряд закономерностей, характеризующих основные тенденции в трансформации почвенных грибных сообществ под воздействием техногенных факторов. Так, снижение общих запасов биомассы грибов наблюдается в результате распахивания лесных угодий и выращивания сельскохозяйственных культур, а также вследствие пирогенного воздействия на почву (Марфенина, 2005). При воздушном промышленном загрязнении в микробных комплексах **Al-Fe-гумусовых подзолов** микромицеты оказались группой почвенных микроорганизмов, наиболее чувствительной к загрязнению соединениями ТМ. На неблагоприятные условия для функционирования грибов указывало увеличение доли спор в биомассе грибов (Полянская и др., 2001). Отмечен факт достоверного снижения численности и биомассы микроскопических грибов по мере возрастания степени загрязнения почвы вы-

бросами Кандалакшского алюминиевого завода (Евдокимова и др., 2013). Снижение общей длины мицелия до десятков и единиц метров на 1 г почвы отмечено в результате загрязнения почвы вблизи химических предприятий Урала, токсичность промышленных выбросов которых связана с фтористыми соединениями, ТМ и сернистым ангидридом. Значительная часть популяции находится в загрязненных почвах в виде спор, поскольку загрязнители ухудшают условия для роста вегетативного мицелия, несмотря на избыток субстрата в виде мощной подстилки и неразложившегося органического вещества (Шебалова, Залесов, 2006). Для городских урбаноземов установлено меньшее по сравнению с зональными почвами содержание грибного мицелия, а также изменение структуры грибной биомассы в сторону повышения доли спор (Кулько, Марфенина, 2001). Таким образом, техногенно обусловленные нарушения грибных сообществ в почвах выражаются в уменьшении запасов грибной биомассы, изменении распределения общей биомассы и массы отдельных компонентов (спор и мицелия) по почвенным слоям, повышении вклада спор в суммарную биомассу.

Негативным последствием хозяйственной деятельности человека для природной среды является сокращение биоразнообразия, что проявляется в отношении самых разнообразных групп организмов. Снижение в результате процессов деградации и загрязнения почвы разнообразия и видовой структуры сообществ микромицетов отмечали ряд авторов (Марфенина и др., 1996, 2002; Марфенина, 2005; Хабибуллина и др., 2002). В наибольшей степени эта тенденция выражена в бедных почвах и при высоких уровнях воздействия. Однако многие загрязняющие вещества (ЗВ) органической природы, наоборот, вызывают увеличение обилия отдельных видов и рост видового разнообразия. В норме комплексы почвенных грибов включают виды-доминанты, типичные виды с высокой встречаемостью, типичные редкие виды с меньшей частотой встречаемости и виды случайные. При низких уровнях воздействия и сочетании действия нескольких факторов одновременно грибное разнообразие в почвах может, напротив, заметно увеличиваться. Так, в городской среде, где техногенные воздействия прослеживаются в различных сочетаниях, отмечено более высокое разнообразие грибной биоты по сравнению с природными почвами данной зоны (Марфенина, 2005). Это связано с частичным сохранением видов из зональных комплексов, развитием минорных видов в новых условиях среды, а также внедрением видов, не типичных для данной зоны. В результате значительных по силе антропогенных воздействий может происходить упрощение видовой структуры комплексов за счет элиминации ред-

ких видов. В структуре нарушенных комплексов может наблюдаться «концентрация доминирования», когда практически все выделяемые представители характеризуются высокой частотой встречаемости (Терехова, 2007). Обычно резистентными к воздействиям оказываются эвритопные виды грибов с широким ареалом распространения и высоким уровнем спорообразования. За счет развития ряда эвритопных видов довольно часто наблюдается некоторое увеличение разнообразия даже на сильно нарушенных территориях. Однако по сути это явление можно расценивать как утрату естественного природного разнообразия и как одну из форм биологического загрязнения среды в результате техногенно обусловленных нарушений. Упрощение пространственной структуры комплексов почвенных грибов может проявляться на локальном, региональном и зональном уровнях (Марфенина и др., 1996).

Оценку разнообразия дополняют данные об индикаторных видах и целых группах видов, накопление которых в почвах может свидетельствовать об антропогенных изменениях в экосистеме. Информативным показателем техногенного воздействия на почву является наличие темноокрашенных гифомицетов, чья устойчивость к ряду экстремальных воздействий обусловлена наличием в их клеточной стенке меланиновых пигментов (Жданова, Василевская, 1988). Преобладание меланиносодержащих видов микромицетов отмечали в загрязненных радионуклидами почвах зоны отчуждения Чернобыльской атомной электростанции через 14 лет после аварии (Жданова и др., 2001). Позднее была установлена тенденция к накоплению меланиносодержащих грибов в различных компонентах городской среды, включая почвы (Марфенина и др., 1996; Терехова, 2007). Увеличение доли темноокрашенного мицелия микроскопических грибов в почвах загрязненных территорий вблизи ОХУХО «Марадыковский» отмечено при прямом микроскопическом исследовании образцов дерново-подзолистой супесчаной, среднеподзолистой песчаной, аллювиальной дерновой глеевой и аллювиальной дерновой оподзоленной почв в подзоне южной тайги (Домрачева, 2011). При исследовании микобиоты в придорожных экотопах г. Кирова было показано, что по сравнению с фоновыми территориями в урбаноземах, загрязненных ТМ, возросла в комплексе доля видов, синтезирующих меланиновые пигменты. Если в фоновых почвах доля образующих меланины грибов не превышала 5.5% от всех выделенных видов, то в загрязненных городских почвах содержание меланинообразующих грибов возросло в зависимости от принадлежности экотопа к определенной функциональной зоне в 4–5 раз (Широких и др., 2009). Явление индустриального меланизма, описанное ранее для популя-

ций животных (Яблоков, Юсуфов, 1989), оказалось, таким образом, также характерным и для микромицетов (Терехова, 2007).

Антропогенное воздействие на почвенную микобиоту часто имеет своим следствием «плесневое загрязнение», заключающееся в более широком распространении в почвах потенциально патогенных для человека, животных и растений микроскопических грибов-плесеней. Сравнение в одних и тех же природных зонах разнообразия и обилия вредных плесеней в естественных и антропогенно нарушенных условиях показало, что при загрязнении почвы ТМ, выхлопами автотранспорта, при перевыпасе скота увеличивается количество устойчивых к этим воздействиям видов грибов, многие из которых вызывают аллергии, митоксикозы и микозы (Марфенина, 2005; Иванова, Кирцидели, 2007). Проблема распространения почвообитающих микроскопических грибов с потенциально патогенными свойствами в связи с изменяющимися под влиянием антропогенных факторов экологическими условиями в последние десятилетия привлекает все возрастающее внимание исследователей. Как в медицинской, так и в ветеринарной микологической практике увеличилась частота встречаемости микозов, вызываемых «нетипичными» представителями грибов, чьи патогенные свойства были ранее неизвестны. Как правило, грибы этой группы способны вызывать инфекционный процесс только в условиях ослабленной резистентности организма, в силу чего обусловленные ими заболевания получили общее название «оппортунистические микозы», а их возбудители – оппортунистических грибов. В наибольшей степени увеличение присутствия потенциально патогенных и оппортунистических грибов наблюдается на урбанизированных территориях. По сравнению с зональными условиями во всех исследованных городских почвах от Заполярья до предгорий Кавказа имело место резкое увеличение присутствия оппортунистических грибов (Марфенина и др., 2002).

При рассмотрении возможного влияния городской инфраструктуры на распространение потенциально патогенных и аллергенных видов в городских почвах можно отметить связь между содержанием ТМ в почвах придорожных экотопов и накоплением в них пропагул оппортунистических грибов. Из 23 видов условно патогенных микромицетов, выделенных из образцов, отобранных на газонах вдоль оживленных трасс г. Кирова, 18 видов были изолированы из почв с повышенным содержанием подвижных форм свинца, 15 видов – с повышенным содержанием свинца, меди и цинка. В целом, долевое участие грибов, имеющих то или иное медицинское значение, увеличивалось в урбаноземах по сравнению с фоно-

выми зональными почвами более чем в два раза. Очевидно, что наличие в почвах города подвижных форм ТМ способствует повышению относительного обилия в сообществе микромицетов оппортунистических видов (Широких и др., 2009).

Накопление в городской среде оппортунистических видов грибов способствует возрастанию дерматомикозов у домашних животных, выгул которых осуществляется в условиях города. Большая доля заболеваний кожно-волосяного покрова, с которыми хозяева домашних собак и кошек обращались в ветеринарные клиники города, были обусловлены не настоящими дерматофитами, а потенциально патогенными грибами из родов *Aspergillus*, *Alternaria*, *Cladosporium*, *Paecilomyces* (Широких, Огородников, 2007).

Для выявления распространения оппортунистических грибов в парковой зоне города и их роли в патогенезе дерматомикозов были обследованы почвы парка «Александровский сад» как наиболее излюбленного места выгула собак в г. Кирове. Образцы подстилки и почвы (0–2 см) на микологический анализ отбирали на площадке для выгула собак, возле детской площадки, в центральной части парка. Параллельно на основании клинического диагноза проведен микологический анализ клинического материала 120 собак, представляющих 19 различных пород. Состав микофлоры определяли методом посева клинического материала на питательный агар Сабуро.

В результате анализа клинического материала (шерсть, чешуйки кожи) у 90% собак с воспалением кожи и поражением волосяного покрова были выделены потенциально патогенные микромицеты. При микроскопировании образцов наблюдали развитие мицелия и образование конидий непосредственно на волосе вблизи волосяной сумки и на чешуйках кожи. Патокомплекс мицелиальных микромицетов, выявленный при посеве клинического материала, был представлен видами *Alternaria alternata*, *Cladosporium herbarum*, *Aspergillus flavus*, *A. fumigates*, *A. niger*, *A. glaucus*, *Acremonium* sp., *Fusarium oxysporum*, а также дрожжами из родов *Candida*, *Cryptococcus*, *Trichosporon*. Наиболее часто из клинического материала высеивались *Alternaria alternata*, *Cladosporium herbarum* и дрожжи родов *Candida*, *Cryptococcus*. Практически у 95% обследованных животных при поражениях кожного и волосяного покрова, а также при раневых инфекциях обнаруживался вид *A. alternate* и различные виды аспергиллов. *Alternaria alternata* известна как возбудитель заболевания растений, а у человека и животных, особенно при снижении иммунного статуса, она способна вызывать синусит, кератомикоз и инвазивные инфекции (Саттон и др., 2001; Аравийский и др., 2004).

Для некоторых оппортунистических грибов наблюдалась сезонность – в осенний период наиболее часто высевались *A. alternata* и *C. herbarum*, в зимний – представители рода *Aspergillus*. Этот феномен можно объяснить следующим образом. Виды *Cladosporium* и *Alternaria* широко распространены в наземных биогеоценозах и встречаются на многих видах растений, в почве и подстилке. Осенью в связи с отмиранием вегетативной массы растений их численность в почве резко возрастает, что создает условия для контаминации животных во время прогулки на свежем воздухе. В зимний период, напротив, основным источником контаминации служит домашняя пыль, в которой могут накапливаться споры аспергиллов.

С целью более точного выявления возможного источника оппортунистических инфекций домашних животных в городской среде состав патоконспекса клинического материала домашних животных был сопоставлен с результатами микологического анализа почв и подстилок, отобранных на территории «Александровского сада». Комплекс микромицетов подстилок и почв парка «Александровский сад», формирующийся в условиях городской среды (поступление органики в виде мусора, фекалий животных, пищевых отходов), существенно обогащен видами оппортунистических грибов. Наибольшая численность и видовое разнообразие микромицетов отмечены на каждом участке в образцах подстилки, представляющей собой полуразложившийся листовой опад. В подстилке с площадки для выгула собак обнаружено самое большое видовое разнообразие (табл. 2).

В образцах подстилок с других участков отбора образцов видовое богатство микромицетов было несколько меньше, но здесь также обнаруживались виды оппортунистических грибов.

Непосредственно в почве численность микромицетов была на порядок ниже, чем в подстилке, а количество обнаруживаемых видов меньше, чем в подстилке, но среди них также отмечались потенциально патогенные виды. Особенно следует отметить постоянное присутствие в почвенных комплексах микроскопических грибов *C. herbarum*, *A. alternata* и различных видов рода *Acremonium*. В подстилке довольно часто обнаруживались представители рода *Aspergillus*. Среди аспергиллов наиболее опасными считаются виды *A. fumigatus* и *A. flavus*. По численности микромицетов ($6.4 \cdot 10^5$ КОЕ/г) и количеству видов (9) почва площадки для выгула собак существенно отличалась от почвы из двух других мест отбора образцов. Животные в процессе выгула могут перемешивать подстилку и верхний почвенный горизонт, что, несомненно, отражается на численности и видовом составе грибов.

Таблица 2
Численность и видовой состав микромицетов в подстилке и почве парка «Александровский сад»

Образец	Численность грибных зачатков, $\times 10^4$ КОЕ/г	Видовой состав микромицетов
Площадка для выгула собак	Подстилка	<i>Alternaria alternata</i> , <i>Cladosporium herbarum</i> , <i>Trichosporon</i> sp., <i>Candida</i> sp., <i>Fusarium moniliformis</i> , <i>Penicillium</i> sp., <i>Phialophora</i> sp., <i>Acremonium kilense</i> , <i>A. atrogriseum</i> , <i>Aspergillus flavus</i> , <i>A. fumigatus</i> , <i>A. niger</i> , <i>A. glaucus</i> , <i>Humicola</i> sp., <i>Chryso sporium</i> sp., <i>Phialophora</i> sp., <i>Paecilomyces variotii</i> , <i>Mucor</i> sp., <i>Scopulariopsis</i> sp., <i>Trichoderma viride</i> . Всего 20 видов
	Почва	<i>A. alternata</i> , <i>Penicillium</i> sp., <i>A. glaucus</i> , <i>Candida</i> sp., <i>Chryso sporium</i> sp., <i>Verticillium</i> sp., <i>Phoma</i> sp., <i>Acremonium</i> sp., <i>C. herbarum</i> . Всего 9 видов
Детская площадка	Подстилка	<i>A. alternata</i> , <i>C. herbarum</i> , <i>Penicillium</i> sp., <i>P. thomii</i> , <i>A. flavus</i> , <i>A. niger</i> , <i>Candida</i> sp., <i>Chryso sporium</i> sp., <i>Verticillium</i> sp., <i>Phoma</i> sp., <i>Acremonium</i> sp., <i>Fusarium</i> sp., <i>Mucor</i> sp., <i>A. atrogriseum</i> . Всего 14 видов
	Почва	<i>A. alternata</i> , <i>A. flavus</i> , <i>Penicillium</i> sp., <i>P. chryso genum</i> , <i>Humicola</i> sp., <i>Verticillium</i> sp., <i>C. herbarum</i> , <i>Acremonium</i> sp. Всего 8 видов
Площадка в центральной части	Подстилка	<i>A. alternata</i> , <i>C. sphaerospermum</i> , <i>Penicillium</i> sp., <i>A. flavus</i> , <i>A. niger</i> , <i>Candida</i> sp., <i>Chryso sporium</i> sp., <i>Verticillium</i> sp., <i>Phoma</i> sp., <i>Acremonium</i> sp., <i>Fusarium</i> sp., <i>Mucor</i> sp., <i>C. herbarum</i> , <i>Monocillium</i> sp. Всего 13 видов
	Почва	<i>A. alternata</i> , <i>A. glaucus</i> , <i>A. niger</i> , <i>Penicillium</i> sp., <i>P. chryso genum</i> , <i>Paecilomyces lilaceum</i> , <i>Verticillium</i> sp. Всего 7 видов

Учитывая, что в парковой зоне постоянно встречались представители рода *Aspergillus*, среди которых немало оппортунистических и токсиногенных видов, была предпринята попытка более детального изучения распространения представителей этого рода в почвах города. Грибы рода *Aspergillus* – типичные почвенные микроорганизмы-редуценты, разлагающие отмершие органические субстраты. Природным резервуаром грибов *Aspergillus* являются преимущественно почвы тропических и субтропических областей. Огромная энергия конидиального размножения и способность обитать в широком диапазоне условий позволяют им постоянно расширять ареалы распространения, продвигаясь из тропиков и субтропиков в зоны умеренного климата. Быстрый и неограниченный мицелиальный рост, обширный арсенал экзоферментов способствуют заселению аспергиллами самых разнообразных субстратов, а также позволяют колонизировать живые организмы, включая животных и человека. Виды рода *Aspergillus* представляют большую опасность для здоровья городского населения, так как способны вызывать аспергиллезы органов дыхания и аллергические. Объектами исследования служили 16 образцов, отобранных в различных функциональных зонах города: транспортно-промышленной, селитебной и лесопарковой. При посеве из разведений почвенных суспензий на среду Чапека численность представителей рода *Aspergillus* варьировала в пределах $(0.2-2.4) \cdot 10^4$ КОЕ/г. Частота встречаемости аспергиллов изменялась от 33% в комплексе микромицетов почвы, отобранной в транспортно-промышленной зоне, до 83% – в комплексе из почвы, отобранной в селитебной зоне. От функциональной зоны города и связанного с ней характера загрязнения также зависело относительное обилие видов рода *Aspergillus* в комплексе почвенных микромицетов. Если в почвах транспортно-промышленной зоны оно варьировало от 31 до 43%, то в селитебных почвах, характеризующихся большим разнообразием бытовых ЗВ, в том числе органических отходов, доля аспергиллов в микромицетном комплексе изменялась в более широких пределах – от 11 до 83%. В комплексах микромицетов из почвы лесопарковой зоны аспергиллы не встречались. Это указывает на то, что загрязнение городских почв в результате деятельности промышленных предприятий и работы транспорта, а также последствий скученности населения, приводит к захвату освободившихся вследствие урбаногенного прессинга экологических ниш более выносливыми к загрязнению видами, включая представителей рода *Aspergillus*.

Более значительное, чем в почвах лесопарков, распространение аспергиллов в загрязненных городских почвах послужило причи-

ной к выяснению их роли в патогенезе дерматомикозов кошек и собак как синантропных животных. При посевах клинического материала (шерсть, чешуйки кожи), взятого с пораженных участков тела больных животных, на агаризованную среду Сабуро грибы рода *Aspergillus* были выявлены в клиническом материале 106 собак 35 пород и 22 кошек различного возраста и пола.

Видовой состав аспергиллов, выявленных в ходе микологического анализа, зависел от вида и породы животных. У кошек количество случаев выявления аспергиллов было значительно меньше, чем у собак. Наиболее часто встречающимся при патологиях кошек был *A. fumigatus* (22 случая поражения), далее следовали *A. niger* (12) и *A. candidus* (6).

У собак поражение *A. niger* (31 случай) встречалось чаще, чем *A. fumigatus* (26), далее следовали *A. candidus* – 9 и *A. flavus* – 7. Единичные случаи заболеваний были обусловлены грибами *A. terreus*, *A. versicolor* и *A. terrestris*. Когда точно установить видовую принадлежность гриба не удавалось, культуры предварительно относили к группам аспергиллов *Flavipes* и *Candidus*. Их представители обнаруживались при патологиях у 14.5% кошек и 39% собак.

У собак случаи заражения аспергиллезами были изучены у различных пород. В зависимости от размерных стандартов породы все пораженные аспергиллами собаки были разделены на три группы. В группе мелких собак (34 случая заболеваний) аспергиллезы встречались наиболее часто у представителей породы такса – 11.3%. Из клинического материала пекинесов, той-терьеров и фокс-терьеров аспергиллы высевались в два раза реже (2.6%), чем у представителей породы чихуахуа – 5.2%.

В группе собак среднего размера (41 случай) заболевания аспергиллезами часто отмечались у представителей шарпеев – 9.6% и амстафов – 7.8%. Включенные в эту же размерную группу метисы занимали промежуточное положение по данному показателю – 8.7%. Среди крупных собак (31 случай) лидировали по частоте заражения аспергиллами немецкие овчарки – 5.2% и лабрадоры – 3.5% случаев. Аспергиллы в клиническом материале часто встречались совместно с другими возбудителями (дрожжи, бактерии), а также вызывали вторичные поражения на фоне какого-либо другого заболевания. Анализ обращений в ветеринарную клинику «Верный друг» позволил установить, что кроме аспергиллов в патоконплексе микромицетов с большой частотой встречались возбудители из родов *Alternaria*, *Candida*, *Fonsecaea*, *Cladosporium* и *Chaethomium*.

В целом, частота обращений в ветклиники города по поводу грибковых заболеваний собак и кошек может быть показателем ши-

рокого распространения в городской экосистеме оппортунистических грибов, в частности, представителей опасного для животных и человека рода *Aspergillus*.

На фоне техногенного загрязнения городских почв происходит активизация и фитопатогенной микобиоты. Так, изучение пула грибов в урбаноземах г. Новосибирска показало, что почва и посадочный материал кустарников и декоративных травянистых растений содержали конидии грибов родов *Botrytis*, *Trichothecium*, *Penicillium*, которые поражали листья и стебли растений, а среди возбудителей корневых гнилей отмечены грибы из родов *Helminthosporium*, *Fusarium*, *Alternaria*, *Rhizoctonia*. На листьях тополя проявлялись симптомы фомоза, вызванного развитием грибов рода *Phoma*, а на коре – поражения, обусловленные видами *Tubercularia rubi* и *Fumago vagans* (Артамонова и др., 2007). Особую тревогу авторов вызывало обнаружение широкого спектра аспергиллов и других также опасных для человека и животных фитопатогенных видов грибов.

Наряду с увеличением в городской среде грибов, вызывающих заболевания человека, животных и растений, в городских почвах увеличено присутствие ряда видов, штаммы которых обладали высоким уровнем продукции микотоксинов (Марфенина, 2005; Озерская и др., 2011; Свистова, Корецкая, 2014). Токсинообразующие микромицеты представляют собой обширную и гетерогенную группу микроскопических грибов, различающихся по морфологическим признакам, способам размножения и питания, циклам развития и местообитания, а также по степени патологического воздействия на организм человека и животных. Образование видоспецифических токсинов у грибов – сложный процесс, связанный с вовлечением в метаболизм разнообразных ферментативных систем, оказывающих влияние на проницаемость мембран и ингибирование жизненно важных этапов обменных процессов. Большинство микотоксинов относится к группе экзотоксинов, выделяющихся в процессе жизнедеятельности грибов в ОС, чаще всего непосредственно в субстрат, на котором они растут. Микотоксины долгое время могут оставаться в субстрате даже после гибели образовавших их грибов, поскольку они устойчивы к действию многих физико-химических факторов и не разрушаются при действии щелочей, кислот и т.д. (Рыбальченко, 2012). Ряд вопросов, связанных с формированием в условиях техногенеза токсигенных штаммов в пределах вида, а также проявлением микромицетами разной степени патологического воздействия еще нуждается в объяснении связанных с этим механизмов.

Ряд почвенных грибов выделяют токсины, угнетающие всхожесть семян и рост растений. Так, в почвах г. Благовещенска с вы-

соким уровнем загрязнения ТМ и низким содержанием органического вещества микроскопические грибы проявляли фитотоксичность, подавляя всхожесть семян и развитие проростков на 30–100% (Кумимова, Шумилова, 2009). Накопление фитотоксичных штаммов является важной составляющей почвоутомления (Микроорганизмы и охрана почв, 1989).

Рядом исследователей отмечено увеличение токсиногенных видов грибов под влиянием интенсивного сельскохозяйственного использования почв. Так, длительное внесение минеральных удобрений на выщелоченном черноземе приводило не только к увеличению общей численности грибов и снижению видового разнообразия, но и сопровождалось накоплением фитотоксичных видов грибов-продуцентов рубратоксина – *Penicillium funiculosum* и *P. rubrum*, устовой кислоты – *Aspergillus ustus*, фузариевой кислоты – *Fusarium solani*, патулина – *Talaromyces flavus* (Щербаков и др., 2001). Аналогичные данные были получены ранее для дерново-подзолистой почвы (Микроорганизмы и охрана почв, 1989). Длительное сохранение микотоксинов в почве и распространение в пищевых цепях может представлять санитарно-гигиеническую опасность.

Резюмируя сказанное отметим, что изменения в таксономической и функциональной структуре почвенной микобиоты, вызываемые различными видами хозяйственной деятельности человека, проявляются, главным образом, в накоплении несвойственных зональным типам почв токсигенных, аллергенных и патогенных видов микроскопических грибов в почвах селитебных территорий, вблизи крупных промышленных предприятий и оживленных транспортных магистралей, а также в почвах, интенсивно используемых в сельском хозяйстве.

1.3. Комплексы почвенных бактерий природных и техногенных экосистем

Бактериальное разнообразие в почвах очень велико, а функции столь многогранны, что собрать всю информацию о составе и функциях бактериальных сообществ разных типов почв не представляется возможным (Чернов и др., 2012). Тем не менее, в результате сравнительного изучения биоразнообразия различных типов почв и попыток выявления биогеографических закономерностей в распределении почвенных бактерий к настоящему времени достигнуты определенные результаты. В основу эколого-географического направления отечественной почвенной микробиологии на протяжении второй половины XX в. было положено исследование широтно-зо-

нальных закономерностей в распространении почвенных микроорганизмов в целом и бактерий в частности. В методическом отношении изучение бактериальных почвенных сообществ длительное время было связано с учетом численности отдельных физиологических групп бактерий и изучением распространения легко различаемых по морфологии групп бактерий.

На примере удачно выбранной модельной группы – бактерий рода *Bacillus* – академику Е.Н. Мишустину с сотрудниками в результате многолетних исследований впервые удалось продемонстрировать зональные изменения в таксономическом составе МС. Было установлено, что при продвижении с севера на юг в верхних горизонтах целинных зональных почв абсолютное и относительное обилие бацилл увеличивается и меняется их видовой состав. Так, группировка *B. cereus*–*B. mycoides* наиболее характерна для тундровых и подзолистых почв северной части СССР, а *B. megaterium* приурочена к почвам более южных зон (Мишустин, 1975).

Были также показаны особенности распространения анаэробных азотфиксирующих спорообразующих бактерий рода *Clostridium* (Мишустин, Емцев, 1974). В почвах бореальной зоны преобладают маслянокислые и протеолитические виды кластридий (*C. pasteurianum*, *C. butyricum*), тогда как в южных почвах степной и пустынной зон численность этой группировки снижается, а доминантами становятся ацетонобутиловые виды. В дальнейшем закономерные широтно-зональные тренды были установлены в распространении неспорозных бактерий, представленных в основном псевдомонадами и артробактером (Сорокина и др., 1983). Все эти исследования были сходны в методическом отношении, включая многочисленные анализы почвенных образцов методом посева на селективные среды и последующую идентификацию выделенных чистых культур. Анализировали в основном природные почвы зональных типов, причем только их верхние горизонты. В итоге сформировалось представление, что бактериальное разнообразие почв существенно изменяется в зональном ряду и разные почвы значительно отличаются как по таксономическому составу бактерий, так и по выполняемым ими функциям (Чернов и др., 2012).

Несмотря на географические различия в таксономической структуре микробных группировок, в сходных типах почв в географически удаленных районах часто встречаются одни и те же виды бактерий. Такой космополитизм возможен благодаря мельчайшим размерам микробных клеток и высокой гетерогенности почвы как среды обитания: бактерии находят благоприятные микролокусы даже в почвах, в целом характеризующихся неподходящими для дан-

ного вида условиями. Поэтому в дальнейшем наряду с инвентаризационным направлением, базирующемся на усреднении многочисленных данных по численности и встречаемости видов бактерий в образцах сходных типов почв в каждой географической зоне (Мишустин, 1975), развитие получило структурное, или дифференцирующее направление, связанное с изучением характера распространения отдельных видов в различных природных зонах. Одной из первых и наиболее значительных в этом направлении работ стало исследование особенностей распространения в почвах СССР азотобактера (Сушкина, 1949). Начинает формироваться представление, что уровень разнообразия и таксономический состав бактериального сообщества определяются, главным образом, спецификой конкретного местообитания, а не географическим положением. Вместе с тем, эта специфика в определенной степени зависит от климатических условий, которые закономерно изменяются по географической широте.

Развитие почвенной микробиологии в последующие годы обусловило появление новых концептуально-методологических подходов к изучению экологии МС, в частности – вертикально-ярусного (Звягинцев, 2003). Выход интересов почвенных микробиологов за пределы собственно почвы и вовлечение в исследование сопряженных с почвой компонентов биогеоценоза, положившее начало «вертикально-ярусному» подходу, расценивается сегодня как принципиальное событие в развитии представлений о широтно-зональных трендах микробного разнообразия (Чернов и др., 2012). В бактериологии географическое направление развивалось в основном благодаря работам Т.Г. Добровольской (2002). Новый методологический подход к изучению структурно-функциональной организации МС, в том числе бактериальных, базируется на изучении таксономической структуры модельной группы микроорганизмов (Звягинцев и др., 1994, 1997). Для бактерий был выбран комплекс эпифитно-сапротрофных аэробных и факультативно-анаэробных бактерий, включающий представителей примерно 50 родов, потенциально способных к росту на специально разработанной среде, содержащей глюкозу, пептон, гидролизат казеина и дрожжевой экстракт (Добровольская, 2002). Значительные колебания общей численности между анализируемыми образцами в пределах 10^2 – 10^{10} КОЕ/г на этой среде носили случайный характер и практически не зависели от географического района, типа биотопа и времени взятия образцов. Единственным фактором, оказавшим достоверное влияние на численность бактерий, был тип субстрата (опад, подстилка, минеральные горизонты почв), т.е. физико-химические свойства и положение в ярусной структуре биогеоценоза. При анализе группово-

го состава также уделялось особое внимание факторам, его определяющим. В частности, было показано, что таксономическое разнообразие бактерий в почвах разных типов обусловлено в значительной степени водным режимом почвы.

Специфичность бактериальных сообществ в различных биоценозах заключалась не столько в валовых, инвентаризационных характеристиках (численность, таксономический состав), сколько в характере структуры, внутренней дифференцированности сообщества. В связи с этим были предложены синэкологические критерии (спектры потенциальных доминантов, уровень дифференцирующего разнообразия, характер ярусной структуры, соотношение экологических групп) для характеристики этого деструктивного блока бактерий, которые позволили выявить четкие различия в бактериальном населении почв и сопряженных субстратов в разных типах экосистем. Для решения прикладных задач, например, для оценки влияния стрессовых факторов на структуру МС, рекомендовано использовать показатель дифференцирующего α -разнообразия, который является более информативным в сравнении с инвентаризационным β -разнообразием.

С использованием инновационного подхода были охарактеризованы бактериальные комплексы биоценозов, расположенных в контрастных по влажности условиях: таежных лесах и пустынях. В частности, было показано, что в северных гумидных лесах и торфяниках с постоянным переувлажнением доминируют во всех биогеоценологических ярусах представители класса *Proteobacteriae*. Это подвижные грамотрицательные палочковидные, спиральные или вибриоидные формы бактерий, атипичные, с простым жизненным циклом, типичные гидробионты (Головченко и др., 1993). Анализ морфологических и культурально-физиологических признаков доминирующих бактерий позволил выявить присущие им особенности (например, толерантность к пониженному содержанию кислорода и неустойчивость к высушиванию), которые являются адаптивными в аквальных условиях. При этом бактериальное население гумидных биоценозов оказалось слабо дифференцированным по вертикали. Почвы субтропических пустынь, напротив, имели четкую вертикальную структурированность бактериальных сообществ с концентрацией численности и разнообразия бактерий в наземном ярусе. Доминируют в почвах пустынь бактерии актиномицетной линии. Эта группа включает представителей со сложным жизненным циклом, имеющих мицелиальное строение хотя бы на одной стадии развития либо тенденцию к мицелиальному росту. Они устойчивы к высушиванию и повышенной инсоляции, что

обеспечивается формированием конидий и синтезом каротиноидных или меланоидных пигментов (Добровольская и др., 1996). Выделены специфические индикаторные группы разного таксономического уровня, такие как *Geodermatophilus*, *Clavibacter desertorum*. Характерные признаки доминирующих в пустынных почвах бактерий также отражают их адаптацию к специфическим условиям среды.

Не менее важным свойством почвы для населяющих ее микроорганизмов является кислотность. Кислотность почвы и связанная с нею токсичность ионов алюминия являются одним из ведущих экологических факторов, определяющих профильное распределение численности и биомассы прокариотных и эукариотных микроорганизмов в зональных дерново-подзолистых и агродерново-подзолистых почвах. По данным учета профильного распределения бактерий двумя методами – по посеву и прямой люминесцентной микроскопии – были рассчитаны значения показателя K , характеризующие стадию сукцессии и степень зрелости МС. Показано, что в одной и той же почве в зависимости от изменения по генетическим горизонтам содержания ионов H^+ и Al^{3+} могут складываться МС разной степени зрелости. В гумусированных и менее кислых горизонтах поддерживаются стадии сукцессии, близкие по основным параметрам к «молодым» системам, а для кислых алюмосодержащих горизонтов характерны более «зрелые» МС, что подтверждается логарифмическими значениями показателя K , которые в верхней части профиля изменяются в пределах от 2.3 до 2.7, а в горизонтах ЕІ и VТ достигают значений 3.1–3.4. Выявлена статистически значимая зависимость между кислотными свойствами зональных почв и количественной характеристикой этапа бактериальной сукцессии в отдельных генетических горизонтах (Широких, Широких, 2004).

Эволюция МС кислых дерново-подзолистых почв, проходившая под давлением таких факторов, как низкие значения рН и подвижный алюминий, привела к появлению в почвах популяции алюмотолерантных микроорганизмов (АТМ), способной противостоять неблагоприятному влиянию ОС (Широких, Плетенева, 2000). В составе популяции АТМ преобладали бактерии, представленные грамотрицательными неспороносными подвижными палочками, различающимися по форме и размерам. Из мицелиальных прокариот на кислых средах с алюминием выявлялись стрептомицеты серии *Cinereus Achromogenes*, изредка отмечены виды родов *Streptosporangium* и *Micromonospora*. Значительную часть выделенных на селективных средах штаммов составили грамположительные спорообразующие бактерии рода *Bacillus*.

Еще в ранних работах было показано, что активные азотфиксаторы рода *Azotobacter* обнаруживаются преимущественно в нейтральных и слабощелочных почвах, достаточно редко встречаясь в почвах тундр, торфяных болотных и подзолистых почвах с низкими значениями рН (Сушкина, 1949). Максимальная концентрация бактерий этого рода отмечена в богатых с нейтральной реакцией среды черноземах и каштановых почвах.

Среди представителей рода *Nocardia* установлена видовая специфичность в отношении способности развиваться в присутствии подвижного алюминия и избытка протонов водорода (Агаева, 2010). Так, вид *N. opaca* проявил высокую устойчивость к содержанию подвижного алюминия в почве, а вид *N. corallina* обнаружил способность развиваться в почвах с широким диапазоном реакции среды.

Чувствительны к повышенной почвенной кислотности артробактерии, в связи с чем они не обнаруживаются в подзолистых почвах и торфяниках. Спириллы и факультативно-анаэробные бактерии, напротив, успешно развиваются и часто доминируют в кислых почвах таежной зоны (Головченко и др., 1993).

К числу ведущих факторов, определяющих бактериальное разнообразие почв, относится содержание в почве солей. В солончаках, где концентрация солей имеет наиболее высокие значения, бактериальные комплексы имеют наиболее низкое групповое разнообразие (Лысак и др., 1994). Галотолерантными являются многие бактерии, микрококки и некоторые стрептомицеты. Характерны для засоленных почв и галофильные археи из родов *Halobacterium* и *Halococcus*, нуждающиеся для роста в 20–25% соли в среде. Экстремальные галофилы не входят в число доминантов прокариотного комплекса солончаков, основными компонентами здесь выступают галотолерантные бактерии, представленные небольшим количеством родов, в числе которых наибольшей галотолерантностью характеризовались бактерии родов *Bacillus* и *Micrococcus*.

В почвах рисовых чеков, характеризующихся анаэробными условиями вследствие постоянного затопления, также формируется особый, отличный от других почв тип бактериальных сообществ, для которого характерно доминирование анаэробных кластридий, сульфатредукторов и фототрофных бактерий, представленных родами *Rhodospseudomonas*, *Rhodospirillum* (Нелидов, 1993).

Таким образом, характер бактериальных сообществ в разных типах почв определяется сочетанием многих экологических факторов, определяющих тип почвообразования. В методическом отношении сравнительная характеристика бактериальных комплексов различных типов почв осложнена трудностями выделения и видо-

вой идентификации бактерий. Чтобы выделить из конкретной почвы наиболее полный спектр бактерий методом посева, нужны специальные среды и особые условия культивирования для выделения аэробных и анаэробных целлюлозолитиков, сульфатредукторов, метилотрофов, метаногенов, хемолитотрофов, фототрофов, олиготрофных бактерий, актиномицетов и т.д. Кроме того, необходимо создание разных условий для культивирования бактерий с различными показателями Eh и pH среды, температурой, временем культивирования, составом газовой фазы и пр.

Особую трудность в выделении представляют те бактерии, которые находятся в почве в особом состоянии, определяемом как «некультивируемое жизнеспособное состояние» (НЖС). Для того, чтобы учесть такие формы, необходимо создать особые условия для перехода бактерий в культивируемое состояние, например, выдержать клетки в течение некоторого времени в среде, содержащей ключевые соединения цикла Кребса – пируват, ацетат и др. (Головлев, 1998).

Новый вклад в решение проблемы типологии МС внесло широкое распространение молекулярно-генетических методов, связанных с учетом множества присутствующих в почве типов бактериальной ДНК путем экстракции из почвы нуклеиновых кислот и последующей амплификации фрагментов гена 16S рРНК при помощи полимеразной цепной реакции и детального изучения амплифицированных фрагментов разнообразными молекулярно-генетическими методами (Amann et al., 1995). В результате применения подобного методического подхода отпадает необходимость использования трудоемких процедур посева, культивирования и выделения чистых культур микроорганизмов, при этом разнообразие бактериальных сообществ, определяемое этими методами, оказывается многократно выше по сравнению с разнообразием коллекций бактерий, выделенных из этих же мест (Torsvik et al., 1996; Kirk et al., 2004). Возможным становится также учет тех форм микроорганизмов, которые находятся в почве в НЖС.

Критический обзор работ по оценке бактериального разнообразия, выполненных с использованием генно-молекулярных методов, приведен в публикациях А. Ограма (Ogram, 2000), Т.Г. Добровольской (2002), И.Ю. Чернова с сотрудниками (Чернов и др., 2012). Авторы, исходя из данных разных исследователей, приходят к заключению, что в большинстве почв констатируется наличие лишь крупных таксонов на уровне классов или филумов. Обнаружены представители филумов Acidobacteria, Verrucomicrobia и Planctomycetes, которые были описаны на основании молекулярно-биологических

критериев лишь в последнее десятилетие. На основании определения относительного обилия некоторых известных филогенетических групп бактерий установлено, что в почвах доминируют представители филумов *Acidobacteria* (19–54%) и *Proteobacteria* (19–55%). На долю филумов *Verrucomicrobia* и *Planctomycetes* приходится около 7 и 4–13% соответственно. Предпринимаются попытки установить связь между относительным обилием бактериальных филумов и такими экологическими факторами, как тип фитоценоза, возраст и pH почв, характер хозяйственного использования. Однако на уровне таких крупных таксонов, как филумы, полученные выводы не имеют прогностической ценности. Действительно, такие крупные группы, как грамположительные бактерии с высоким или низким процентным содержанием гуанина+цитозина, протеобактерии и пр. присутствуют практически в каждой почве, поэтому сравнение разных типов почв по наличию или отсутствию таксонов на уровне классов или групп не представляет особого интереса.

Кроме того, современные молекулярно-генетические методы в силу высокой стоимости мало применимы для экологических исследований, которые предполагают проведение массовых анализов и многолетних мониторинговых исследований, сопряженных с идентификацией большого количества культур. Часто при обсуждении полученных данных не освещается вопрос о том, могут ли обнаруженные в данной почве формы бактерий размножаться и функционировать в ней или они случайно занесены из других местообитаний. С этих позиций интересны работы, в которых сочетаются гено-молекулярные и традиционные методы культивирования с выделением бактерий и определением их экологических функций.

Проблема изучения и сохранения бактериального разнообразия почв как главного фактора поддержания гомеостаза и устойчивости экосистем приобретает особое значение в связи с возрастающим техногенным воздействием на биосферу. Разнообразные воздействия на почву, такие как интенсивное сельскохозяйственное использование, применение удобрений, загрязнение ксенобиотиками, рекреация и т.д. могут приводить к принципиальному изменению всей почвенной экосистемы. При этом происходят существенные перестройки в структуре почвенных МС, изменяется состав и относительное обилие различных групп микроорганизмов, меняется характер вызываемых ими процессов. Остро встает проблема интерпретации наблюдаемых антропогенных изменений в почвенной микробной системе: представляют ли они собой очевидное разрушение, деградацию МС, или их правильнее трактовать как направленную адаптивную перестройку.

Для оценки характера антропогенных воздействий на почвенные бактериальные сообщества требуется огромный статистический материал, необходимы многолетние исследования, которые проводились бы сходными методами, обеспечивая сравнимость результатов. В этом плане большие перспективы имеют молекулярно-биологические подходы, однако вряд ли они могут стать абсолютной альтернативой классическим методам учета микроорганизмов с помощью выделения чистых культур. Все большее распространение получают методы изучения физиологических портретов МС с помощью формального анализа физиологических характеристик чистых культур методами многомерной статистики.

Перспективным представляется подход, базирующийся на оценке функциональных возможностей МС – метод мультисубстратного тестирования (МСТ) (Горленко, Кожевин, 2005). В основе метода МСТ лежит анализ спектров потребления субстратов природными МС. За рубежом для этого используется система BIOLOG (США), созданная для штаммовой идентификации чистых культур и как коммерческий продукт, ориентированный на использование в медицинской микробиологии. Разработанная и предложенная М.В. Горленко и П.А. Кожевиным система МСТ «ЭКОЛОГ» предназначена для решения экологических задач.

В работе ученых из Башкирии методом МСТ проведена оценка функциональной активности черноземов, подверженных аэротехногенному загрязнению предприятиями горнорудной промышленности. Выявлено отличие функционального разнообразия почв территорий, находящихся на разном расстоянии от источника техногенных выбросов. При загрязнении почвы ТМ меняется спектр интенсивности потребления различных субстратов МС. Наиболее загрязненные ТМ почвы характеризовались наименьшим индексом разнообразия Шеннона (Семенова и др., 2012). Авторы делают заключение о возможности использования метода МСТ для экспресс-диагностики экологического состояния почв.

Другой пример использования метода МСТ в целях биодиагностики изменений бактериального сообщества почв, загрязненных ТМ, представлен в работе исследователей из Казахстана (Панин, Мынбаева, 2011). Данные, полученные при анализе интенсивности утилизации 47 органических субстратов бактериальными сообществами почв г. Алматы, свидетельствовали о депрессивном состоянии городских почв по сравнению с фоновой почвой.

С использованием метода МСТ выявлены основные закономерности изменения структуры и функционального состояния МС подзолистых почв на первых этапах естественного лесовозобновления

после сплошнолесосечных рубок среднетаежных еловых лесов. Анализ спектров потребления субстратов почвенными МС и оценка их экологического состояния на основе расчета коэффициента рангового распределения потребления субстратов как меры дестабилизации системы и интегрального параметра общего благополучия системы указали на то, что МС практически всех горизонтов исследуемой почвы, за исключением нижней части лесной подстилки, отвечают, в соответствии с разработанной М.В. Горленко и П.А. Кожевинным шкалой, системе с истощенными ресурсами или находящимися под обратимым воздействием какого-либо нарушающего фактора (Виноградова и др., 2014).

Таким образом, подобные подходы и методы имеют значительные преимущества перед классическим методом посева, прежде всего, при практическом экспресс-анализе, мониторинге и контроле за состоянием почвенной микробиоты. Они значительно более технологичны, не требуют от специалиста большого таксономического опыта, знания исследуемой группы микроорганизмов «в лицо».

Тем не менее, накопленный на кафедре биологии почв МГУ опыт по изучению бактериальных сообществ в ненарушенных природных биогеоценозах показал, что для характеристики специфики изменений структуры сапротрофного бактериального блока наиболее простым и удобным остается метод посева на питательные среды. Учет колоний отдельных морфотипов и последующая идентификация на родовом уровне дает основания для описания структуры бактериальных сообществ с использованием синэкологических характеристик, основанных главным образом на оценке относительного обилия родов (таксонов) бактерий. Особого внимания заслуживают таксоны, являющиеся доминантами изучаемых комплексов. Именно эти группы позволяют наиболее четко регистрировать изменения, происходящие под действием не только природных, но и антропогенных факторов. Методами посева такие доминанты выявляются достаточно легко, что дает возможность проводить массовые анализы и получать статистически достоверные результаты.

Данный методологический подход был использован при исследовании бактериальных сообществ в городских почвах с разными типами загрязнения, сформированных под влиянием разнотипного и разновременного антропогенного воздействия (Лысак, 2010). В урбаноземах с разными типами загрязнений бактериальные сообщества имели специфические особенности и отличались от естественных биогеоценозов по показателям таксономической структуры. Выявлено перераспределение таксонов в пользу увеличения относительного обилия бактерий, адаптированных к определенным типам

загрязнений. В результате установлены индикаторные группы бактерий на загрязнение нефтепродуктами и полихлорбифенилами – пигментированные родококки, ТМ – артробактерии, бациллы, при хозяйственно-бытовом загрязнении – энтеробактерии, при загрязнении цементной пылью – род *Arthrobacter*. В городских загрязненных почвах отмечено накопление потенциально патогенных (многие роды и виды семейства *Enterobacteriaceae*) и аллергенных (некоторые виды родов *Rhodococcus* и *Micrococcus*) бактерий, что может быть опасным с санитарно-гигиенических позиций.

Помимо оценки таксономической структуры бактерий сапротрофного блока, в работе были использованы также такие интегральные показатели, как общая численность бактерий, оценка метаболической активности и особенности физиологического состояния клеток (степень повреждения мембран и доля ультрамелких клеток бактерий в популяции).

Под влиянием длительного загрязнения почвы ТМ и нефтепродуктами показатели общей численности бактерий значительно не уменьшались, тогда как доля жизнеспособных клеток снижалась на 10% по сравнению с ненарушенными природными почвами. Это свидетельствует о высокой устойчивости и адаптационной способности значительной части почвенных бактерий к действию ТМ и нефтепродуктов. Авторы обращают внимание на то, что при прямом микроскопировании доля наночастиц бактерий от общего числа клеток в загрязненных почвах была в 3–10 раз выше, чем в природных незагрязненных почвах той же природной зоны, где эта величина не превышала 5% (Лысак и др., 2010). Уменьшение размеров клеток рассматривается как один из механизмов сохранения жизнеспособности бактерий в неблагоприятных условиях среды (Красильников, 1954). Полученные данные о характере трансформации бактериальных сообществ в городской среде могут быть использованы в целях биоиндикации техногенных воздействий.

Молекулярно-биологические методы также используются в практике оценки состояния МС, подвергнутых неблагоприятным воздействиям, в частности, – загрязнению ксенобиотиками. Возможность применения анализа полиморфизма длин рестрикционных фрагментов ДНК для оценки динамики почвенных МС изучали на примере внесения в почву ацетона и гербицида 2,4-дихлорфеноксисукусной кислоты (2,4-Д) (Першина и др., 2011). Результаты обработки полученных данных сопоставляли с результатами использования традиционных (индексы разнообразия) и многофакторных (анализ главных компонент) подходов. Полученные результаты выявили лишь незначительные изменения в структуре и разнообразии

прокариот в отличие от грибных сообществ, значительно увеличивших разнообразие под воздействием ксенобиотиков. Тем не менее, авторы делают заключение о возможности применения метода в исследованиях по экологическому мониторингу.

Достаточно широкое распространение получили молекулярно-биологические методы в связи с оценкой экологических рисков возможного воздействия на почвенные микроорганизмы генетически модифицированных растений (Lukow et al., 2000) и симбиотических бактерий (Hirsh, 2004; Андронов и др., 2009). Результаты работ по детекции изменений в МС, выделенных из почв, на которых выращивали трансгенные растения, довольно противоречивы и свидетельствуют как об отсутствии видимого эффекта (Oliveira et al., 2008; Kapur et al., 2010; Chaudhry et al., 2012), так и о его наличии (Icoz et al., 2008; Aira et al., 2010; Lee et al., 2011). Разные авторы отмечают сильное варьирование наблюдаемых эффектов в зависимости от конкретного вида и экологических условий выращивания растений, а также от техники трансформации и встраиваемой генетической конструкции.

В настоящее время в типологии почвенных МС предпринимаются попытки комплексного описания бактериальных сообществ на основе структурных и функциональных характеристик с применением набора не связанных между собой методов. На первом этапе получают почвенные накопительные культуры по методу С.Н. Виноградского (1952), используя для инокуляции почвенной суспензией большой набор жидких сред как при МСТ (или зарубежных аналогов МСТ – BIOLOG EcoPlates и FungiLog). Далее следует описание динамики роста микробных ассоциаций аналогично кинетическому методу определения микробной биомассы в почве (Благодатский и др., 1994). Для выявления таксономического состава бактерий в исходной суспензии и в полученных ассоциациях используется чашечный метод, дополненный описанием динамики появления микробных колоний. Идентификация микроорганизмов (МО) проводится по результатам секвенирования фрагмента нуклеотидных последовательностей ДНК гена, кодирующего 16S рРНК, результаты обрабатываются с использованием программы BLAST. Такой комплексный подход характеризует состав культивируемых МО и физиологическое разнообразие микробных популяций (способность к росту на различных средах), их физиологическое состояние (метаболическая готовность к росту на питательной среде), экологические стратегии членов (по кинетическим параметрам роста) и таксономический состав жидких накопительных культур (ассоциаций), полученных после инокуляции суспензией исходного образца (Якушев,

2015). Предлагаемый подход универсален и может, очевидно, применяться для характеристики микробных комплексов как в природных, так и техногенно нарушенных местообитаниях.

1.4. Микробные биопленки

В конце 70-х гг. XX в. в микробиологии сформировалось новое направление, связанное с изучением особой формы существования бактерий в виде биопленок (БП). В одном из определений БП классифицируются как пространственно и метаболически структурированные сообщества МО, заключенные во внеклеточный полимерный матрикс и расположенные на границе раздела фаз (Николаев, Плакунов, 2007). БП и бактериальные маты имеют древнее происхождение и широкое распространение в природе. Часто МО, составляющие БП, окрашены или образуют окрашенные продукты, что позволяет наблюдать их без особых приспособлений (Bachofen, 1996). БП и маты из ЦБ уже 3.7 млрд. лет распространены в самых разных биотопах Земли. Они могут выживать более 50 лет без воды и представляют собой своеобразную «дышащую кожу» Земли (Levit et al., 1999).

Исследованиями многих авторов было показано, что для природных популяций бактерий характерно так называемое «чувство кворума» (ЧК) (**quorum sensing**), **впервые обнаруженное у люминесцентных бактерий в 90-е гг. прошлого века**, а впоследствии выявленное и у других групп бактерий. ЧК обеспечивает межклеточную коммуникацию у бактерий, которая осуществляется посредством химических сигналов. При помощи ЧК бактерии получают сигнал о том, что они скопились в большом количестве. Этот сигнал не возникает у разрозненных клеток. Коллективное поведение МО обеспечивается химической специализацией как с прямым регуляторным воздействием с выраженной концентрационной зависимостью от факторов в среде, так и опосредованным сигналом через генетический аппарат. Сигнальные молекулы служат предметом специальной области биохимических исследований (Романова и др., 2006; Смирнова и др., 2010; Ножевникова и др., 2015). БП обязательно требует внутрипопуляционных взаимодействий как на физическом, так и на химическом уровне (Заварзин, 2003).

В состоянии ЧК бактерии согласовывают свое поведение. В процессе внутри- и межвидового общения бактериальные клетки в одиночестве ведут себя иначе, чем в «коллективе». При этом на первоначальное образование БП и на особенности строения «зрелых» БП влияют сигналы ОС (Gross, 2002; Water, Bassler, 2005). Сообщества

микробных пленок характеризуются сложной структурой и разнообразными межклеточными взаимодействиями. Микроколонии клеток в БП погружены в слизь и разделены водными «каналами». Система «каналов» осуществляет приток питательных веществ и отток отходов. Даже в простой БП, состоящей из клеток одного вида, каждая клетка занимает определенную «экологическую микро-нишу». Еще большей сложностью обладает структура природных БП, содержащих различные виды МО, которые взаимодействуют между собой, осуществляя кооперативное использование субстратов (Costerton, 1995). ЧК позволяет бактериям на популяционном уровне регулировать поведение и отвечать на изменения в ОС. Механизмы химической коммуникации включают образование небольших гормоноподобных молекул, называемых автоиндукторами. После того, как автоиндукторы достигнут определенной концентрации в среде, в клетках бактерий включается ряд генов, кодирующих синтез определенных белков, в том числе ферментов, что дает преимущество БП, например, выживать при высыхании или действии антибиотиков. Большинство процессов, регулируемых с помощью ЧК, осуществляется не единичными клетками, а лишь после достижения определенной плотности популяции, одновременно большим числом клеток. При этом возможна коммуникация между про- и эукариотными организмами. Элементом структуры подобных БП выступает межклеточный матрикс, играющий роль интегрирующего компонента в обеспечении жизнеспособности и нормального функционирования популяций, представляющих собой полиморфные многоклеточные системы, содержащие в том числе и клетки с дефектной клеточной стенкой (Sutherland, 1996, 2002). Экзополимерный матрикс – лабильная структура, зависящая от факторов ОС, состава МС, форм роста (Борецкая и др., 2010). Однако коммуникации у бактерий, которые обеспечиваются путем секреции малых диффундирующих соединений, могут подавляться. Это происходит вследствие того, что ряд бактерий имеет ферменты, способные расщеплять сигнальные молекулы, объединяющие МО в БП, тем самым получая преимущество в конкурентной борьбе с другими видами (Koch et al., 2014).

Полагают, что микробные БП отвечают всем критериям сетевых структур, при этом регуляция осуществляется комплексом контактных, локальных и дистантных межклеточных взаимодействий, что напоминает классические объекты теории сетевых структур – нейронные сети (Олескин, Шишов, 2009).

Бактерии выработали сложные способности к коммуникации на всех уровнях – генома, отдельной клетки, колонии и множества

колоний различных видов бактерий. Для коммуникации используются все способы биохимических посланий (простые и сложные абиотические молекулы, пептиды, белки и даже генетические последовательности). Эти коммуникации необходимы для бактериальной кооперативной самоорганизации в многоклеточные иерархически структурированные колонии со сложной пространственно-временной картиной. Сложное устройство БП необходимо для лучшей адаптации к динамическому окружению. Поверхность клеток бактерий обычно заряжена и взаимодействует с различными ионизированными химическими группами. Многие БП концентрируют разбавленные растворы металлов, что ведет к образованию мелкозернистых минералов. В БП создаются условия для более эффективной концентрации питательных веществ, а также для защиты от токсинов и выедания беспозвоночными (Beveridge, 1989). В модельных опытах по изучению синергидных взаимоотношений внутри БП было показано, что их биомасса увеличивалась на 167% в БП, образованных четырьмя штаммами бактерий, по сравнению с БП, состоящими из одиночных штаммов (Burmolle et al., 2006). При выдерживании БП с антибактериальными агентами, перекисью водорода или тетрациклином относительная активность и устойчивость четырехвидовой БП была значительно выше, чем любой одновидовой.

При изучении водных БП с доминированием фототрофных МО, в частности, ЦБ, было установлено, что по содержанию хлорофилла (в пересчете на единицу площади) они не уступают высшим растениям, способны к большой скорости роста и фиксации CO_2 (Герасименко, 2002).

В водных экосистемах интенсивное развитие БП приводит к образованию матов, которые встречаются и в морских, и в пресных водоемах, включая термальные источники. Например, при исследовании структуры и продукционных характеристик МС щелочного термального источника в Республике Бурятия было установлено, что максимальное разнообразие фототрофного сообщества наблюдается при $t = 40$ и 46 °С. Абсолютное доминирование принадлежит ЦБ *Phormidium laminosum*, численность и биомасса которой в составе БП составляет 95.1 и 63.9% соответственно (Брянская и др., 2006). Установлены следующие параметры продукционных процессов в данных матах: максимальная средняя скорость оксигенного фотосинтеза $2.1 \text{ г С/м}^2/\text{сут.}$, содержание хлорофилла *a* 343.4 мг/м^2 , максимальная масса мата 56.75 г/м^2 .

При рассмотрении особенностей бактериальных БП подчеркивается, что эти сообщества формируются на поверхности раздела фаз (Николаев, Плакунов, 2007). Всего известно четыре типа разде-

ла фаз, на которых развиваются МС: жидкость (водная среда)–твердая поверхность, жидкость–воздух, две несмешивающиеся жидкости, твердая поверхность–воздух. Авторы полагают, что в настоящее время детально исследованы только БП, развивающиеся на границе жидкой и твердой сред. При этом в приведенном обзоре полностью игнорируется более чем 100-летний опыт изучения явления развития на поверхности почвы макроскопических разрастаний фототрофных МО – водорослей и ЦБ. Подобное массовое размножение МО на поверхности почвы с доминированием фототрофов характерно для различных регионов планеты и получило название «цветение» почвы (blooming of soil), напочвенные корки (soil crust), почвенные БП (soil biofilms). **Еще в начале XX в. получены подробные вербальные описания этого явления. Уже тогда, без определения количественных параметров, была уловлена главная суть явления – бурное, мгновенное, взрывоподобное размножение микроскопических организмов, которое приводит к ярко выраженному внешнему изменению окраски почвы.** Так, Ф. Фритч (Fritsch, 1907) считал, что наземные водоросли играют важную роль, прокладывая путь для высших растений, являясь дезинтеграторами породы и производителями гумуса. Особо обращая внимание на синезеленые водоросли (ЦБ), он описал четыре типа обрастаний, сформированных ими, которые правильно сменяют друг друга при колонизации субстрата.

1. Наиболее частым и простым типом обрастаний является студенистая масса, более-менее приклеивающаяся к субстрату (*Gloeo-capsa*, *Nostoc*, *Oscillatoria*, *Lyngbya*, *Phormidium*), неодинаково аэрируемая по толщине, что ведет к частичному отмиранию внутренних слоев. В последующих работах неоднократно подчеркивалась роль слизи в иммобилизации клеток на определенном расстоянии друг от друга и агрегации (Заварзин, 2003, 2011, 2015).

2. При росте во влажных местообитаниях в виде войлока, состоящего из *Tolypothrix* и *Haralosiphon*, между нитями этих водорослей имеется воздух. Поэтому данный тип обрастаний совершеннее первого. Однако, воздух может вытесняться при дожде.

3. При достаточной влажности воздуха «войлочный» рост сменяется ростом пучками: с войлока поднимаются пучки нитей, поглощающие влагу из воздуха. В зависимости от внешних условий некоторые водоросли (*Tolypothrix*, *Scytonema*, *Stigonema* и др.) растут то в виде войлока, то пучками. Когда пучки расположены близко друг к другу, поверхность разрастания становится бархатистой.

4. При слоистом росте пучки расположены слоями друг над другом, причем каждый слой слегка выдается над нижележащим и на-

клонен назад. Такой рост встречается на вертикальной поверхности, где отдельные пучки могли бы затенять друг друга.

Разрастания ЦБ на почвах степей Поволжья привлекли внимание выдающегося геоботаника Б.А. Келлера (1926). Он отметил, что они обильно развиваются на не занятых высшими растениями промежутках почвы. В сухую, жаркую погоду они образуют легкие налеты, или разбросанные сухие корочки, или сморщенные дерновинки. После того, как поверхностный слой смочит влага, налеты получают явственный зеленоватый оттенок. Сильному развитию ЦБ способствуют два обстоятельства: разреженность высшей растительности и присутствие в почве, близко к поверхности, более-менее уплотненного горизонта. Этот горизонт задерживает просачивание воды в глубину и способствует обильному увлажнению поверхностного слоя. Автор отмечает, что жизнь ЦБ идет интенсивно в периоды более продолжительного увлажнения весной и осенью, тогда на почве хорошо выступает темно- или черновато-зеленый налет. Представлен и видовой состав фототрофов, заключающий в себе множество уже заметных на глаз нитчатых тяжей *Microcoleus vaginatus*, сплетающихся в густую сеть. В этом налете встречалось много ниточек других ЦБ.

Указан любопытный факт, связанный с размножением *Nostoc commune* (Келлер, 1926), при котором происходит своеобразное почкование целых колоний в виде мелких шариков, достигающих диаметра 1.0–1.3 мм. Шарики отделяли от себя новые колонии в сторону почвы, где они и зимовали под некоторой защитой между почвенными частицами. Такие же скопления шариков были обнаружены и следующей весной. Налет ностока был настолько обильен, что при хорошем увлажнении весной и осенью почвенная поверхность только проглядывала сквозь тонкую сетку упомянутого налета. На поверхности полупустынных почв, которые представляются безжизненными, бурное размножение фототрофных МО проявляется как пароксизма жизни, связанная с короткими периодами обильного увлажнения.

Природные цианобактериальные БП были обнаружены на каменистых пастбищах Южной Шотландии (Sutherland, 1996). Известны случаи формирования их на поверхности и внутри горных пород, для которых рекомендуют применять понятие пойкилотрофного роста. Под этим подразумеваются нестабильные, постоянно меняющиеся условия среды, нерегулярное поступление питательных веществ. К наиболее характерным особенностям подобных цианобактериальных разрастаний относятся следующие: образование компактных колоний (или пучков трихомов) с оптимальным соотно-

шением поверхность:объем; низкая скорость роста, при которой однако каждая часть колонии или индивидуум является потенциально размножающейся структурой; образование экзополисахаридных слоев, создающих БП, в которой формируется сообщество; наличие защитных пигментов и структур клеточной стенки, создающих дополнительные защитные барьеры; внутренние или наружные структуры или вещества (например, полисахариды или белки), служащие для связывания и удержания воды; уменьшение до минимума потребности в воде. ЦБ в природных и лабораторных условиях очень часто образуют в процессе роста характерные морфологические структуры, в том числе макроскопические: БП, тяжи и жгуты, плавающие пленки, обрастания, цианобактериальные маты (Орлeанский, Колотилова, 2009). БП обладают механической устойчивостью. Иногда между БП имеются минеральные прослойки.

Для пахотных почв наличие «цветения» впервые отмечено Б. Бристоль-Роач (Bristol-Roach, 1927), которая описала, как после продолжительных сильных дождей в июле поверхность всего пшеничного поля была покрыта зеленовато-черным студенистым слоем толщиной около 1 мм, состоящим из водорослей. На необработанном участке водоросли образовывали более тонкий светло-зеленый слой, едва заметный невооруженным глазом. Между этими крайностями были все переходы на других участках, причем на тех, где было наибольшее количество азота, отмечался наибольший рост водорослей.

А. Рихтер и К. Орлова (1928) описали случай, как в окрестностях г. Саратова в результате длительных дождей вся поверхность обработанной почвы на десятки десятин молниеносно превратилась в корку, сплошь покрытую шариками *Botridium*, характерно хрустящими под ногами. Эти же авторы подчеркнули, что на юго-востоке России пленки синезеленых водорослей (ЦБ) являются необходимым компонентом почвенно-растительного покрова.

Следующая волна изучения «цветения» почвы началась в 50-е гг. и продолжается до сих пор. Наиболее многочисленны описания «цветения» почвы в работах отечественных альгологов (Домрачева, 2005).

Типичный пример судьбы пленок «цветения» на поле озимой ржи описан Э.А. Штиной. Мощные пленки, состоящие преимущественно из зеленых водорослей, сформировались в мае после двух недель сухой и холодной погоды, а в начале июня пленки значительно изменились. В густом травостое ржи они сохранили прежний темно-зеленый цвет и остались живыми. В составе пленок появились рассеянные нити ЦБ *Anabaena variabilis* и *Cylindrospermum* sp. и обильные нити протонемы мха. На местах с изреженным тра-

востоем пленки высохли, приобрели светло-желтый цвет и более интенсивно заросли протонемой (Штина, 1959).

При дальнейшем высыхании почвы судьба пленок в зависимости от густоты травостоя и количества осадков складывалась по-разному. На открытых местах пленки заселялись грибами и полностью ими ассимилировались. На участках с изреженным травостоем в сухую погоду пленки зарастали мхами. Среди густого травостоя, защищающего от прямых лучей солнца, пленки в сухую погоду подсыхают, но после дождей быстро оживают. Состав пленок после подсыхания меняется: десмидиевые водоросли почти полностью исчезают, зато появляются нити ЦБ *Phormidium autumnale* и *Lyngbya aeruginosa*. Если в течение лета основу пленок составляли виды *Chlorhormidium*, то после уборки ржи начинали преобладать ЦБ. Степень их развития определялась особенностями погоды и продолжительностью периода от уборки ржи до зяблевой вспашки. Формированию пленок (по Э.А. Штиной) на озимом поле способствуют: 1) наличие уплотненного поверхностного слоя, который, особенно в условиях суглинистых почв, обуславливает временные, но более или менее продолжительные скопления талой воды на поверхности почвы; 2) повышенное снабжение озимого поля органическими и минеральными удобрениями; 3) быстрое отрастание ржи, что создает затененное пространство, где водоросли защищены от прямых лучей солнца и быстрого высыхания.

Глубокое изучение физиолого-биохимических процессов, протекающих в наземных разрастаниях с доминированием ЦБ, проведено Е.М. Панкратовой, которая в природных условиях определила размеры азотфиксации и фотосинтеза в БП, а также их вклад в накопление органического вещества в почве (1981, 1987, 2001).

В исследованиях зарубежных авторов наряду с изучением флористического состава и биомассы водорослей в БП имеются отдельные сведения о сезонных сукцессиях, трофических связях, интенсивности протекания процессов азотфиксации и фотосинтеза (Домрачева, 2005). Так, изучение действия качества света на рост и формирование БП микроводорослью *Chlorella vulgaris* показало, что формирование плотной БП и рост агрегированных клеток наблюдается на синем, темно-красном и белом свете. Образование менее плотных БП и рост одиночных клеток происходит на красном, желтом или зеленом свете (Hulberg et al., 2014).

Существуют детальные описания специфики наземных БП и коков на поверхности почвы в различных регионах планеты: США (Fletcher et al., 2005; Steven et al., 2012), Европы (Concostrina-Zubiri et al., 2014; Bowker et al., 2014; Büdel et al., 2014; Raggio

et al., 2014), Африки (Acea et al., 2001; Elliott et al., 2014), Азии (Nagarkar et al., 2004; Li et al., 2012). Проведены исследования, в которых были проанализированы образцы цианобактериальных корок с пяти континентов планеты, в которых не только выявлены основные цианобактериальные компоненты, но и проанализированы стратегии их выживания (Pócs, 2009). Подчеркивается, что ЦБ, доминирующие в подобных БП, высоко калорийны и содержат качественные протеины и углеводы. Поэтому высокая пищевая ценность ЦБ и высокая скорость их оборота может поддерживать на значительном уровне вторичных продуцентов, питающихся БП.

В аридных и полуаридных зонах водорослевые микробные корки играют особо важную роль в начальном формировании почвы (Hu, Liu, 2006), а также в процессе скрепления почвенных агрегатов (Malam et al., 2001a, б). При изучении устойчивости структуры почв с цианобактериальными корками путем быстрого увлажнения было установлено, что в таких почвах агрегаты являются более устойчивыми в сравнении с отсутствием корки.

Экспериментальным путем доказано, что под микроскопическими разрастаниями микрофототрофов увеличивается агрегация почвенных частиц за счет связывания их электростатическими силами в случае, если сообщество состоит из одноклеточных форм или же за счет механического скрепления почвенных частиц и склеивания их слизистыми веществами, выделяемыми как одноклеточными, так и нитчатными формами (Домрачева, 2005).

Выделение слизи клетками водорослей и ЦБ – явление универсальное как для водных, так и для почвенных форм. Образование гелеподобных слизистых частиц (полисахаридных или полипептидных) многофункционально. Например, слизь является основным компонентом скопления одноклеточных диатомовых водорослей, при этом полисахаридные экссудаты придают устойчивость к бактериальному разложению. Присутствие их в агрегатах диатомей снижает проницаемость клеток (Alldredge, 1999). Для структурно-функциональной организации микробных популяций в виде БП межклеточный слизистый матрикс рассматривается как элемент структуры колоний, играющий роль интегрирующего компонента в обеспечении жизнеспособности и нормального функционирования популяций, представляющих собой полиморфные многоклеточные системы (Sutherland, 1996, 2002; Azam et al., 1999; Surette, 2002).

Гиперпродукция экстрацеллюлярных веществ в некоторых случаях, видимо, связана с их внутриклеточным синтезом. Среди обычных клеток имеются клетки-«камикадзе» с редуцированной клеточной стенкой, через которую активно выделяются слизистые веще-

ства. Процесс выделения экзометаболитов на поздних стадиях сопровождается деструктивными изменениями и гибелью. В конечном итоге цитоплазматическая мембрана полностью разрушается, внутреннее содержимое клетки сливается с экстрацеллюлярным. Вокруг интактных клеток откладываются конгломераты идентичного фибриллярного вещества и/или оболочка высокой электронной плотности. На определенных этапах клеточной перестройки в связи с гиперпродукцией слизи включаются механизмы программируемой гибели клеток – апоптоза, связанного с экспрессией специализированных протеаз. Предполагается, что химическая природа гелеобразных экстрацеллюлярных полимеров, формирующих чехлы и колониальный матрикс, сходна с межклеточным матриксом животных и, соответственно, аналогична их роли в межклеточном транспорте метаболитов, возможно, регуляторной (Dittman et al., 2002; Sutherland, 2002; Баулина, Лобакова, 2003).

Гликокаликс (выделяемая ЦБ слизь) может рассматриваться как иммобилизованная вода в матрице полимера с очень высокой механической плотностью сообщества, соответствующей примерно 1–2% агаризованной среды. Экзополимеры в подобных сообществах удерживают организмы внутри локального пространства и обеспечивают макростабильность по отношению к физическим факторам (вымыванию), макроструктуру сообщества с оптимальными диффузными расстояниями, создают транспортные колодцы для проникновения питательных веществ, связывают питательные вещества, ограничивают проникновение вредных факторов как химической природы, так и мелких хищников – протист. Таким образом, МС за счет образования экзополимеров создает нечто вроде ткани, которую можно изучать методами парагистологии (Заварзин, 2003).

В практическом плане слизееобразование важно учитывать при обсуждении противозерозионной роли поверхностных разрастаний. Например, показано, что при инокуляции в эродированные почвы штаммов *Nostoc* начинается первичная агрегация за счет взаимодействия между выделяемыми ими полисахаридами и морфологическими единицами почвенных фракций (Falcini et al., 1996). Инокуляция в почву штаммов *Tolypothrix tenuis* и *N. muscorum* за счет выделения полисахаридов улучшает структуру почвы, процент агрегации становится более 50 (Zaccaro et al., 1999).

Инокуляция ЦБ из родов *Oscillatoria*, *Nostoc*, *Scytonema* привела через два месяца к образованию на почве пленок. При этом нити ЦБ и ассоциированные грибные гифы создавали матрикс, в котором поверхностные почвенные частицы были собраны в корочки на глубине 1 см (Acea et al., 2001).

Механизм этого процесса воспроизводили в модельных опытах. При исследовании прикрепления водорослей и ЦБ, изолированных с поверхности почвы, к искусственному субстрату – карборундной бумаге, имеющей градиент зернистости, сравнимый с минеральными гранулами, установлено, что при потоках воды по бумаге в моделируемых условиях наличие зернистости субстрата было менее важно, чем морфология и природа слизиевой продукции микрофлоры в успехе прикрепления организмов к субстрату (Davey et al., 1991). При сопоставлении результатов с натурными наблюдениями отмечены три главные фазы в развитии сообщества на поверхности почвы: интродукция зародышей, адгезия организмов на почвенные частицы, включая их удержание в период размыва, и рост флоры на поверхности субстрата.

Гораздо сложнее выявить роль альгоценозов при заселении ими рекультивируемых территорий (Шушуева, 1977; Неганова и др., 1978; Дорохова, 1989). Здесь наряду с попытками использования альгоценозов для закрепления искусственных пылящих субстратов расчет ведется на изменение химического состава самого субстрата: уменьшение его токсичности, накопление первичного органического вещества, т.е. первичного почвообразования (Шушуева, 1977), разложение или трансформация труднодоступных соединений для питания растений (Дорохова, 1989).

Однако все эти попытки пока не выходят за рамки модельных опытов, хотя в них довольно четко просматривается положительный эффект от фототрофных МС.

Следовательно, преградой для внедрения этих работ являются чисто технологические причины: скорость размножения инокулята, его внесение, приживание или же стимуляция спонтанного пула БП до экологически значимых масштабов. Возможно, какой-то практический отклик найдут опыты по использованию БП для регуляции водного режима поверхностных слоев почвы. Было показано, что в местах с нестабильным увлажнением под наземными колониями ЦБ и других сообществ в почве наблюдается повышенное содержание влаги по сравнению с рядом расположенной почвой без разрастаний. Это происходит как за счет усвоения атмосферной влаги, так и за счет усиления капиллярного эффекта, при котором влага из нижележащих слоев поднимается выше (Дубовик, 1995).

Все эти эффекты могут быть достигнуты в том случае, если наземные разрастания образуют биогенный слой (Панкратова, 1987) или особый фотосинтетически активный слой (Lange et al., 1992). В непосредственном контакте с фототрофами обнаружены олигонитрофилы, азотфиксаторы, целлюлозоразлагающие бактерии, денитри-

фикаторы, аммонификаторы, актиномицеты, грибы, представители микрофауны (Панкратова, 1981). Разнородность входящих в фототрофные МС фотосинтетиков неоднократно подчеркивалась Г.А. Заварзиным (2003, 2011).

Для многовидовых БП характерна метаболитическая гетерогенность МО, связанная с наличием в БП партнеров различного трофического уровня. Созданы модели иерархического соподчинения организмов в таких системах. При создании одной из них интерпретируется модель ризопланового и ризосферного построения сапротрофного микробного комплекса вокруг комплексов фототрофов (Дедыш и др., 1992; Зенова и др., 1995). В альгосфере – своеобразной эконише вокруг клеток фототрофов – прослеживается наиболее вероятная следующая «ярусная» структура комплекса бактерий. «Первый ярус» составляют граммотрицательные бактерии и актиномицеты, устойчивые к водородослевым антибактериальным веществам. Они снижают парциальное давление кислорода, позволяя функционировать микроаэрофилам – азотфиксаторам, расположенным во «втором ярусе». «Третий ярус» образуют грамположительные бактерии-спутники, чувствительные к антибактериальным агентам водородослей.

Бактериальное звено играет стабилизирующую роль по отношению к автотрофному в неблагоприятных условиях среды. Это выражается в стимуляции роста водородослей и в поддержании хорошего физиологического состояния клеток путем интенсификации образования хлорофилла. Водородосли контролируют развитие сопутствующих бактерий, удлиняя основные фазы роста гетеротрофов, что препятствует старению сообщества. В альгосфере формируется специфическая структура: центральное ядро составляют водородосли и типичные эккрисотрофы. Следующий структурный компонент – гидролитики, разлагающие отмершие клетки автотрофов. Трофическое окружение вышеперечисленных групп составляет «микробиора рассеяния», использующая мономеры. Подобное сотрудничество партнеров создает возможность автономного длительного функционирования системы в природных условиях.

Как видно, основу подобных комплексов составляют первичные продуценты, хотя бесспорно обоюдывыгодное сотрудничество всех комплексантов. Типы взаимоотношений могут быть различными. Устойчивость альго-циано-бактериальных сообществ определяется наличием метаболитных отношений, связанных с утилизацией всех продуктов обмена – жидких, твердых и газообразных. Бактерии, выделяя CO_2 в процессе минерализации и дыхания, увеличивают величину отношения $\text{CO}_2:\text{O}_2$, производят деструкцию орга-

нического вещества вблизи клеток фототрофов, стимулируя размножение водорослей и ЦБ в благоприятном газовом режиме с одновременной стимуляцией процесса азотфиксации при наличии азотфиксирующих ЦБ в сообществе (Kruger, Eloff, 1981; Панкратова, 1981; Заварзин, 1984; Зенова и др., 1995; Jonkers, Zosgornik, 2000; Заварзин, 2015).

Фототрофное ядро БП формируется из того генофонда клеток, который питает и диффузные почвенные сообщества. Имеются примеры того, что структура фототрофного комплекса изменяется в зависимости от внешних условий, складывающихся в данный момент в определенном биотопе. Эти условия контролируют определенную стратификацию популяций. Например, на состав и функционирование БП оказывает влияние уровень освещенности. Так, спектральный состав проникающего света имеет значение для локализации очагов массового размножения азотфиксирующих ЦБ на поверхности почвы. Особенность освещения, складывающаяся под пологом различных растений, пульсация и мозаичность световых потоков под кронами деревьев, наличие под травянистыми растениями только малоценных для фотосинтеза ЦБ лучей создают крайне неодинаковые условия для светового роста ЦБ в разных биотопах. Световая насыщенность и спектральная характеристика светопотока, достигающего поверхности почвы, определяют характер наземных разрастаний ЦБ и вариабельность дневного хода азотфиксации (Панкратова, 1987). Изменение сезонного уровня освещенности связывают и с изменением структуры БП в зональном аспекте (Jorgensen et al., 1988).

Несмотря на физиолого-биохимическую пластичность различных видов фототрофов, тем не менее, среди них есть светолюбивые и теневыносливые формы. Такие примеры приведены достаточно подробно в обзоре Е.М. Панкратовой (1987). Классическим стал пример симбиоза на поверхности пустынных почв двух видов ЦБ, образующих общий пласт – теневыносливого *Schizothrix atacamensis* (нижний слой), выполняющего роль фитиля, который снабжает влагой верхний слой, составленный светолюбивым *Calothrix desertica* (Schwabe, 1960). Отмечен факт поселения трех видов ЦБ: *Microcoleus lyngbyanus*, *Calothrix crustacea* и *Scytonema hofmanii* в базальных клетках зеленой водоросли *Codium fragile*, при котором к ЦБ через пигментированные слои зеленой водоросли доходило всего лишь 5–10% падающего света (Gerard et al., 1990).

Не вызывает сомнения факт специфичности фототрофов, образующих массовые разрастания в местах с повышенной инсоляцией – на скальных породах (Еленкин, 1936), вулканической лаве

(Henriksson, 1978), песках (Croom, 1973; Renaut et al., 1975; Stal, Krumbein, 1985; Villbraudt et al., 1990; Lange et al., 1992).

Физиология растений убедительно доказала, что уровень светолюбия обычно связан с повышенным уровнем засухоустойчивости. Одной из граней засухоустойчивости организмов является толерантность к повышенному содержанию солей. Более того, можно говорить даже о галофильных видах микрофототрофов, способных давать разрастания при повышенных концентрациях солей (Гапючка, 1981, 1999). Высокая устойчивость популяции к токсическому фактору обеспечивается фенотипической адаптацией, которая формируется в результате увеличения численности клеток, уменьшения их пространственной разобщенности и взаимодействия на уровне метаболитов.

Касаясь вопросов о приложимости классического учения о сообществах для наземных разрастаний фототрофов, можно сказать, что сам факт их постоянного возникновения, возобновления со стабильно воспроизводящимися группировками – косвенное доказательство неслучайности в их совместном росте. У Г.А. Заварзина (1984) возникла неожиданная аналогия между подобными сообществами, например, цианобактериальными и листом с плотно расположенными наверху клетками и паренхимой внизу. Отличие цианобактериальных сообществ (ЦБС) от ткани листа: присутствие различных физиологических групп бактерий, способных осуществлять разнообразные реакции, которые под силу только целой экосистеме с участием высших растений. Вместе с тем, в ЦБС ЦБ могут быть заменены водорослями, и тогда такое альго-бактериальное сообщество обладает практически теми же свойствами, что и ЦБС. Способность фототрофов вступать в симбиотические отношения с разнообразной микрофлорой дала им возможность создавать сообщества, могущие выполнять функции многоклеточных организмов.

Совершенно необходимым этапом для понимания механизма «цветения» почвы является изучение условий реализации почвенного пула при размножении фототрофов на ее поверхности (Домрачева, 2005). Содержание аутогенной сукцессии в БП сводится не только к изменению состава и численности фототрофов, ее слагающих, но и к изменению характера отношений между партнерами. Первоначально виды и группировки развиваются автономно, затем в результате размножения происходит физическое сближение особей, приводящее к сопряженному развитию популяций. По мере нарастания физических и метаболических контактов нарастает уровень конкурентных отношений, при котором происходит дифференциация экологических ниш с распределением группировок фо-

Таблица 3

**Стадии альго-цианобактериальной сукцессии
в биопленках «цветения» почвы**

Стадии	Характер связей между партнерами	Критерий оценки
I	Сопряженное развитие популяций: БГЦ – ГЦ ЦБ; зеленые водоросли – ЦБ	Коэффициент ассоциативности r_4 : $r_4 = 0.670-0.782$ $r_4 = 0.542-0.680$
II	Нарастание конкурентных отношений, дифференциация экологических ниш	Модель геометрического распределения структуры сообщества. Степень захвата ниши $K = 65\%$
III	Усиление роли ведущего доминанта, уменьшение видового разнообразия, снижение устойчивости сообщества	Изменение индекса Шеннона (D): 0.1795–0.0205–0.0164–0.0046

тотрофов по модели геометрического ряда. Конечный этап сукцессии связан с резким усилением доли ведущей группировки, что ведет к снижению видового разнообразия и уменьшению устойчивости сообщества (табл. 3).

В судьбу БП также активно вмешиваются почвенные биотрофы – простейшие, клещи, нематоды, энхитреиды, дождевые черви. Избирательность потребления и переваривания фототрофов беспозвоночными приводит к элиминации одних видов и стимуляции размножения других, которые не выедаются или сохраняют жизнеспособность в экскрементах. Благодаря миграции животных в почве появляются новые очаги «цветения» с видовым составом фототрофов, отличным от материнского БП.

Длительное изучение «цветения» почвы в агроэкосистемах показало, что структура и количественные характеристики наземных разрастаний фототрофов определяются триадой взаимодействующих механизмов: саморегуляцией, обусловленной изменением характера связей между фототрофными партнерами; трофической активностью почвенных беспозвоночных и контролем через физико-химические факторы, в первую очередь, через приток биогенов (Домрачева, 2005).

В результате конкурентных взаимоотношений, обостряющихся при дополнительном обогащении почвы минеральными элементами, возникает континуум наземных фототрофных МС, на одном конце которого – сообщества, полностью насыщенные видами, встречающимися в данной почве (полная реализация видового пула). В них происходят жестко контролируемые биотические взаимодействия видов. На другом конце континуума – сообщества нестабильные, не насыщенные видами, контролируемые в первую очередь не биотическими факторами, а изменением внешних условий, прежде всего уровнем дополнительных биогенных элементов (рис. 1).

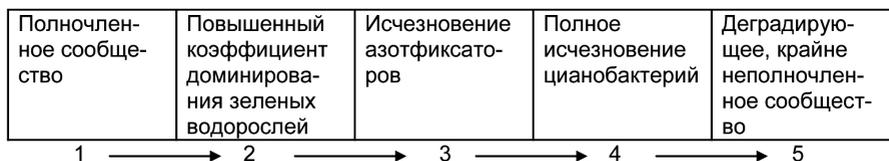


Рис. 1. Континуум альго-цианобактериальных сообществ при внесении азотных удобрений, возрастающих по дозе и длительности применения.

Блок 1. БП, развивающиеся на почвах со сбалансированным содержанием биогенных элементов, без внесения агрохимикатов (нативные, матричные сообщества целинных и залежных земель). Наземные разрастания состоят из 20–30 видов. Наблюдается классический ход сезонной сукцессии с выявлением и сменой доминирующих группировок фототрофов.

Блоки 2–3. Развитие сообществ с нарастающей степенью неполночленности (например, их можно обнаружить при длительном внесении минеральных удобрений в дозах, не превышающих 120 кг/га).

Блок 4. БП, утратившие цианобактериальный компонент (применение азотных удобрений в дозах 180 кг/га и выше).

Блок 5. Флористически неполночленное сообщество. Происходит накопление токсических свойств почвы при десятилетиях внесения в монотонном режиме высоких доз азота. Крайнее обеднение видового состава фототрофного комплекса, его монофикация.

Подобное распределение видов фототрофов во временном и пространственном существовании БП можно трактовать и как результат конкуренции (конкурентное вытеснение видов из наземных сообществ: блоки 2–4, и как экотопический отбор в крайне жестких условиях – блок 5).

Таким образом, для БП справедливо положение общей фитоценологии: по мере удаления от области максимальной флористической насыщенности к крайним условиям произрастания происходит снижение числа видов в фитоценозе. Оно наиболее выражено в тех местах, где может произрастать лишь небольшое число видов в силу действия экотопически-ценотического отбора, т.е. там, где некоторые виды способны не только произрастать, но и абсолютно доминировать, что ограничивает возможность произрастания других видов (Работнов, 1978).

В умеренной зоне специфика «цветения» почвы и развития поверхностных разрастаний подробно изучена на примере пахотных почв (Домрачева, 2005), а также почв урбанизированных и техногенно преобразованных территорий (Кондакова, Домрачева, 2007; Зыкова, 2013; Домрачева и др., 2013). В частности, показано, что

ЦБ являются доминирующей группой в позднелетний и осенний периоды в агроэкосистемах и в любой период – при техногенном загрязнении почвы, а также в различных зонах города (промышленной, транспортной, селитебной, парковой), оставляя на второстепенных позициях представителей эукариотных водорослей. Для ЦБ характерно достаточно большое видовое разнообразие с преобладанием БГЦ форм и высокая плотность популяций (до нескольких десятков миллионов клеток на 1 см²). Цианофитизация наземных фототрофных микробных комплексов является характерной особенностью ксеноценозов.

В почвах экотопов с умеренным климатом и умеренной увлажненностью БП могут иммобилизовать излишки аммония и нитратов, которые, в противном случае, были бы выщелочены через песчаную почву. Более того, автоматизированный мониторинг микроклимата на поверхности почвы в семисантиметровом слое показал, что изменения влаги и температуры в почве сдерживаются под коркой по сравнению с почвой без корки (Veluci et al., 2006).

БП покрывают поверхность почв многих пустынь, выполняя тем самым различные экологические функции. Так, длительные 10-летние наблюдения показали, что происходит уменьшение цианобактериальной массы и цианобактериального разнообразия в корках на повышенном фоне CO₂. Но повышение фона CO₂ благоприятствует тем ЦБ, у которых изменения в генах позволяют преодолевать окислительный стресс (Steven et al., 2012). Нитчатые ЦБ – главный первичный продуцент биокорок песчаных пустынь, например, таких, как израильская пустыня Негев. В процессе изучения кинетики активации фотосинтеза при регидратации этих ЦБ, главным образом, *Microcoleus* sp. было показано, что восстановление активности фикобилисомных комплексов и антенн фотосистемы I проявлялось в течение менее 5 мин. регидратации. Перенос энергии к фотосистемам через соответствующие антенны полностью завершался в течение 10–20 мин. регидратации (Harel et al., 2004). ЦБ проявляли заметную устойчивость к фотоингибированию даже в отсутствие синтеза белка. Способность организмов корки к быстрой активации фотосинтеза с момента регидратации и противостоянию фотоингибированию при высокой интенсивности света может частично объяснять их выживание в этой экосистеме.

Из природных цианобактериальных пленок с доминированием *N. commune*, которые развиваются в аридной зоне, выделены не только засухоустойчивые азотфиксирующие изоляты, но также цианобактериальные штаммы, способные к поглощению радиоизотопов цезия из почвы, а также перспективные как биосубстрат в

космической агрокультуре (Katoh et al., 2012). В пустынных аридных районах колонизация и развитие биологических почвенных корок с доминированием ЦБ и водорослей на поверхности песчаных дюн приводит к накоплению органического вещества с годовой фиксацией углерода 11.36 гС/м^2 (Li et al., 2012).

Исследования, проведенные в Антарктиде, показали, что количество обнаруженных цианобактериальных разрастаний на загрязненных территориях (в результате антропогенной и орнитогенной нагрузки) заметно превышает их число на экологически чистых территориях Антарктики, а контаминация подобных БП посторонней микробиотой в нарушенных экосистемах возрастает в 1.5–3.0 раза (Панин и др., 2013).

В исследованиях, проведенных с образцами, отобранными с пяти континентов, было установлено 10 типов/подтипов наземных и 12 типов наскальных цианобактериальных корок и показано, что каждый выявленный тип представляет особую стратегию выживания в экстремальных условиях обитания (Pócs, 2009).

При техногенных воздействиях также сформировались специфические формы жизни в виде БП. В ходе изучения выделенных сообществ из очистных сооружений Астраханского газоперерабатывающего завода было установлено, что основой их морфологической структуры являются ЦБ р. *Oscillatoria* (Дзержинская и др., 2000). Они формируют тяжи из кожисто-слизистых дерновинок в виде хлопьев, образованных переплетением их трихомов. На поверхности и в прослойках тяжей дисперсно располагаются трихомы, нити, слизистые колонии, единичные клетки других ЦБ, диатомовых и зеленых водорослей, а также ресничные инфузории, коловратки, нематоды, циклопы, жгутиковые формы. Ассоцианты сообщества, стратифицированные в тяжи ЦБ, представлены автотрофными и гетеротрофными бактериями и грибами. Верхний слой тяжа состоит из мицелия микромицетов и стрептомицетов, во втором слое обнаружены автотрофные бактерии, в третьем – гетеротрофные.

При определении видового состава, количественных и структурных особенностей «цветения» почвы (Домрачева и др., 2015), образцы которой были отобраны 12 февраля 2015 г. в парке Бахо, находящегося в 25 км на север от г. Нячанга (Южный Вьетнам), показано, что в состав наземных фототрофных комплексов входят следующие виды водорослей и ЦБ: *Hapalosiphon welwitschii* W. et G.S. West, *Phormidium molle* (Kutz.) Gom., *Ph. valderiae* (Delp.) Geitl, *Leptolyngbya angustissima* (W. et G.S. West) Anagn. et Kom. (Cyanobacteria), *Chlorella vulgaris* Beijer., *Stichococcus minor* Ndg. (Chlorophyta), *Pinnularia* sp. (Bacillariophyta).

При прямом количественном учете под микроскопом определена численность водорослей, ЦБ, а также длина мицелия микромицетов. Установлено, что плотность фототрофных популяций достигает нескольких миллионов клеток на 1 см^2 (табл. 4), при этом микробными компонентами являются эукариотные водоросли, а доминирующие позиции принадлежат ЦБ, что особенно четко проявляется при анализе структуры наземных альго-цианобактериальных ценозов (табл. 5). Аналогичные результаты получены при изучении «цветения» почвы в парковой зоне г. Кирова, которые показали, что суммарная плотность фототрофных популяций составляет чуть больше 10 млн. кл./ см^2 , а доля ЦБ в структуре популяций достигает 86% (Домрачева и др., 2013).

Изучение грибного компонента данных разрастаний показало, что микромицеты вносят существенный вклад в формирование их сетчато-нитчатой основы с суммарной длиной мицелия, составляющей более 150 м/см^2 , при этом в структуре популяций доминирующими являются представители грибов с бесцветным мицелием (табл. 6). Аналогичные данные по длине грибного мицелия в наземных БП (175.6 м/см^2) известны для почв г. Кирова, однако с явным доминированием меланизированных форм грибов (68.3%). При этом длина нитей ЦБ существенно короче (всего 18.5 м/см^2) и составляет всего около 10% от суммарной длины нитей ЦБ и гифов гриба. Следовательно, именно за счет мицелия грибов формируется та прочная структура, которая способствует агрегации почвенных частиц.

Таким образом, для «цветения» парковой почвы в одном из городов южного Вьетнама характерны следующие особенности:

- видовое разнообразие представлено ЦБ, зелеными и диатомовыми водорослями;
- плотность фототрофных популяций – свыше 8 млн. кл./ см^2 ;

– доминирующей группой среди фототрофов являются ЦБ, доля которых в структуре альгоценозов превышает 71%;

- существенную роль в формировании наземных разрастаний играют микроскопические грибы, длина мицелия которых превышает 160 м/см^2 .

Сравнение «цветения» почвы в парковой зоне г. Нячанг (Южный Вьетнам) и г. Кирова

Таблица 4

Численность фототрофных микроорганизмов при «цветении» парковой почвы, тыс. клеток/ см^2

Группа фототрофов	Численность клеток
Зеленые водоросли	2000±360
Диатомовые водоросли	267±50
Цианобактерии	5770±370
Всего фототрофов	8037±780

Таблица 5

Соотношение водорослей и цианобактерий при «цветении» парковой почвы

Группа фототрофов	Численность, тыс. кл./см ²	Структура фототрофных комплексов, %
Водоросли	2267±410	28.2
ЦБ	5770±370	71.8

Таблица 6

Специфика грибных популяций при «цветении» парковой почвы

Длина мицелия, м/см ²			Структура популяций грибов с мицелием, %	
Бесцветного	Окрашенного	Всего	Бесцветным	Окрашенным
150.4±4.5	17.3±1.6	167.7±6.1	89.7	10.3

(Россия) показывает, что в формировании БП принимают участие ЦБ, зеленые и желтозеленые водоросли с явным доминированием ЦБ. Очень близки количественные характеристики и структура фототрофных группировок, а также длина грибного мицелия. Разница проявляется в структуре микоценозов: доминирование меланизированных форм в образцах «цветения» почвы г. Кирова и доминирование бесцветных форм – в образцах вьетнамской почвы.

Особый случай развития наземных БП связан с ЦБ *N. commune* – видом-космополитом, повсеместно распространенным в почвах нашей планеты. Данный вид характеризуется ярко выраженной ксероморфностью, выдерживает сильную инсоляцию и длительное высушивание. В природе для *N. commune* характерны массовые разрастания в виде пленок и корочек на участках почвы, свободных от высших растений. При этом образуются многовидовые комплексы, эдификатором которых и является *N. commune* (Домрачева и др., 2007). Как правило, в их состав помимо *N. commune* входят другие ЦБ, водоросли, микромицеты, сапротрофные бактерии. Эти БП как длительно существующие МС характеризуются не только определенным складом трофических и аллелопатических взаимодействий между партнерами, но и четким протеканием сезонных и аутогенных сукцессий в стабильных условиях среды. При изменении климатических факторов те или иные стадии сукцессии могут растягиваться или сокращаться, но без существенных изменений видового состава фототрофов. Например, в тундре *N. commune* входит в число доминантов не только альгосинузий, но в благоприятные для развития водорослей периоды может преобладать среди других криптогамных растений по проективному покрытию и биомассе (Патова и др., 2000). Проективное покрытие может достигать

80–95%. Максимальное значение биомассы – 4.5–5.0 г сухой массы/0.06 м². В колониальной слизи ностока находят благоприятные условия для развития другие водоросли и ЦБ: семь видов желтозеленых водорослей, девять – зеленых и 26 – ЦБ.

Наши исследования показали, что изменения экотопа, связанные с действием поступающих извне минеральных и органических поллютантов, приводят к кардинальной перестройке структуры сообщества БП. Так, под влиянием солей ТМ, мышьяка, хлорида натрия, азидов, пиррофосфатов и метилфосфоновой кислоты (МФК) происходит резкое сокращение видового обилия водорослей и ЦБ, снижается плотность их клеток. Доминирующая роль от *N. commune* и других ГЦ ЦБ постепенно переходит к БГЦ видам ЦБ, в первую очередь к формициумам. Снижается также численность азотфиксирующих гетеротрофных бактерий. Существенно увеличивается вклад в структуру БП микромицетов, особенно их меланизированных форм (Домрачева и др., 2009).

В серии работ, проведенных с БП *N. commune*, собранными на обочинах шоссе и железной дорог на окраине г. Дзержинска Нижегородской области, который является одним из самых экологически неблагополучных городов России, изучали состав фототрофного и сапротрофного блоков ностокового ценоза (Домрачева и др., 2007).

В пленках *N. commune* (собирали вблизи автодорог) было обнаружено 20 видов фототрофных МО, в том числе азотфиксирующих ГЦ ЦБ – четыре; БГЦ ЦБ – восемь; одноклеточных зеленых водорослей – четыре; зеленых нитчаток – три и один вид желтозеленых водорослей.

Результаты по численности фототрофных и сапротрофных МО в пересчете на 1 г воздушно-сухой массы корочек *N. commune* представлены в табл. 7 и 8.

Как видно из табл. 7 и 8, суммарная численность клеток ЦБ и водорослей в пленках составляет около 3 млрд./г. При этом на до-

Таблица 7

Групповой состав фототрофного комплекса биопленок *Nostoc commune*

Группы фототрофов	Численность, кл./г ($\times 10^9$)	Содержание (%)
<i>Nostoc commune</i>	2.258 \pm 0.280	83.12
Другие ГЦ цианобактерии	0.213 \pm 0.049	7.83
БГЦ цианобактерии	0.120 \pm 0.022	4.42
Одноклеточные зеленые водоросли	0.113 \pm 0.017	4.16
Нитчатые зеленые водоросли	0.013 \pm 0.005	0.47
Всего	2.704 \pm 0.373	100

лю эдификатора *N. commune* приходится свыше 80% численности популяций фототрофов. Вклад эукариотных водорослей невелик – 4.63%. Обильна сапротрофная микрофлора (свыше 5 млн. КОЕ/г). Хотя грибы имеют минимальную численность (по результатам количественного учета методом посева), тем не менее, при длине мицелия 2 км/г пленки, определенной методом прямого учета под микроскопом, можно говорить об их существенном вкладе в формирование матрикса ностокового ценоза, приобретающего в данном случае структуру лишайниковоподобной «псевдоткани».

В следующей серии опытов изучали влияние различных токсикантов на восстановление структуры сообщества БП *N. commune* (Домрачева и др., 2009). Для этого в стерильные чашки Петри помещали навески прокаленного речного песка и добавляли растертые пленки *N. commune*. В контрольный вариант вносили дистиллированную воду. В опытных вариантах в качестве токсикантов были выбраны соли ТМ, которые постоянно попадают в городские почвы с техногенными выбросами (исходя из расчета 5 ПДК), поваренная соль (5% от массы песка), бензин (5% от массы песка). На выровненную поверхность песка раскладывали покровные стекла – стекла обрастания. Просмотр препаратов под микроскопом для выявления группового состава фототрофов и микромицетов, а также количественного учета провели через 5.5 месяцев после постановки опыта. Результаты представлены в табл. 9 и 10.

Таблица 8

**Групповой состав
сапротрофного комплекса
биопленок *Nostoc commune***

Группы микроорганизмов	Численность, КОЕ/г ($\times 10^6$)
Аммонификаторы	3.217 \pm 0.196
Олигонитрофилы	1.746
Грибы*	0.128 \pm 0.009

* Длина грибного мицелия при численности грибных пропагул 128 тыс./г составляет 2000 м/г пленки (по результатам прямых замеров под микроскопом).

Таблица 9

Влияние поллютантов на структуру альго-циано-микологических сообществ

Вариант	Фототрофы, тыс. кл./см ²			Длина мицелия, мм/см ²		
	Водоросли	Циано-бактерии	Всего	Бесцветного	Окрашенного	Суммарная
Контроль	23.3 \pm 5.5	13855.0 \pm 1138.8	13878.3 \pm 1144.3	59.0 \pm 2.9	9.0 \pm 0.8	68.0 \pm 3.7
Бензин	7.3 \pm 0.5	190.0 \pm 16.0	197.3 \pm 16.5	10.6 \pm 1.4	52.8 \pm 8.4	63.4 \pm 9.8
Свинец	8.1 \pm 0.8	411.7 \pm 34.9	419.8 \pm 35.7	7.0 \pm 0.4	31.0 \pm 2.2	38.0 \pm 2.6
Медь	0.06 \pm 0.02	0.28 \pm 0.01	0.34 \pm 0.03	10.0 \pm 0.3	12.0 \pm 0.2	22.0 \pm 0.5
Цинк	0.017 \pm 0.001	0	0.017 \pm 0.001	0.4 \pm 0.09	918.0 \pm 151.3	918.4 \pm 151.4
NaCl	0	0		0	0	0

Таблица 10

Изменение структуры биопленок *Nostoc commune* под влиянием поллютантов, %

Вариант	Фототрофы		Мицелий микромицетов	
	Водоросли	Цианобактерии	Бесцветный	Окрашенный
Контроль	0.17	99.83	86.8	13.2
Бензин	3.85	96.15	1.6	98.4
Свинец	5.75	94.25	18.4	81.6
Медь	16.91	83.09	45.4	54.6
Цинк	100.0	0	0.1	99.1

Полное ингибирование наземного развития МО вызывал NaCl, причиной которого, вероятно, является осмотический стресс. Действие ТМ и бензина также приводит к существенному снижению численности фототрофных МО, особенно ярко выраженному в вариантах с цинком и медью (снижение этого показателя составляет почти 1 млн. раз для цинка и более 40 000 раз для меди). Иная картина наблюдается при анализе состояния грибного компонента восстановленных БП. Так, например, внесение цинка привело к увеличению суммарной длины грибного мицелия в 13 раз по сравнению с контролем. Практически не оказал репрессивного действия бензин. Незначительное угнетение развития микромицетов отмечается только в вариантах с медью и свинцом.

Изменение структуры альго-циано-микологических сообществ под влиянием различных ЗВ проявляется не только на уровне количественных показателей (численность клеток фототрофов и длина мицелия микромицетов), но и в изменении соотношения водорослей и ЦБ, а также в перераспределении доли популяций микромицетов с бесцветным и окрашенным мицелием (табл. 10). В контроле в количественном плане наблюдается преобладание ЦБ над водорослями, такое же, как в материнской БП с доминированием *N. commune* (Домрачева и др., 2007), а также наибольший вклад бесцветных микромицетов в структуру популяций.

Под влиянием токсикантов увеличивается вклад эукариотных водорослей в формирование альгоценозов, не существенный в случае бензина и свинца, более ощутимый под влиянием меди. При этом можно вычлнить особую роль цинка – полное торможение развития ЦБ. Среди наиболее устойчивых видов фототрофов выделены и водоросли, и ЦБ. Среди ЦБ в вариантах с внесением поллютантов в массу развиваются *Phormidium formosum*, *P. boryanum*, *P. uncinatum*, *Leptolyngbya foveolarum*, доминантами среди зеленых водорослей являются *Chlorella vulgaris*, *Bracteacoccus minor*, *Stichococcus chodatii*.

Реакция микромицетов на внесение поллютантов заключается в резком увеличении в структуре комплексов микромицетов вклада грибов с меланизированным мицелием, вплоть до 98% (бензин) – 99.1% (цинк).

Агрегация клеток в подобной псевдоткани чрезвычайно прочна. Ее разрушение возможно только при использовании гомогенизатора, иные методы разрушения пленок «цветения» (например, широко применяемое растирание в ступке) для БП *N. commune* оказываются неприемлемыми. Результаты качественного и количественного анализа показывают, что в данном случае мы имеем дело с особой формой сожителства организмов различной систематической принадлежности, в котором наряду с метаболическим обеспечен чрезвычайно высокий уровень физических контактов особей, имеющих прямую аналогию с водными цианобактериальными матами. Представляя в сухом виде сморщенные буровато-коричневые корочки, увлажненные ностоковые ценозы превращаются в БП разнообразных оттенков зеленого цвета, в которых в зависимости от наличия в ОС различных соединений может происходить заметное изменение состава как сапротрофного, так и автотрофного блока (рис. 2, табл. 11).

Среди сапротрофов наиболее устойчивыми являются микромицеты. Их численность практически не меняется под влиянием мы-

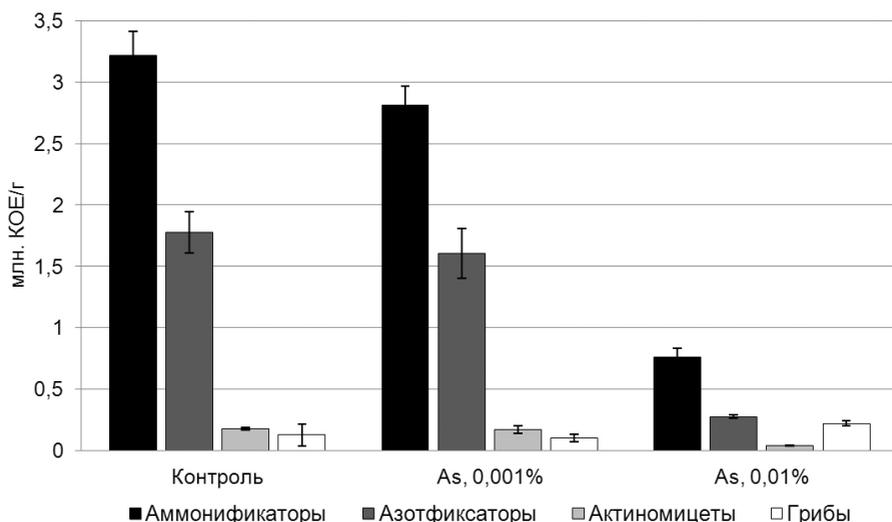


Рис. 2. Влияние мышьяка на численность МО сапротрофного комплекса БП *Nostoc commune*.

шьяка, тогда как происходит существенное снижение численности бактерий. Именно грибы остаются формообразующей структурой и при действии свинца. Так, его возрастающие концентрации с 1 до 8 ммоль/л постепенно выбивают из ностокового ценоза водоросли и ЦБ вплоть до полного их исчезновения при 8 ммоль/л. Визуально при просмотре колб с БП явно заметно их постепенное обесцвечивание от синевато-зеленых в контроле до белесых с отдельными зелеными вкраплениями при 2 ммоль/л и полностью бесцветных медузоподобных образований при 8 ммоль/л свинца. Микроскопирование этих структур выявляет стерильный, в основном меланизированный мицелий грибов. Среди наиболее устойчивых фототрофов отмечены только ЦБ *Tolypothrix tenuis*, *Phormidium boryanum* и *Lepidolynghya foveolarum*.

На морфологическом уровне деструктивное действие свинца проявляется в сокращении числа трихомов, в более активном продуцировании клетками рыхлой слизи. Чехлы ЦБ становятся более толстыми с неровными краями.

Доказательством морфологической и функциональной целостности БП было обнаружение явления самосборки (Раилкин, 1994). При разрушении природных сообществ МО, состоящих из водорослей, бактерий и одноклеточных животных, механически удаленных из природных местообитаний, наблюдалось восстановление топической и трофической структуры. Самосборка микрообрастаний из суспензии клеток в лабораторных условиях на дне чашки Петри завершалась за 24 ч. Качественный и количественный состав полученного в лаборатории сообщества почти не отличался от состава природных сообществ.

Была изучена способность к самовосстановлению цианобактериальных БП. Так, при механическом нарушении целостности БП, образованных *Oscillatoria terebriformis* и *Phormidium angustissimum* были показаны различные варианты восстановления сообщества (Сумина, 2001). При вибрации на поверхности ЦБС возникала волновая картина из чередующихся полос большей или меньшей толщины. Изменение направления освещения меняло пространственную структуру сообщества. Освещенное сверху сообщество приобретало вид пленки, снизу – объемной сети. Пузыри, образующиеся в пленке при фотосинтезе, исполь-

Таблица 11
Снижение
видового разнообразия
фототрофов биопленок
Nostoc commune
под влиянием свинца

Концентрация свинца, ммоль/л	Количество видов фототрофов
0	23
1	6
2	3
8	0

зуются как гидростаты, позволяя пленке всплывать при освещении сверху и оставаться на дне при освещении снизу. При механическом нарушении целостности БП нити не перемещались на свободные участки освещенной поверхности, а стремились к образованию компактной многослойной массы. При нанесении на сообщество минерального осадка происходит его распад на индивидуальные проползающие между частицами к свету нити, которые, достигнув поверхности осадка, снова восстанавливали целостность первоначального сообщества. Таким образом, реакция БП была специфична для каждого вида воздействия.

Возможность самосборки цианобактериальных БП мы изучали на примере БП с доминированием *N. commune*, которые были собраны у железной дороги в г. Дзержинске Нижегородской области (Кондакова и др., 2011).

Качественный состав БП определяли методом прямого микрофотографирования. Определения количественного и группового состава МО в данном сообществе проводили в суспензии. Для ее получения первоначально с помощью кисточки пленки освобождали от частиц почвы и песка до получения незагрязненной биомассы, которую механически измельчали. Отбирали среднюю пробу 1 г и гомогенизировали (9000 об./мин.) в 100 мл стерильной дистиллированной воды. В дальнейшем из суспензии по стандартной методике готовили мазки и вели количественный учет фототрофных МО и определение длины грибного мицелия под микроскопом для определения исходного состава материнской БП.

Чтобы изучить возможность разрушенного сообщества к самосборке, оставшуюся после микрофотографирования суспензию клеток вносили в чашки Петри со стерильным песком. Экспозиция опытных образцов продолжалась в течение семи недель при температуре 22–25 °С и 12-часовом освещении до появления поверхностных разрастаний, занимающих всю поверхность песка в чашках Петри. Для количественного учета МО во вновь образованных БП с помощью почвенного бурика диаметром 1 см² отбирали 10 см² восстановленных почвенных разрастаний и разбавляли дистиллированной водой до соотношения 1:10.

Комплекс фототрофов материнской БП представлен шестью видами, из которых два относятся к ГЦ азотфиксирующим ЦБ, три – к БГЦ ЦБ и один вид – зеленая водоросль (табл. 12).

Плотность организмов в данном сообществе чрезвычайно велика и составляет около 2 млрд. кл./г сухой БП, при этом более 80% приходится на долю доминанта (табл. 13).

Таблица 12

Видовой состав фототрофного комплекса биопленки *Nostoc commune*

Группы фототрофов	Виды
Азотфиксирующие ГЦ ЦБ	1. <i>Nostoc commune</i>
	2. <i>Nostoc punctiforme</i>
БГЦ ЦБ	3. <i>Phormidium autumnale</i>
	4. <i>Phormidium molle</i>
	5. <i>Leptolyngbya fragilis</i>
Одноклеточные зеленые водоросли	6. <i>Chlorella murabilis</i>

Таблица 13

Количественная характеристика фототрофного комплекса природной биопленки *Nostoc commune*

Группы фототрофов	Численность, кл./г ($\times 10^9$)	Содержание, %
<i>Nostoc commune</i>	1.61 \pm 0.21	81.64
Другие ГЦ ЦБ	0.05 \pm 0.01	2.53
БГЦ ЦБ	0.21 \pm 0.019	10.85
Одноклеточные зеленые водоросли	0.10 \pm 0.015	4.98
Всего	1.972	100

При размножении в природных или лабораторных условиях неповрежденных БП дочерние колонии начинают формироваться на материнской в виде маленьких шариков, которые затем отслаиваются и заселяют новые территории. При заселении субстрата из гомогенизированной массы пленок (суспензии одиночных клеток и нитей) формирование БП пошло по другому пути: поверхность песка затягивалась налетом фототрофов, которые, в отличие от материнской колонии *N. commune*, невозможно отделить от субстрата. Поэтому в дальнейшем количественный учет МО проводили не на 1 г БП, а на 1 см² «цветущего» песка (табл. 14). При невозможности прямого сравнения конкретных результатов количественного учета фототрофов в двух типах БП можно легко сравнить результаты, характеризующие структуру данных сообществ (табл. 14, рис. 3).

Таблица 14

Численность фототрофов в восстановленной биопленке *Nostoc commune*

Группы фототрофов	Численность, кл./г ($\times 10^7$)	Содержание, %
<i>Nostoc commune</i>	2.527 \pm 0.083	85.16
Другие ГЦ ЦБ	0.078 \pm 0.004	7.88
БГЦ ЦБ	0.232 \pm 0.014	2.65
Одноклеточные зеленые водоросли	0.127 \pm 0.02	4.31
Всего	2.264	100

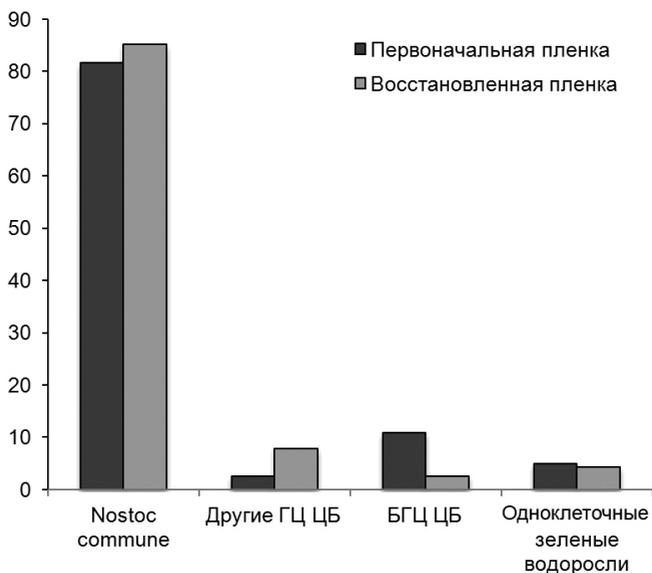


Рис. 3. Структура фототрофных комплексов в материнских и дочерних БП с доминированием *Nostoc commune*.

Анализ структурных особенностей материнской и восстановленной БП показывает, что и в дочерней БП доминирование сохраняется за *N. commune*, причем в дочерней пленке степень его доминирования даже возрастает. Полностью сохраняет свою позицию одноклеточная зеленая водоросль *Chlorella murabilis*. Но изменяется представительство других ГЦ форм ЦБ (в сторону возрастания) и БГЦ их форм (в сторону снижения долевого участия). В целом соотношение между азотфиксирующими и БГЦ формами в исходной и восстановленной БП меняется незначительно (92.87 к 7.13% – в материнской, 94.85 к 5.15% – в дочерней). Все выявленные изменения в структуре дочерней БП столь невелики, что можно постулировать доказанным процесс самосборки БП *N. commune* из механически разрушенного сообщества.

Данные, приведенные в табл. 15, показывают, что длина нитей фототрофных комплексов в природной и восстановленной БП *Nostoc commune* чрезвычайно велика и достигает около 9 км/г природной пленки и свыше 100 м/см² – восстановленной.

Существенную роль в агрегации БП и скреплении с частицами почвы имеет также мицелий микромицетов, длина которого превышает 2 км на 1 г или на 1 см² БП (табл. 16). При этом, если в мате-

Таблица 15

Длина нитей фототрофных комплексов в биопленках *Nostoc commune*

Группы фототрофов	Длина нитей фототрофного комплекса	
	Природной БП, м/г	Восстановленной БП, м/см ²
<i>Nostoc commune</i>	8050±915	126±4
Другие ГЦ ЦБ	150±30	2±0.1
БГЦ ЦБ	630±57	7±0.4
Всего	8830±1002	135±4.5

Таблица 16

Соотношение нитчатых и мицелиальных форм в биопленках *Nostoc commune*

Биопленки	Длина нитей ЦБ	Длина мицелия	Суммарная длина нитей и мицелия
Природная, м/г	8830±1002	2489±44.8	11319±1047
Восстановленная, м/см ²	135±4.5	2151±35.4	2286±40

ринской БП вклад микромицетов в формирование сетчато-мицелиальной структуры составляет всего 22%, то в восстановленной БП этот показатель равен 94.1%.

Таким образом, природные БП с доминированием *N. commune* – это многовидовые структурированные сообщества с большой плотностью клеток организмов разных таксономических групп, обладающие высокой способностью к самосборке при их механическом разрушении. Впервые показано, что во вновь образованных пленочных структурах при относительно сбалансированном участии фототрофных партнеров существенно повышается ценозообразующая роль микромицетов.

В целом, БП как особая форма существования МО в природе представляют существенный интерес для их изучения с общебиологических, экологических и биотехнологических позиций.

Глава 2

МЕХАНИЗМЫ АДАПТАЦИИ У МИКРООРГАНИЗМОВ

Изучение ответных реакции МО на стрессовые воздействия позволяет определить некоторые подходы к биодиагностике и охране загрязненных почв путем выделения резистентных и устойчивых штаммов, которые возможно использовать в качестве тест-организмов и организмов-индикаторов. Такой процесс, как биоремедиация химически загрязненных почв, также непосредственно связан с использованием отдельных микробных группировок, микробных консорциумов или растительно-микробных ассоциаций, участвующих в детоксикации поллютантов.

Организмы различной систематической принадлежности обладают различными адаптационными возможностями в условиях стрессовых воздействий для выживания в загрязненной ОС. Обзор литературных данных позволяет выделить определенные механизмы, обеспечивающие адаптацию МО к поллютантам и способность к их детоксикации. Данные процессы могут происходить как во внеклеточном пространстве, так и внутри микробных клеток.

Внеклеточные механизмы адаптации к поллютантам включают, в частности, выделение метаболитов, выделение экзоферментов, реакции, происходящие на клеточной стенке, определенные поведенческие реакции, а также кооперативные отношения с микробами-спутниками.

Внутриклеточные механизмы адаптации включают образование нерастворимых соединений, внутриклеточный ферментативный гидролиз, процесс биосорбции как особый случай снижения концентрации ЗВ, внутриклеточный синтез веществ, обладающих защитной функцией.

2.1. Внеклеточные механизмы адаптации и детоксикации

Выделение экзометаболитов – неотъемлемая часть жизненной стратегии МО. Попадая в ОС, поллютанты в первую очередь сталкиваются с экзометаболитами МО и компонентами клеточных стенок.

При этом активная концентрация поллютантов в среде может значительно изменяться за счет взаимодействия с выделяемыми веществами. Так, усиленное выделение метаболитов происходит у водорослей при ухудшении внешних условий. Для сохранения генофонда при токсическом разрушении клеток и метаболических отношений может сохраняться 2% и менее от их исходного количества (Веселаго и др., 1987). В подобных случаях функционирование популяции восстанавливается за счет размножения оставшихся клеток и накопления метаболитов. В популяциях одноклеточных водорослей постоянно имеются покоящиеся клетки, которые сохраняют жизнеспособность неопределенно долгое время. Между резервной частью клеток и остальной частью популяции возникает взаимодействие на уровне метаболитных отношений, приводящее к активному размножению покоящихся клеток и восстановлению популяции.

Среди экзометаболитов встречаются соединения различной химической природы. Например, представители про- и эукариотных МО конститутивно образуют и экскретируют в ОС белковые соединения (реактивирующие факторы, состоящие из двух пептидов), участвующие в защите и реактивации клеток, подвергаемых действию летальных стрессов разной природы (Воробьева и др., 2009). Выживаемость грамотрицательных, грамположительных бактерий и дрожжей в присутствии реактивирующих факторов увеличивается в 5–20 раз для бактерий и в 4–6 раз для дрожжей.

Сорбция на поверхности клеток обусловлена наличием в клеточных стенках соединений, имеющих функциональные группы (фосфатная, карбоксильная, сульфгидрильная, гидроксильная и др.), способные связывать положительно заряженные ионы ТМ. Такой вид сорбции происходит быстро, обратимо, часто не зависит от температуры и энергетического метаболизма.

Механизмы, которыми металл связывается на поверхности клетки, вероятно, включают электростатические взаимодействия, ван-дер-ваальсовы силы, ковалентное взаимодействие, комбинацию этих процессов (Beverige, Fyfe, 1985; Flemming, 1995). В случае физико-химического взаимодействия, основанного на физической адсорбции, ионном обмене и комплексообразовании между металлом и функциональными группами поверхности клетки, поглощение металлов не зависит от метаболизма (Gadd, 1990, 1992; Volesky, 2001).

Например, показано, что за биосорбцию кобальта морскими водорослями могут быть ответственны электростатические взаимодействия (Kucusak, Volesky, 1989). Такие отрицательно заряженные группы, как карбоксильные, гидроксильные, фосфорильные груп-

пы клеточной оболочки бактерий адсорбируют катионы металлов силами электростатического поля.

Сорбция металлов может также происходить через комплексообразование на поверхности клетки между металлами и металл-связывающими белками (White et al., 1995). Биосорбция урана и тория у *Rhizopus arrhizus* имеет механизм, основанный не только на физической адсорбции, но также и на комплексообразовании на клеточной стенке (Tsezos, Volesky, 1981).

Возможность использования бактерий в качестве биосорбента ТМ базируется, в частности, на большой удельной поверхности связывания с активными центрами сорбции в бактериальных клеточных оболочках (Beveridge, 1989). Многие чистые микробные штаммы имеют чрезвычайно большие емкости селективного поглощения металлов из разбавленных металлсодержащих растворов (Nourbakhsh et al., 2002; Kang et al., 2004).

Некоторые бактерии могут производить большое количество внеклеточных полимерных веществ (Christensen, 1989; Marques et al., 1991), которые могут связывать и аккумулировать катионогенные металлы, такие как магний и кадмий. Полимер из *Alteromonas macleodii* обладал родством к свинцу, кадмию и цинку. Свинец поглощался избирательно, но между цинком и кадмием отмечали конкуренцию за одни и те же центры связывания (Loaec et al., 1997). Поверхности клетки грамположительных и грамотрицательных бактерий, живые или неживые, имеют множество функциональных групп, которые связывают ионы металлов с внеклеточными полимерами. У грамотрицательных бактерий эти группы состоят из полисахаридов и белков, которые менее жестко связаны с поверхностью клетки. Внешние полисахариды грамотрицательных бактерий содержат карбоксильные, гидроксильные, сульфатные, фосфатные и аминогруппы, которые могут координационно взаимодействовать с ионами ТМ. У грамположительных бактерий эту функцию выполняют тейхоевые кислоты, равно как полисахариды и белки, которые не закреплены в клеточной оболочке, поэтому они могут накапливать больше ионов ТМ, чем грамотрицательные бактерии (Ким, Канг, 2009).

При исследовании сравнительной способности к удалению ионов Cu^{2+} у образующих экзополисахариды ЦБ в разных технологических условиях установлено, что эффект удаления металла напрямую связан с высоким соотношением поверхности к объему в системе ЦБ–ТМ. При этом биомассу ЦБ можно многократно использовать в циклах сорбции–десорбции металла без снижения эффекта его удаления (PAPERI et al., 2006). В другой серии опытов было по-

казано, что к сорбции ряда ТМ (**Cd, Cu, Pb, Mn, Zn**) способны очищенные капсулярные полисахариды ЦБ. Потенциал насыщающего связывания полисахаридами этих металлов варьировал в пределах 1.2–4.0 мМ металла/г капсулы, что соответствует одному металлоэквиваленту на 2–4 сахаридных субъединицы полимера (Parker et al., 2000).

Отмечено влияние на снижение токсичности кадмия и цинка для фитопланктона таких комплексообразователей, как ЭДТА, фитохелатины и цистеин (Aristilde et al., 2012). На биодоступность меди для ЦБ *Nostoc linckia*, а следовательно, и ее токсичность влияет содержание в среде восстановленного глутатиона (GSH). При концентрации Cu^{2+} в водном растворе 1 мг/дм³ и увеличении мольной доли GSH к металлу от 1:1 до 1:4 наблюдается тенденция к возрастанию биодоступности (Фокина и др., 2014). Выявлено влияние природного органического вещества (гумусовые и другие полимерные природные компоненты, например, полисахариды и пептогликаны) на биодоступность и токсичность для некоторых МО (бактерии и микроводоросли, обитающие в морской воде) компонентов нанопокровов, содержащих селен, цинк, серу, кадмий, галлий, титан, серебро и некоторые другие химические элементы. При исследованиях учитывалась возможность перехода элементов в водную среду и образование соединений с природными лигандами при различных уровнях кислотности. Было обнаружено ослабление действия ионов серебра цистеином. Уменьшение биодоступности связано не только со снижением проникающей способности ионов металла, но и с уменьшением возможности сорбироваться на поверхности клеток и, как следствие, снижать приклеточную концентрацию токсиканта (Quigg et al., 2013).

К внеклеточным механизмам адаптации можно отнести и ферментативную активность МО, в результате которой происходит гидролиз поллютантов до нетоксических веществ. Особенно большое количество подобных фактов можно привести на примере деструкции нефти, нефтепродуктов и пестицидов.

Так, в серии опытов использовали пять бактериальных штаммов (*Acetobacter* sp., *Alcaligenes* sp., *Micrococcus* sp., *Arthrobacter* sp. и *Bacillus* sp.) и пять штаммов грибов (*Cephalosporium* sp. I, *Cephalosporium* sp. II, *Aspergillus* sp. I, *Aspergillus* sp. II и *Fusarium* sp.), выделенных из почвы, загрязненной нефтью, для оценки потенциальной способности нефти и ПАУ активно разлагаться по отдельности и вместе с использованием периодического культивирования на жидкой среде с мазутом до 1000 мг/л (Song Xue-ying et al., 2004).

Опыт проводили при 25–30 °С в течение 100 дней в темноте. Результаты показали более быстрое разложение нефти и ПАУ в начале эксперимента (первые 20 дней) инокулированными бактериями и грибами и их смесью, чем местными штаммами МО. Затем проявилась противоположная тенденция: коэффициент удаления местными штаммами превосходил обработку любыми другими внесенными МО. Эта тенденция оставалась до конца эксперимента, показывая ограниченные конкурентные возможности инокулированных МО разлагать загрязнение и природную селекцию местных МО для использования в биодеградациии.

Из почв, загрязненных отходами химических предприятий, выделены МО, способные разлагать моно-, полиароматические углеводороды и ряд хлорорганических соединений. Бактерии-деструкторы были отнесены к родам *Pseudomonas*, *Flavobacterium*, *Alcaligenes*, *Rhodococcus*, *Microbacterium*, *Cellulomonos*, *Arthrobacter*, *Brevibacterium*. Выявленные бактерии утилизируют ксенобиотики в широком диапазоне температур, pH среды и в присутствии высоких концентраций хлорида натрия (Плотникова и др., 2011).

Среди фототрофных МО выделяется роль ЦБ при биодеградациии органических контаминантов. В частности, при изучении разложения органических веществ в сточных водах бумажной промышленности было установлено, что продукты жизнедеятельности ЦБ влияют на рост и активность наиболее распространенных бактерий, утилизирующих такие соединения, как фенол, дихлорацетат и дихлорфеноксиуксусную кислоту. Одновременное присутствие экссудатов ЦБ и указанных трех субстратов оказывало синергическое влияние на рост бактерий в первую очередь из р. *Ancyclobacter* (Kirkwood et al., 2006). Кроме ЦБ, отмечают деградационную роль и микроскопических водорослей, например, показано, что клетки *Chlorella* sp. способствуют увеличению скорости деградации три-, ди- и монобутиловохлоридов в водных растворах (Zhang et al., 1998).

Следовательно, механизмы внеклеточной детоксикации поллютантов, обнаруженные у МО, позволяют снизить концентрацию токсикантов в ОС и сделать эту среду благоприятной для развития МО.

Помимо механизмов внеклеточной адаптации и детоксикации существуют пути внутриклеточного обезвреживания токсикантов.

2.2. Внутриклеточные механизмы адаптации и детоксикации

Случаи появления стабильной устойчивости к токсикантам выявлены у целого ряда МО. В зависимости от природы токсиканта в клетках МО могут запускаться различные механизмы. Адаптация МО к ТМ обусловлена комплексом разнообразных факторов.

Вероятно, наиболее подробно изучены механизмы адаптации МО к действию ТМ. В частности, доказана способность МО снижать концентрацию ТМ в ОС, что обусловлено особенностями химического строения клеток МО и спецификой их функционирования в присутствии ионов ТМ.

Активный транспорт металла через мембраны клетки приводит к его внутриклеточному накоплению, которое зависит от метаболизма бактерии (Veglio, Beolchini, 1997). Жизненно необходимые металлы активно поглощаются специализированными системами поглощения, другие, второстепенные металлы, также могут поглощаться, поскольку их ошибочно принимают за микроэлементы (Ledin, 2000).

Фактически многие виды бактерий способны к преобразованию ионов металлов и неметаллов до органометаллических и органоинорганических лигандов внутри клетки, типа металлотионеинов (МТ) (Robinson et al., 2001).

У МО также имеются **метаболические процессы типа биоосаждения для усиления поглощения металлов (Gadd, 2000; Vails, de Lorenzo, 2002).** Осаждение ТМ в клетках обусловлено работой ферментных систем, преобразующих одну форму металла в другую, при этом образуется осадок.

Невероятно **металлосодержащие вещества осаждаются в виде ионов металлов, объединенных с различными анионами, образующимися при метаболизме клетки (Kotrba, Ruml, 2000).** Например, *Citrobacter* sp. может **накапливать соединения уровня урана, никеля и циркония за счет формирования осадков фосфатов металлов (Basnakova, Macaskie, 1999).** Иногда осаждение ТМ не является результатом непосредственного действия на них химических веществ МО. Так, в присутствии желатина сульфатредуцирующие бактерии активно продуцируют сероводород, последний в свою очередь осаждает практически все ионы ТМ. Осадок может адсорбироваться на поверхности клеток или выпадать независимо от организмов.

Необходимо отметить, что снижение концентрации ТМ в среде часто носит характер ответной реакции на увеличение содержания токсиканта и направлено на его детоксикацию.

Так как явление снижения концентрации ионов ТМ в среде имеет большое прикладное значение, исследователи ограничиваются изучением остаточного содержания токсиканта в культуральной жидкости, тем самым обозначая все количество ТМ независимо от его формы и местонахождения относительно клетки (внутри или на клеточной стенке) более общим понятием – сорбционная емкость, сорбционная активность и т.д., а процесс накопления – сорбция,

биосорбция и т.п. Хотя встречаются исследования, где отражено накопление металла в различных частях клетки, фракциях или в результате различных процессов.

подавляющее большинство изученных МО обладает определенной сорбционной активностью по отношению к ТМ. Скорость и величина биосорбции определяется многими факторами и зависит от вида и возраста культур МО, времени контакта, рН, концентрации ТМ в ОС.

Показано, что биосорбция Cu^{2+} *Ganoderma lucidum* и *Aspergillus niger* из водного раствора зависит от рН среды: связывание металла имело тенденцию к увеличению при рН от 2 до 6 с максимумом между 5 и 6 (Rao et al., 1993).

Адсорбция ионов кобальта (II), никеля (II) и хрома (III) *Pseudomonas aeruginosa* сильно зависит от рН раствора. Процент адсорбции металла при более низких уровнях рН (1–3) был значительно ниже из-за конкуренции с ионами H^+ за центры связывания на поверхности бактерий. Увеличение рН способствовало сорбции металлов главным образом за счет повышенного содержания отрицательно заряженных групп на поверхности клеток (Ким, Канг, 2009).

При исследовании многокомпонентной микробной системы в качестве биосорбента было показано, что уровень сорбции возрастает при повышении значения рН (Ledin, Krantz-Rulker, 1993). В противоположность этому снижение рН с 4.5 до 2.0 вызывало увеличение извлечения ТМ автотрофной бактерией *Thiobacillus* spp. из растворов, содержащих **Cd, Co, Cu, Ni, Pb, Sr, Ti, Zn**. Максимальное извлечение (более 90%) установлено для Cu и Pb, для Cd, Co, Ni, Sr – 60–80% (Kaysner et al., 2001). При значениях рН <2 было возможным селективное извлечение Ag и Au из растворов биомассой МО, отходов микробиологических производств антибиотиков (*Aspergillus terreus*, *Rhizopus arrhizus*, кормовых дрожжей) с отделением сопутствующих ТМ – Cu и Ni (Каравайко, Захарова, 1996). При этом биосорбционная активность изученных МО достигает 94.0-98.8% – такой же величины, как у активированного угля (98.8%).

Поглощение ионов некоторых ТМ из ОС иногда регулируется другими ионами. Так, показано, что ионы Mg^{2+} регулируют поглощение ионов Ni^{2+} клетками бактерий р. *Pseudomonas*, защищая таким образом их от этого токсичного металла (Tripathi, Strivastova, 2006). Особенности биосорбции ТМ из смешанных растворов клетками ЦБ *Spirulina platensis* существенно изменяются в зависимости от концентрации ТМ, состояния клеток и преинкубации с солями ТМ: сорбционная способность живых клеток выше, чем мертвых, если концентрация таких ионов, как Co^{2+} или Mn^{2+} не превы-

шает $0.1-10.0^{-3}$ моль/л. При более высоких концентрациях этих ионов сорбция в обоих случаях близка для живых и инактивированных клеток и составляет около 1 мг металла/г сухой биомассы. Препринкубация культуры ЦБ с солями кобальта и марганца приводит к тому, что сорбционные параметры инактивированных клеток превышают таковые показатели для метаболизирующих клеток (Карамушка и др., 1998).

Максимальной биосорбционной активности БП *Arthobacter vicinus* (до 50–100% удаления Pb из раствора) способствовало размещение БП на активированном угле (Quitelas, Tavares, 2002). Способностью в $10-10^4$ раза концентрировать катионы ТМ обладают БП морских прокариот *Hyphomonas* sp. и *Shewanella colwelliana* за счет выделения экзополисахаридов (Weiner et al., 1994).

При экспонировании двух видов водорослей (*Chlorella pyrenoidosa* и *Scenedesmus obliquus*) при разных концентрациях Zn^{2+} и Cu^{2+} в течение восьми дней было отмечено, что эффективность удаления из среды соединений Zn^{2+} резко увеличивалась в первый день, затем стабилизировалась. Эффективность удаления соединений Cu^{2+} медленно нарастала в течение всего периода опыта. Во всех культурах количество обоих металлов, удаляемых интерцеллюлярно, было намного меньше адсорбируемых поверхностью клеток. Максимальная эффективность удаления обоих металлов из водных растворов приближалась к 100%. Ионы Cu^{2+} эффективнее удаляла *Chlorella pyrenoidosa*, чем *Scenedesmus obliquus*, который, в свою очередь, эффективнее удалял ионы Zn^{2+} , чем Cu^{2+} (Znou et al., 2012).

Размеры сорбции колеблются в зависимости от вида МО и формы присутствия ТМ в ОС. При исследовании биоаккумуляции ионов Cu^{2+} клетками зеленой водоросли *Dunaliella viridis* было установлено, что при внесении в среду 10 мг/л $CuSO_4 \cdot 7H_2O$ в клетках обнаружилось до 1.8 г/кг ионов Cu^{2+} (Голтвянский, 1999). При изучении биоаккумуляции цинка, осуществляемой популяциями зеленой водоросли *Spirogyra fluviatilis*, оказалось, что поглощение ионов Zn^{2+} усиливалось при возрастании его концентрации в среде вне зависимости от уровня органического загрязнения местообитаний (Saygideger, 1998).

При изучении сорбционной активности меланизированных грибов *Alternaria alternata* и *Aspergillus carbonarius* было показано, что меланинодержащая биомасса и чистые меланины микромицетов различаются по величине сорбционной емкости по отношению к различным ТМ, по селективности их извлечения из растворов, при этом очистка пигментов от других компонентов биомассы улучшает их сорбционные свойства (Ровбель и др., 2000).

Высокая сорбционная способность по отношению к ТМ нашла отражение в создании и патентовании множества биосорбентов.

В способе биологической очистки водных растворов от хрома мицелием грибов *Aspersillus flaeres* при исходной концентрации хрома (VI) 11.4 г/л и хрома (III) 0.39 г/л степень очистки составляет 72.8% (Роуз, 1971).

В наших опытах было показано (Фокина и др., 2015), что контактирование водных растворов CuSO_4 с суспензией гомогенизированной культуры с доминированием БГЦ ЦБ рода *Phormidium* в течение 1–3 ч в соотношении 0.2 г биомассы/л раствора приводит к снижению содержания ионов меди в растворе. При этом из индивидуальных растворов с максимальной концентрацией Cu^{2+} 20 мг/дм³ степень очистки составляет 95.7–99.4%, что соответствует снижению концентрации меди до уровня, близкого к ПДК (0.1 мг/дм³). Уже в первые минуты после контакта концентрация металла снижается на 99.4%. Из растворов, содержащих смесь с ионами меди (II), за 1–3 ч концентрация меди снижается на 98.9%. При проведении очистки воды от ионов меди нет необходимости в постоянном встряхивании, достаточно перемешать культуру ЦБ в растворе, содержащем ионы Cu^{2+} , один-два раза в течение времени контакта. Достижение необходимого положительного результата стало возможным при следующем составе доминирующих видов: *P. ambiguum* (Jom.), *P. boryanum* (Kütz.), *Leptolyngbya foveolarum* (Rabenhorste × Gom), *Plectonema boryanum* (Gom. f. *boryanum*) (Патент РФ 2501745). Подобный эффект наблюдается и по отношению к ионам никеля, при контактировании водных растворов NiSO_4 с суспензией гомогенизированной культуры от 1 до 3 ч в соотношении 0.2 г биомассы/л раствора. При этом из индивидуальных растворов с концентрацией Ni^{2+} 20 мг/дм³ степень очистки составляет 99.4–99.9%, что соответствует снижению концентрации никеля до уровня ПДК (0.1 мг/дм³) и менее. Уже в первые минуты после контакта концентрация металла снижается на 98.5% (Патент РФ 2521653).

Большой сорбционный потенциал отмечен у родококков, способных аккумулировать металлы из загрязненных естественных мест обитания (Пешкур, 2000). Предложен способ извлечения металла цезия с помощью *Rhodococcus erythropolis* CS 98 и *Rhodococcus* sp. strain CS 402 (Tomioka et al., 1994). Решаются задачи по подбору оптимальных условий эффективного извлечения цезия с учетом температуры, pH, источника углерода, соотношения ионов K^+ и Cs^+ в среде культивирования (Пешкур, 2000).

Оптимальными условиями, при которых происходит интенсивное (от 49 до 70%) извлечение металлов Zn, Cd, Pb из среды, оказа-

лись следующие: температура 25–28 °С, рН 7.8–8.0, источник углерода – ацетат аммония, присутствие металлов (Pb, Zn или Cd) в концентрации от 0.29 до 2.47 мг/дм³. По полученным данным наиболее активными биоаккумуляторами Zn, Pb и Cd являются коллекционные штаммы *R. ruber* (Патент РФ 2216525).

Широко распространенные бактерии серебряных рудников *Thiobacillus ferro oxidans* и *Th. thiooxidans* накапливают около 250 мг Ag/г сухой биомассы. Количество связанного серебра зависит от условий эксперимента – от рН, регулирующего степень ионизации поверхностных групп клетки, и от присутствия анионных лигандов в среде. Так, ЭДТА, сульфат, хлорид, фосфат, глутамат и карбонат ингибируют связывание ионов серебра клетками МО. Перспективны микробиологические методы сорбции и осаждения ионов металлов. Для извлечения металлов из растворов могут быть использованы представители различных таксономических групп. Так, клетки *Th. ferrooxidans* извлекают из раствора ионы Cd(II), Co(II), Cu(II), Cr(VI), Fe(III), Ni(II), Ag(I), Au(III); ЦБ – Cd(II), Au(III); клетки хлореллы – Cd(II), Ni(II), Co(II), Zn(II), Sr(II), Mo(II); дрожжи *Candida lipolytica*, *Candida utilis*, *Rhodotorula mucilaginosa* – Cd(II), Co(II), Cu(II), Ni(II), Zn (II); мицелиальные грибы рода *Aspergillus* – Co(II), Ra(II) (Бурукаева и др., 1999).

Кроме того, на степень поглощения МО поллютантов влияет форма нахождения культуры в среде. Показано, что ЦБС в виде пленок поглощают ТМ меньше, чем те же сообщества, но в гомогенизированном состоянии (Горностаева и др., 2013).

Изучение способности накапливать ТМ ЦБ информативнее, чем определение остаточного содержания их в фильтрате. Например, изучение накопления меди в различных фракциях культуры ЦБ *N. linckia* 271 в ходе ее контакта с раствором CuSO₄ помогло установить временную динамику содержания металла в различных частях клетки, предположить механизм адаптации культуры к действию токсиканта (Фокина и др., 2014).

В первую очередь результатом контакта катионов металлов и МО является изменение физиолого-биохимических свойств, состава и структуры их клеток. Например, снижение цитотоксичности Cu у водоросли *Pseudonitzshia* spp. обусловлено продуцированием домоевой кислоты, хелатирующей Cu, при этом повышается активность клеточной эстеразы, автофлуоресценция хлорофилла и содержание липидов (Lelong et al., 2012). Резистентность клеток ЦБ *Anacystis nidulans* к ионам меди возрастает в условиях усиленного синтеза клеточных полисахаридов (Хасанова и др., 1999). Снижению токсичности ионов меди вплоть до полного ее отсутствия для *Scenedes-*

mus quadricauda способствуют прижизненные выделения этой водоросли (Шавырина, 2015), кроме того, токсический эффект меди определяется количеством металла, приходящимся на одну клетку (Шавырина, Гапочка, 2000).

К механизму адаптации микроводоросли *Dunaliella viridis* к высоким концентрациям сернокислой меди относят наличие дозо-зависимого эффекта экскреции метаболитов, который способствует уменьшению количества ионов меди в клетках (Божков, Могилянская, 1996). У диатомовой водоросли *Thalassiosira pseudonana* и зеленой водоросли *Chlorella autotrophica* выявлена корреляция между накоплением Cd и синтезом тиолового соединения фитохелатина, играющего роль в детоксикации Cd (Wang, Wang, 2009).

У дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* чувствительность клеток к Cu определяется составом жирных кислот цитоплазматической мембраны: нарушение целостности мембран в клетках с повышенным содержанием линолевой кислоты в два раза выше, чем у контрольных клеток (Avery et al., 1996). Для ЦБ устойчивость к ионам ТМ может быть связана с различными уровнями морфологической и генетической организации, а также циклами развития и физиолого-биохимическими особенностями культур. Наиболее уязвимыми оказываются клетки, лишенные внешних защитных приспособлений в виде слизистых чехлов (Савельев, Селях, 2000). Устойчивость водорослей и ЦБ к действию ТМ во многом определяется МТ. Накопление ТМ клетками стимулирует синтез МТ, а увеличение содержания МТ повышает устойчивость клеток к ТМ (Лебедева и др., 1998). Еще одним механизмом связывания ионов ТМ клетками ЦБ является образование кристаллитов сульфидов ТМ (Бекасова, Никандров, 2000; Бекасова и др., 2000).

При изучении адсорбции и поглощения Cu и Cd у *Chlamydomonas reinhardtii* была выявлена связь токсичности ТМ с глутатионом и последующим построением модели водорослевых биотических лигандов (Stoiber et al., 2012). Показано, что глутатион может быть ценным биомаркером токсичности.

При изучении влияния на диатомовые (*Navicula atomus*), зеленые (*Scenedesmus quadricauda*, *Clorella vulgaris*) водоросли и ЦБ (*Anabaena cylindrica*) таких ТМ, как Zn^{2+} , Pb^{2+} , Mn^{2+} , Cu^{2+} в количествах, соответствующих 1, 2 и 5 ПДК, были установлены определенные закономерности их адаптации (Грубинко, 2012). Проникновение металлов в клетки осуществлялось через сайты связывания на поверхности клеток с последующим развитием цепи адаптивных структурно-функциональных перестроек в клетке. Накопление металлов определяется площадью поглощения, средством к металлу и

сопротивляемостью клеток. Более значительно накапливаются Zn^{2+} и Pb^{2+} , меньше – Cu^{2+} и Mn^{2+} . В целом, бионакопление определяют концентрационная разница в среде и клетках и специфичность реакции клеток. Зеленые водоросли в сравнении с диатомеями и ЦБ накапливали металлов больше. Распределение металлов в клетке определяется химическим градиентом и сродством к ним субклеточных лигандов, в первую очередь белков. Биогенные ионы накапливаются преимущественно в хлоропластах и митохондриях у водорослей, небιοгенные связываются с белками эндоплазматической сети. Функциональная роль металлов у исследованных фототрофов выражается в характере взаимодействия с молекулярно-метаболическими комплексами, прежде всего мембранами (модификация липидного состава, проницаемости, активности АТФ-аз); связывании со структурными белками и ферментами (ингибирование, активирование, модулирование кооперативности). Очень часто активируется система перекисного окисления и происходит накопление вторичных метаболитов-токсикантов, активация процессов детоксикации вторичных метаболитов.

При изучении механизмов детоксикации Cd и Cu у *Euglena* и *Astasia* было показано, что оба металла аккумуляровались в клетках (De Gabrieli et al., 1996). Cd накапливался главным образом в растворимой фракции, но после четырех дней обработки переходил частично в корпускулярную фракцию, в которой всегда аккумуляровалась Cu. Cd и Cu повышали общее содержание глутатиона. *Astasia* чувствительнее к ТМ, чем *Euglena*. Это объясняют неспособностью *Astasia* синтезировать хелатирующие молекулы.

У ЦБ одной из возможных причин высокой устойчивости к ТМ могут быть гетеротрофные бактерии, обитающие в слизистой оболочке ЦБ, устойчивые к ТМ и продуцирующие сероводород (Бекасова, Никандров, 2000). Поэтому при аккумуляции ионов ТМ из ОС они трансформируются в менее токсичные сульфиды металлов, от которых потом освобождаются в процессе ускоренного обновления слизистых чехлов.

Следовательно, адаптация водорослей и ЦБ к ионам металлов – многоступенчатый процесс, который клетки пытаются контролировать на структурном и функциональном уровнях (Грубінко и др., 2011). Это комплекс регуляторных механизмов, действующих отдельно, но вместе с тем одновременно и согласованно. Он состоит из последовательной системы: мембранная и постмембранная регуляция транспорта металла в клетку и удаление из нее → отдельные ферментные адаптации (синтез толерантных к металлу ферментов) → адаптивные перестройки метаболических систем на фермент-

субстратном и регуляторном уровнях (изменение направленности и скорости отдельных метаболических систем, в первую очередь углеводного, азотистого и энергетического метаболизма) → модификация в клетках имеющих разнообразие и синтез новых молекул и соединений с хелатирующими свойствами (МТ, фитохелатины и т.п.) → формирование фено- и генотипической резистентности отдельных клеток и нового уровня популяционной выносливости видов.

В более широком плане полагают, что в процессе адаптации к токсикантам популяций водорослей и ЦБ происходит последовательная смена механизмов адаптации: фенотипическая адаптация клетки → фенотипическая адаптация популяции → генотипическая адаптация популяции → фенотипическая адаптация популяции → генотипическая адаптация популяции → фенотипическая адаптация клетки (Гапочка, 1999). В этой смене проявляется переход от нормального функционирования популяции к изменению ее структуры и восстановлению функционирования популяции, т.е. ее генофонд отличается наибольшей стабильностью и представляет основной материал для организации и осуществления функциональных процессов при неблагоприятных условиях среды.

Степень устойчивости МО к токсикантам во многом определяется тем местообитанием, откуда они были выделены. Так, при исследовании толерантности дрожжей к таким ТМ, как Cu, Zn, Ni и Cd, обнаружено, что среди многочисленных изученных штаммов из разных природных источников наиболее чувствительная популяция дрожжей была выделена из целинной почвы, а наиболее толерантная – из листьев деревьев (Vadkertiova, Slavikova, 2006).

При действии пестицида диурона появляется спонтанная долговременная адаптация к нему шести штаммов микроводоросли *Tetraselmis suecica* в 43-м поколении (Stachowski-Haberkorn et al., 2013). К поведенческим адаптационным антистрессовым механизмам у микромицетов в условиях гербицидного стресса относится увеличение линейной скорости роста, что дает возможность территориально выходить из области стресса; у грибов-фитопатогенов возможно формирование более агрессивных рас; особую устойчивость придает феномен меланизации спор и мицелия (Коробова, 2009).

Многokратно отмечалось, что адаптация к токсикантам различной химической природы у грибов проявляется в усилении процесса синтеза меланинов. Меланины – нерастворимые полимерные пигменты черного или коричневого цвета. Меланины могут быть азотсодержащими и безазотистыми соединениями. В клетках несовер-

шенных грибов меланины обычно накапливаются во время старения культуры. Наличие меланинов в клеточной стенке грибов существенно препятствует ее лизису. Меланиновые пигменты являются полифункциональными антистрессовыми веществами (Жданова, Василевская, 1988; Мамаева, Яковлев, 1999). Доминирование темноцветных микромицетов отмечено в придорожных зонах (Домрачева, 2011); на территориях, загрязненных летучими ароматическими углеводородами из бензиновых баков автомобилей, дозаторов жидкого мыла, сред с толуолом в качестве единственного источника углерода (Кулько, Марфенина, 1998; Isola et al., 2013), в аквапочвах прибрежных районов с повышенной антропогенной нагрузкой (Японское море). При этом более 80% изолятов меланинсодержащих грибов относятся к патогенным и условно патогенным для человека и животных видам: *Alternaria alternate*, *Wallemia sebi*, *Wardomyces inflatus* (Худякова, Пивкин, 2006).

Толерантность к стрессам у ЦБ *Anabaena* sp. повышается в присутствии бора за счет взаимодействия с гликолипидами, в то время как при его дефиците возникает нестабильность и дезорганизация клеточных оболочек (Abreu et al., 2014). **Хелатирующими агентами**, позволяющими ЦБ связывать ионы ТМ, по одной из гипотез являются небелковые аминокислоты (Кокшарова, 2015).

Неоднократно отмечалось, что БП проявляют более высокую адаптивную устойчивость в ответ на антимикробный стресс по сравнению с соответствующими диффузными популяциями. Предполагают, что в случае БП затруднено проникновение действующего вещества в глубинные слои. Удаленные от поверхности клетки успевают перейти в устойчивое адаптационное состояние (Szomolay et al., 2005). Клетки в достаточно плотных БП осуществляют адаптивную реакцию лучше, чем свободные клетки.

Выдвигают три гипотезы повышенной резистентности БП (Закриев, 2010). Первая гипотеза связана с барьерной функцией экстрацеллюлярного матрикса, которая заключается в медленном и неполном проникновении антимикробных агентов в глубину БП. Это достигается связыванием или нейтрализацией этих агентов как ферментами, содержащимися в матриксе, так и самими компонентами матрикса. Вторая гипотеза связана с анаэробными условиями в глубоких слоях БП и накоплением кислых продуктов метаболизма. Эти продукты могут вызвать переход бактерий в статическое состояние и замедление метаболических процессов. Третьей возможной причиной является то, что часть популяции микробов, входящих в БП, образует уникальную высокозащищенную фенотипическую форму, напоминающую спору. Такие клетки называются пер-

системами и характеризуются замедлением всех физиологических процессов.

Изучение механизмов адаптации МО к различным стрессовым факторам показало, что в зависимости от природы поллютанта и систематической принадлежности микробов существуют разнообразные пути снижения токсичности ЗВ, позволяющие МО выживать в загрязненной среде. Однако при этом неизбежно возникают определенные изменения в структуре почвенных микробных комплексов, а также изменения в протекании физиолого-биохимических процессов внутри клеток.

Глава 3

ВЛИЯНИЕ ПОЛЛЮТАНТОВ РАЗЛИЧНОЙ ХИМИЧЕСКОЙ ПРИРОДЫ НА ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ МИКРОБНЫХ СООБЩЕСТВ

3.1. Характеристика поллютантов, циркулирующих в окружающей среде

С каждым годом антропогенное и техногенное воздействие на ОС возрастает, при этом значительно изменяется спектр ЗВ – химических поллютантов. К ним относятся ЗВ неорганической и органической природы: соединения ТМ, серы, фосфора, мышьяка, азота, углерода; радионуклиды; нефтепродукты; пестициды; различные полимеры. Особую роль играют ксенобиотики – вещества, не свойственные живой природе, полученные в результате промышленного синтеза и производства новых соединений. Это представители соединений диоксинового ряда, полихлорированных дифенилов, ПАУ, металлоорганических соединений, например, трибутилированное олово, бенз(а)пирен, многие наркотики, некоторые радионуклиды, мышьяк-, хлор-, сера-, фосфоротравляющие вещества, большое количество синтетических поверхностно-активных веществ и на их основе мыломоющие и парфюмерные средства.

Безусловно, данный перечень неполный, так как химической промышленностью синтезировано несколько миллионов различных химических соединений (в основном органических), которых никогда раньше не было на Земле. В связи с этим влияние данных поллютантов на ОС сложно предсказать, поскольку обычно не существует подобных им природных соединений, поведение которых уже изучено.

Загрязнение атмосферного воздуха. В окружающую природную среду попадают переносимые ветром на значительные расстояния промышленная пыль и токсичные химические вещества, дым промышленных предприятий и тепловых электростанций (в атмосферу выбрасывается до 40% твердого несгоревшего топлива), выхлопные газы транспортных средств, радионуклиды. Дисперсные части-

цы различной химической природы (пыль, дым, туман, смог) несут основную нагрузку в качестве загрязнителей атмосферы. В составе пыли преобладают SiO_2 , Al_2O_3 , CaO , MgO , C , K_2O , Na_2O , PbO , ZnO , Fe_2O_3 , SeO_2 и As_2O_3 . Дым как дисперсная система, состоящая из твердых частиц, образующихся при горении угля, нефти, древесины, промышленных, медицинских и бытовых отходов, включает еще более широкий спектр ЗВ – соединений металлов и неметаллов. Из капель жидкости (H_2O , H_2SO_4 , углеводороды), образующихся при диспергировании жидкости в газе или при конденсации паров жидкости, состоят туманы. Весомый вклад в загрязнение атмосферы вносит смог – система, состоящая из дыма, пыли и тумана, содержащая в своем составе соединения кремния, алюминия, титана, кальция, магния, свинца, цинка, марганца, меди, циркония, бора, висмута, фториды, сульфаты, нитраты, хлориды, серную кислоту, продукты фотохимической реакции и пары воды. Ежегодно выбрасываются миллиарды тонн CO_2 , сотни миллионов тонн CO , углеводородов и золы. К настоящему времени в земной атмосфере взвешено около 20 млн. т частиц, из которых примерно 3/4 приходится на долю выбросов промышленных предприятий. С выбросами промышленных предприятий и транспорта в верхние слои атмосферы попадают специфические ЗВ органической природы: бенз(а)-пирен, диоксины, фреоны, а также огромное количество сернистого газа и оксидов азота, которые, окисляясь под действием солнечных лучей и реагируя с водяным паром, образуют аэрозоли серной и азотной кислот.

Важным источником поступления ЗВ в атмосферу является вулканическая деятельность. При мощных извержениях вулканов в атмосферу выбрасываются сотни миллионов тонн пепла. Тучи пепла скрывают землю от солнца на площади в тысячи квадратных километров.

Химическое загрязнение почв. Почва имеет в своем составе богатейший спектр почти всех элементов периодической системы с большим набором их химических соединений. Разнообразие соединений любого из элементов обеспечивает сравнительную устойчивость химического состояния почв. Так, соединения фосфора представлены преимущественно ортофосфатами, но они могут находиться одновременно в виде различных соединений с кальцием, алюминием, железом, цинком, свинцом, марганцем. О разнообразии фосфатов дает представление следующий далеко не полный перечень их соединений в почве: $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$, $\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6(\text{OH})_2$, $\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6\text{F}_2$, $\text{Ca}_4\text{H}(\text{PO}_4)_3 \cdot 3\text{H}_2\text{O}$, $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2$, CaHPO_4 , $\text{AlPO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$, $\text{FePO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$, $\text{Fe}_3(\text{PO}_4)_2 \cdot 8\text{H}_2\text{O}$, $\text{Pb}_3(\text{PO}_4)_2$, $\text{Zn}_3(\text{PO}_4)_2$, $\text{Pb}_5(\text{PO}_4)_3\text{OH}$, $\text{PbAl}_3\text{H}(\text{OH})_6(\text{PO}_4)_2$,

$MnHPO_4$. Кроме того, значительная часть фосфора представлена органическими соединениями и конденсированными фосфатами.

Железо в почвах одновременно входит в кристаллические решетки алюмосиликатов, гетит $FeO(OH)$, гематит Fe_2O_3 , различные гидроксиды. По мере расхода наиболее растворимых соединений железа его концентрация поддерживается в почвенном растворе другими соединениями железа.

Соединения кремния в почвенном растворе представлены ортокремниевой кислотой H_4SiO_4 или ее полимерными формами, а в твердых фазах одновременно сосуществуют аморфный и кристаллический диоксид кремния SiO_2 (кварц), минералы группы алюмосиликатов.

Особенно многочисленны в почвах соединения углерода. Практически всегда в почвенном воздухе есть диоксид углерода CO_2 , в почвенном растворе – угольная кислота, в степных и сухостепных почвах – $CaCO_3$ и Na_2CO_3 , это только минеральные соединения. Набор соединений в органическом веществе до сих пор не подсчитан, но в их число входят как низкомолекулярные соединения, начиная от метана CH_4 , аминокислот, простейших кислот жирного ряда, моносахаридов, так и высокомолекулярные соединения, представленные целлюлозой, лигнином, полипептидами (Гусакова, 2004).

Особое место занимают специфические для почв гуминовые вещества (фульвокислоты и гуминовые кислоты), которые в результате микробиологических, химических и физико-химических процессов образуются в почве. Фульвокислоты представляют собой комплексные высокомолекулярные соединения, устойчивые против коагуляции. Для фульвокислот характерно небольшое содержание углерода (36–44%) и азота (3.0–4.4%). Большинство солей этих кислот (фульватов бария, кальция, магния, алюминия, железа, марганца) растворимо в воде, поэтому фульвокислоты оказывают выщелачивающее воздействие на почвообразующие породы, способствуя выносу ряда элементов. Гуминовые кислоты нерастворимы в воде, но растворяются в щелочах. Все представители этой группы относятся к высокомолекулярным соединениям. Гуминовые кислоты по сравнению с фульвокислотами содержат значительно больше углерода (от 46 до 61%) и азота (от 3.3 до 6.0%). Свободная гуминовая кислота обладает растворяющей способностью по отношению к ряду минералов, однако легко коагулирует под воздействием ионов кальция, железа и др. В различных типах почв содержание гуминовых кислот варьирует от 20% в подзолистых до 40% в черноземных почвах (от общего содержания гумуса в почвах). Отношение гуминовых кислот к фульвокислотам закономерно увеличивается от

подзолистых почв к черноземным и затем уменьшается по направлению к почвам пустынь (Гусакова, 2004).

За последние годы к потере почвенного плодородия вследствие его истощения и эрозии прибавилось техногенное загрязнение почв. При всем многообразии химического состава почв – центрального звена экосистемы, ценного природного ресурса и средства производства, они наиболее подвержены техногенному влиянию.

Продолжительность пребывания загрязняющих компонентов в почве, особенно ТМ, значительно дольше, чем в других частях биосферы. Причем загрязнение почвы редко бывает «монополлютантным», обычно оно «полиполлютантное», что вызывает значительные трудности при нормировании (Добровольский и др., 2012). Металлы, накапливающиеся в почве, медленно удаляются при выщелачивании, потреблении растениями, эрозии и дефляции (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989). Первые попытки разработки комплексных или сочетанных оценочных показателей вредного действия на почву были выполнены в отношении ТМ и токсичных неметаллов. Для расчета показателя оценки аддитивного (суммарного) воздействия поллютанта на почву (Z_c) Ю.Е. Саэт с соавторами (1990) и Ю.Н. Водяницкий (2008) предложили формулу:

$$Z_c = \sum_{i=1}^n \frac{C_i - C_{i\phi}}{C_{i\phi}} + 1 = \sum_{i=1}^n K_c - (n-1),$$

где K_c – коэффициент концентрации (отношение содержания химического элемента в оцениваемом объекте к его фоновому содержанию); n – число химических элементов, входящих в изучаемую ассоциацию; C_i – аномальное содержание; $C_{i\phi}$ – фоновое содержание. Предложены критические значения, характеризующие суммарное загрязнение $Z_{ст.}$ по степени опасности для почвы. Так, при $Z_{ст.} < 16$ загрязнение считается неопасным и оно принимается за допустимую величину; при $16 < Z_{ст.} < 32$ – умеренно опасным; при $32 < Z_{ст.} < 128$ – опасным; при $Z_{ст.} > 128$ – чрезвычайно опасным (Выборов и др., 2004; Добровольский и др., 2002).

Воду и воздух современными технологиями можно очистить, а полностью обезвредить зараженную землю практически невозможно. Тяжелые металлы, как правило, накапливаются в почвенной толще, особенно в верхних гумусовых горизонтах. Период их удаления (или удаления половины от начальной концентрации) при выщелачивании, эрозии, потреблении растениями, дефляции из почвы сильно варьирует для различных элементов, зависит от типа почвы и составляет достаточно продолжительный период времени: для цинка – 70–510 лет, кадмия – 13–110, меди – 310–1500, свин-

ца – 740–5900 лет (Садовникова, 1994; Кирейчева, Глазунова, 1995; Методические указания, 1987; Государственный доклад, 1999).

В среднем по России к началу 2000 г. около 12% проанализированных проб почвы не отвечало гигиеническим нормативам по санитарно-химическим показателям, из них в 2% обнаружено повышенное содержание пестицидов и в 15% – ТМ; 18% проб почвы не отвечало гигиеническим нормативам по микробиологическим показателям. В 2017 г. доля проб почвы, не соответствующих санитарно-эпидемиологическим требованиям по санитарно-химическим показателям, в сравнении с 2015 г. снизилась на 0.73%, микробиологическим – на 0.7, паразитологическим – на 0.10%. С 2010 по 2017 г. микробиологическое загрязнение почв является приоритетным фактором, оказывающим влияние на качество почвы селитебных зон. На втором месте – санитарно-химическое загрязнение, на третьем – паразитологическое (Государственный доклад «О состоянии санитарно-эпидемиологического благополучия населения в Российской Федерации в 2017 году»).

Основными причинами ухудшения почв являются водная и ветровая эрозия, засоление, подщелачивание, подкисление, заболачивание, физическая деградация (уплотнение), разрушение и отчуждение почвы при строительстве, добыче полезных ископаемых и химическое загрязнение.

Из всех видов загрязнения ОС химическое загрязнение природных сред и объектов представляется наиболее опасным, так как может воздействовать на живые экосистемы широким спектром ЗВ при совместном их присутствии, вызывая отклики на эффекты суммации, кумуляции как на организменном, видовом, так и на клеточном и субклеточном уровнях. При этом следует иметь в виду, что к опасным относятся лишь те ЗВ, которые поступают и содержатся в ОС в количествах, превышающих их региональные фоновые уровни.

Химическое загрязнение почв вызвано многими причинами: атмосферным переносом ЗВ (ТМ, фтор, мышьяк, пестициды, кислые дожди); сельскохозяйственным загрязнением (удобрения, пестициды); наземным загрязнением нефтью и нефтепродуктами, отходами промышленного и топливно-энергетического комплекса.

Химические ЗВ по степени опасности согласно ГОСТ 17.4.1.02-83 классифицируются на высокоопасные, умеренно опасные и малоопасные. К высокоопасным ЗВ относятся соединения, содержащие Hg, As, Cd, Pb, Se, F, Zn и бенз(а)пирен; к умеренно опасным – Cu, Cr, Sb, Mo, Co, Ni, B; малоопасным соединениям – Sr, Mn, V, W, Ba и ацетофенон. Этим же ГОСТом устанавливается класс опасности

Таблица 17

**Показатели, используемые для определения класса опасности
химических веществ (ГОСТ 17.4.1.02-83)**

Показатели	Нормы для классов опасности		
	1	2	3
Устойчивость в почве, месяцев	12	6–12	Более 6
ПДК в почве, мг/кг	0.2	0.2–0.5	Более 0.5
Устойчивость в растениях, месяцев	3	1–3	Менее 1
Токсичность (ЛД ₅₀)	200	200–1000	Более 1000
Влияние на пищевую ценность сельскохозяйственных продуктов	Сильное	Умеренное	Нет
Миграция в экосистеме	Сильная	Умеренная	Нет

для экосистемы химических ЗВ по не менее трем из перечисленных показателей (табл. 17).

Следствием химического загрязнения почв является засоление, закисление, потеря элементов питания, снижение численности и видового разнообразия почвенной микрофлоры, фауны и, в целом, плодородия. Антропогенная деградация почв состоит в нарушении ее структуры, функциональных особенностей, создает угрозу для всей почвенной биоты. Кроме того, загрязненная почва может прямо или опосредованно оказывать токсическое, аллергическое, канцерогенное, мутагенное и другие воздействия на здоровье людей и санитарные условия их жизни. Она может стать источником загрязнения атмосферного воздуха, воды, продуктов питания человека и кормов животных (Белоусова и др., 2012).

Загрязнение почв тяжелыми металлами. ТМ поступают в почву преимущественно из атмосферы с выбросами промышленных предприятий, а свинец – с выхлопными газами автомобилей. Наиболее типичные загрязнители почв из ТМ – свинец, кадмий, ртуть, цинк, молибден, никель, кобальт, олово, титан, медь, ванадий. Из атмосферы в почву ТМ попадают чаще всего в форме оксидов, в почве они постепенно растворяются, переходя в гидроксиды, карбонаты или в форму обменных катионов.

Поступившие в почву металлы распределяются между твердой и жидкой фазами почвы. Органические и минеральные компоненты твердых фаз почвы удерживают металлы за счет разных механизмов с различной прочностью. Эти обстоятельства имеют важное экологическое значение. От того, как много будет поглощено почвами металлов и как прочно они будут удержаны, зависит способность загрязненных почв влиять на состав и свойства вод, растений, воздуха, способность ТМ к миграции. От этих же факторов зависит буферная способность почв по отношению к ЗВ, способность их выполнять в ландшафте барьерные функции (Мотузова, Карпова, 2013).

Большая часть поступивших на поверхность ТМ закрепляется в верхних гумусовых горизонтах. ТМ сорбируются на поверхности почвенных частиц, связываются с органическими соединениями, аккумулируются в гидроксидах железа, входят в состав кристаллических решеток глинистых минералов, образуют собственные минералы в результате изоморфного замещения, находятся в растворенном состоянии в почвенной влаге и газообразном состоянии в почвенном воздухе, являясь составной частью почвенной биоты (Brummer et al., 1983; Александрова, 1966, 1980; Глазовская, 1988; Кулматов, 1988; Ильин, 1991; Орлов и др., 1991; Добровольский, 1997; Водяницкий, Добровольский, 1998; Травникова и др., 2000).

Количество поглощенных почвой металлов и прочность их удержания являются функцией концентрации металлов в растворах, взаимодействующих с почвой, а также свойств почвы и свойств металла. ТМ связаны с составляющими твердой фазы как прочными хемосорбционными связями, так и в форме катионного обмена. Обменные формы металлов составляют незначительную часть общей массы металлов, находящихся в почве (Добровольский, 1997). Основным процессом, контролирующим уровень концентрации ТМ в почвенных растворах, является не осаждение труднорастворимых соединений, а их адсорбция (Горбатов, 1988). Со временем в почвах происходит уменьшение содержания водорастворимой, обменной и непрочносвязанной форм соединений ТМ вне зависимости от того, поступили ТМ в почву в виде оксида или растворимой соли (Алексеев, 1979; Тихомиров и др., 1979; Горбатов, Обухов, 1989).

При малых нагрузках почва способна поглотить ЗВ полностью вследствие процессов ионного обмена, специфической сорбции. Эта способность проявляется тем сильнее, чем большей дисперсностью характеризуется почва, чем выше в ней содержание органических веществ. Не меньшее значение имеет реакция почв: повышение рН способствует увеличению поглощения почвами ТМ. Повышение нагрузки ведет к снижению поглощения. Внесенный металл поглощается почвой не полностью, но между концентрацией металла в растворе, взаимодействующим с почвой, и количеством поглощенного металла имеет место прямолинейная зависимость. Последующее повышение нагрузки ведет к дальнейшему уменьшению количества поглощенного почвой металла вследствие ограниченного количества позиций в обменно-сорбционном комплексе, способных к обменному и безобменному поглощению ионов металлов. Ранее наблюдающаяся прямолинейная зависимость между концентрацией металлов в растворе и их количеством, поглощенным твердыми фазами, нарушается. На следующем этапе возможности твердых фаз почвы по-

глощать новые дозы ионов металлов почти полностью исчерпываются, увеличение концентрации металла во взаимодействующем с почвой растворе практически перестанет влиять на поглощение металла. Способность почв поглощать ионы ТМ в широком интервале их концентраций во взаимодействующем с почвой растворе свидетельствует о полифункциональности столь гетерогенного природного тела, каким является почва, о разнообразии механизмов, обеспечивающих ее способность удерживая металлы защищать от загрязнения сопредельные с почвой среды. Но очевидно, что эта способность почвы не беспредельна (Мотузова, Карпова, 2013).

В отличие от многих других загрязнителей, не встречающихся в естественной среде, ТМ считаются ЗВ только в том случае, когда их количество значительно превышает обычное содержание для данной почвенной разности. Кроме того, токсичность металлов сильно зависит от кислотности, гранулометрического состава, содержания органического вещества, емкости катионного обмена, степени увлажнения почвы.

Доля проб почвы, не соответствующей гигиеническим нормативам по содержанию ТМ в селитебной зоне, в 2010 г. значительно превысила средний показатель по РФ (5.6%) в Приморском, Хабаровском, Красноярском краях, Мурманской, Кировской, Свердловской, Тульской, Вологодской, Челябинской областях, Республике Северная Осетия – Алания, г. Москве. Главной причиной роста данного показателя является аккумуляция токсичных веществ в почвах селитебных территорий, расположенных вблизи источников промышленных выбросов и транспортных артерий.

Приоритетными факторами опасности для здоровья населения является присутствие в почвах селитебных зон таких токсичных веществ, как ртуть, кадмий и свинец. В 2017 г. наиболее высокая доля проб почвы с превышением содержания ТМ зафиксирована на селитебных территориях Приморского края (88.1%), Кировской области (46.3%), Северной Осетии – Алании (29.1%), Челябинской (21.0%). Наибольшая доля проб почвы в селитебной зоне с загрязнением ртутью выявлена в Хабаровском крае (1.37%), Курганской области (1.35%), свинцом – в Республике Северная Осетия – Алания (29.1%), Приморском крае (16.0%), г. Санкт-Петербурге (14.4%) и Республике Крым (10.4%), кадмием – в Республике Северная Осетия – Алания (29.1%) (Государственный доклад «О состоянии санитарно-эпидемиологического благополучия населения в Российской Федерации в 2017 году»).

Для живых организмов существуют оптимальные концентрации химических элементов во внешней среде, опасны для них как пониженные, так и повышенные концентрации этих веществ.

Повышение концентрации ТМ в почве приводит к их накоплению в растительных объектах, а это сопровождается загрязнением пищевых цепей (Пейве, 1961; Школьник, 1974; Левин и др., 1989; Черных, 1995). Отмечается, что высокие концентрации ТМ делают почву непригодной для роста растений (Покровская, 1986).

Тяжелые металлы могут влиять на структуру, количественный состав и физиолого-биохимические процессы МО. При небольшом превышении фонового содержания ТМ в почвах (в 5–10 раз) обычно не отмечается отчетливого изменения микробиологической активности. Известно, что медь, цинк, кобальт, молибден, железо, марганец, никель, ванадий, хром и некоторые другие металлы и неметаллы являются составной частью ферментов, витаминов, пигментов, катализируют важнейшие биохимические реакции, участвуют в окислительно-восстановительных процессах, в процессах метаболизма железа, кислорода, жиров, участвуют в фиксации азота и других жизненно важных процессах, поэтому поступление их в живые организмы в малых количествах, как правило, стимулирует рост и метаболическую активность как МО, так и высших растений (Одум, 1986; Евдокимова, 1995). При более высоких уровнях загрязнения ТМ происходит снижение биологической активности, меняется видовая структура микробных сообществ (Добровольский, 2002). Под влиянием ТМ может происходить возрастание или снижение общей численности МО, увеличение или снижение видового разнообразия, смена доминирующих видов и т.д. (Фокина и др., 2016, 2018).

Антропогенное загрязнение почвы ТМ способно влиять не только на почвенную микрофлору, но также на рост и развитие растений и непосредственно на почвообразовательные процессы (Гутиева, 1986; Гришина, 1990).

Почвы песчаные, малогумусные устойчивы к загрязнению; это значит, что они слабо связывают ТМ, легко отдают их растениям или пропускают их через себя с фильтрующимися водами. На таких почвах возрастает опасность загрязнения растений и подземных вод.

Техногенное радиоактивное загрязнение почвы на территории России обусловлено в основном цезием-137 и стронцием-90 глобального происхождения, а на территориях отдельных субъектов Федерации – радионуклидами, появившимися в результате аварий на промышленных предприятиях. Участки территории разной площади с плотностью загрязнения почвы цезием-137 чернобыльского происхождения выше 1 Ки/км² выявлены в 19 областях и республиках РФ. Вне зоны влияния чернобыльской аварии на террито-

рии России наблюдается увеличение плотности загрязнения почвы цезием-137 в направлении с севера на юг (Фомин, Фомин, 2001).

Изучение закономерностей поведения радионуклидов в почве после Кыштымской аварии 1957 г. позволило установить, что максимальная их миграция наблюдается в торфяно-болотистых почвах. Стронций-90 в почве мигрирует значительно интенсивнее, чем цезий-137 и изотопы плутония. Через 36 лет по данным авторов (Мартьяшов и др., 1995) 70% радионуклидов сосредотачивается в 20-сантиметровом поверхностном слое почвы. Во мхах сосредоточено до 50% и более радионуклидов, поступающих с аэрозольными выпадениями (Нифонтова, 1995).

Если почвы загрязнены ТМ и радионуклидами, то очистить их практически невозможно. Пока известен единственный путь: засеять такие почвы быстрорастущими культурами, дающими большую зеленую массу; такие культуры извлекают из почвы токсичные элементы, а затем собранный урожай подлежит уничтожению. Фитоэкстракция – перспективный и экономически эффективный способ извлечения ТМ из загрязненных почв с помощью растений-гипераккумуляторов. При выращивании таких растений на загрязненных почвах они накапливают в своей биомассе в заметных количествах ТМ, извлекая их из почвы. Растения-гипераккумуляторы используются при фитомайнинге – способе добычи металлов из отвалов горных пород (Brooks et al., 1998; Anderson et al., 1999).

Можно снизить подвижность токсичных соединений металлов и поступление их в растения, если повысить рН почв известкованием или добавлять большие дозы органических веществ, например, торфа. На загрязненных ТМ (но не радионуклидами) почвах можно выращивать культуры, не используемые в качестве продовольственных или кормовых, например, лен, декоративные растения и др.

Биологическая деятельность МО в почве существенно влияет на состояние соединений ТМ. МО почвы ассимилируют ТМ и активно трансформируют их соединения. Они переводят неорганические элементы питания в органический цитоплазматический комплекс микробной клетки, осуществляют реакции окисления и восстановления. Они обеспечивают выделение органических хелато- или комплексообразующих соединений, которые растворяют относительно нерастворимые неорганические вещества или удерживают катионы в растворе. Катионы ТМ не только оказываются включенными в состав клеток МО, но и могут находиться в виде труднорастворимых соединений на их поверхности (Мотузова, Карпова, 2013).

Взаимодействию и совместному влиянию растительного и микробного компонентов почвы в условиях загрязнения почв ТМ посвя-

цены исследования Г.А. Евдокимовой, Н.П. Мозговой (1978), В.Г. Герасименко (1980), И.П. Бабьевой, С.В. Левина, И.С. Решетова (1980), Р.Л. Бансал (1982), Г.И. Булавко, Н.Н. Наплековой (1984), И.Л. Клевенской (1985), В.С. Гузева, С.В. Левина, И.П. Бабьевой (1986), Ю.В. Алексеева (1987), С.Н. Левина и др. (1989), Т.Г. Добровольской, Л.В. Лысак, Д.Г. Звягинцева (1996), В.Ф. Валькова, С.И. Колесникова, К.Ш. Казеева, С.С. Тациева (1997), А.Б. Глуховского, В.М. Мартыненко (1997), С.И. Колесникова, К.Ш. Казеева (2000а, б), Л.Н. Шиховой, Т.Л. Егошиной (2004), Л.И. Трибис (2016), А.А. Ермакова, Е.А. Карповой и др. (2016), С.Г. Скугорева, Т.Я. Ашихминой и др. (2016), С.Г. Скугорева, А.И. Фокиной, Л.И. Домрачевой (2016).

Загрязнение почв нефтепродуктами. На территории России в настоящее время эксплуатируется более 200 тыс. км магистральных и 350 тыс. км промысловых трубопроводов. Физический износ технического оборудования, отсутствие надлежащего ведомственного контроля за его состоянием приводят к росту числа аварий. За последние годы доля аварий, произошедших из-за физического износа и коррозии металла, увеличилась до 60–70%, а по ряду нефтегазодобывающих организаций – это практически единственная причина аварий (Фомин, 1999).

Абсолютное большинство аварийных разливов нефти вызывает сильные и во многом необратимые повреждения природных комплексов. Нефтяное загрязнение почв относится к числу наиболее опасных, поскольку оно принципиально изменяет свойства почв, а очистка их от нефти очень сильно затруднена. Нефть попадает в почву при различных обстоятельствах: при разведке и добыче, авариях на нефтепроводах, авариях речных и морских нефтеналивных судов. Различные углеводороды попадают в почву на нефтебазах, бензозаправках и т.п.

Последствия для почв, вызванные нефтезагрязнением, можно без преувеличения назвать чрезвычайными. При попадании в почву нефтепродукты распределяются иначе, чем, например, в водной среде. Если при попадании в воду нефтепродукты стремятся к образованию тонкой пленки, обедненной легучими фракциями углеводородов, то в почве они проникают вглубь от поверхности. Нефть обволакивает почвенные частицы, почва не смачивается водой, гибнет микрофлора, растения не получают должного питания. Наконец, частицы почвы слипаются, а сама нефть постепенно переходит в иное состояние, ее фракции становятся более окисленными, затвердевают, и при высоких уровнях загрязнения почва напоминает асфальтоподобную массу и полностью лишается плодородия. Бороться с таким явлением очень трудно.

При дозах моторного масла или гудрона до 300 мг/кг почва становится основным трофическим субстратом для углеводородоксилирующих МО; другие МО, растения и животные находятся в угнетенном состоянии. Превышение этой дозы практически полностью подавляет биологическую активность почвы (Богатырев и др., 1996).

При малых уровнях загрязнения помогает внесение удобрений, стимулирующих развитие микрофлоры и растений. В результате нефти частично минерализуется, некоторые ее фрагменты входят в состав гуминовых веществ и почва восстанавливается. Но при больших дозах и длительных сроках загрязнения в почве происходят необратимые изменения. Тогда наиболее загрязненные слои приходится просто удалять.

Существует несколько подходов к решению проблемы деструкции нефтяных углеводородов за счет их биохимического окисления с помощью МО. Биологическая очистка почвы от нефтепродуктов может обеспечиваться применением различных способов стимуляции естественной микрофлоры в отношении нефтяных углеводородов. Практически все углеводороды, входящие в состав нефти, могут быть объектом микробиологического воздействия, претерпевая разнообразные пути превращения. Углеводороды в почве расщепляются в результате деятельности углеводородоксилирующих МО или могут превращать данные вещества в соединения, утилизируемые другими группами МО (Винокуров, Васильев, 2013), а при длительном нахождении их в почвах в результате микробиологических и физико-химических процессов могут разлагаться на менее токсичные вещества (Бежелова, 2011). Наиболее активно утилизируются углеводороды с прямой цепью, *n*-парафины с длиной цепи C12–C22 – в зависимости от условий они разлагаются в течение одного-двух месяцев. Процесс биохимического окисления протекает с поглощением кислорода, поэтому самоочищение почвы от нефтепродуктов происходит в основном только в тонком поверхностном слое почвы, достаточно насыщенном кислородом. Скорость такого процесса зависит главным образом от температуры и концентрации кислорода в слое почвы. В летнее время процессы самоочищения почв от нефтепродуктов протекают более активно, весной и осенью резко замедляются, а зимой практически не происходят.

Загрязнение почв пестицидами. Промышленное производство пестицидных препаратов к настоящему времени достигает нескольких тысяч тонн, причем каждый год к применению добавляется еще несколько десятков новых препаратов. По химическому строению пестициды разделяют на неорганические (различные соли, кислоты), органические природные соединения (пиретрины, фитогор-

моны, феромоны и др.), органические синтетические производные алифатического, ароматического и гетероциклического рядов. Внутри каждого ряда органических веществ пестициды подразделяют на группы, основываясь на наличии тех или иных функциональных групп и заместителей. Внушительные масштабы, продолжающийся рост производства и возрастающее целевое биодействие новых синтетических пестицидов ставит новые задачи поиска менее токсичных для человека, фауны и флоры, высоко избирательных и быстро разлагаемых в природе пестицидных веществ.

Основной формой применения пестицидов является водная или масляная эмульсия с содержанием 20–60% пестицида и добавками эмульгирующих стабилизаторов. Отдельные пестициды применяют в виде аэрозолей (распыляют с углекислым газом, фреонами, пропаном и др.) и дымов (возгоняют термически устойчивые пестициды при медленном горении специальных шашек, содержащих уголь или древесные опилки и окислитель в виде нитратов, хлоратов и т.п.).

За последние годы применение пестицидов в России уменьшилось почти втрое по сравнению с предыдущими годами и составляет в среднем 50 тыс. т в год. Несмотря на снижение объемов применения пестицидов, загрязнение почв их остаточными количествами в ряде регионов России держится на высоком уровне. Это связано с многочисленными нарушениями санитарных и природоохранных требований при применении, транспортировке и хранении пестицидов (Федоров, Яблоков, 1999). В связи с этим возникают экологические проблемы, связанные с загрязнением продуктов питания человека, кормов животных и в целом ОС персистентными (долго не разлагающимися) ядохимикатами, их химическими эмульгаторами и соединениями-распылителями (Солдатенков и др., 2010). В результате выборочных обследований земельных участков в различных регионах страны выявлено значительное загрязнение почв пестицидами. Например, в Ростовской области половина обследованной в 1998 г. площади загрязнена остаточными количествами суммарного дихлордифенил трихлорметилметана (ДДТ) и гексахлорциклогексана (ГХЦГ), трефлана, семерона, симазина, 2,4-дихлорфеноксисукусной кислоты (2,4-Д) и метафоса. В Краснодарском крае до 25% обследованной площади загрязнены ДДТ, трефланом, симазинном, семероном, пропазином, трихлорацетатом натрия (ТХАН), 2,4-Д и метафосом. До 2010 г. доля проб почвы, не соответствующих гигиеническим нормативам по содержанию пестицидов, продолжала увеличиваться. В 2010 г. в Уральском и Центральном Федеральных округах отмечалось превышение гигиенических нормативов по содержанию пестицидов в почве по сравнению со средним

показателем по РФ на 0.5%. В 2010 г. зарегистрировано пять территорий: Свердловская, Вонежская области и Республики Хакасия, Удмуртская, Карачаево-Черкесская. С 2011 г., по данным материалов Государственного доклада «О состоянии санитарно-эпидемиологического благополучия населения РФ», доля проб, не соответствующих гигиеническим нормативам по санитарно-химическим показателям, в том числе и по пестицидам, устойчиво начала снижаться и с этого времени приоритетным фактором, оказывающим влияние на качество почв селитебных зон в РФ, становится микробиологическое загрязнение.

Многие пестициды и их метаболиты проявляют мутагенные, канцерогенные, тератогенные и аллергенные свойства. Крайне важно изучать персистентность пестицида в растениях, почве, воде, его кумулятивные свойства (накопление остатков пестицида) в почве, растениях, продуктах питания, а также исследовать их токсичность в отношении защищаемых растений, микрофлоры и микрофауны, почвы (например, в отношении полезных почвенных бактерий, водорослей, беспозвоночных и т.д.) (Домрачева и др., 2012).

Загрязнение почв отходами и отвалами. За последние годы все острее возникают проблемы безопасного обращения с отходами производства и потребления. Настоящим бедствием для нормального функционирования почвенных экосистем становятся проблемы роста накапливающихся в огромных количествах промышленных, медицинских, сельскохозяйственных и бытовых отходов, их размещения и хранения, так как из всех потребляемых человечеством и используемых в производственно-хозяйственной деятельности природных ресурсов 95–98% превращается в различные виды отходов.

На территории России накоплено свыше 80 млрд. т твердых отходов. При этом под объекты размещения свалок твердых бытовых отходов из хозяйственного оборота изымаются сотни тысяч гектаров земель. Сконцентрированные на свалках отходы являются источником загрязнения почв, растений, подземных и поверхностных вод. Образование твердых бытовых отходов составляет 250–300 кг на душу населения в год. На территории Кировской области объем накопившихся и размещенных на объектах захоронения отходов к настоящему времени составляет более 81 млн. т. Кроме того, на объектах временного и длительного хранения (золошлакоотвалы, шламохранилища, накопители, открытые и закрытые площадки временного хранения) размещено более 41 млн. т отходов производства и потребления. Ежегодное образование отходов в Кировской области составляет 4.5–5.0 млн. т, по г. Кирову – более 250 тыс. т. За период с 2006 г. по настоящее время в Кировской области намети-

лась устойчивая тенденция к их увеличению. В местах несанкционированных свалок, промышленных отвалов существенному риску загрязнения подвергаются как почвы, так грунтовые и поверхностные воды.

На территории Кировской области расположено достаточно большое количество промышленных объектов. Среди них наиболее опасностью для ОС представляют химические предприятия, объекты оборонно-промышленного комплекса, полигоны ООО «Биохимический завод», РосРАО Кирово-Чепецкое, ООО «Галополимер», ООО ЗМУ КЧХК, Шинный завод, комбинат «Искож», ОХУХО «Марадыковский» и полигон хранения и захоронения его промышленных отходов, Кильмезский ядомогильник, полигон хранения бытовых отходов «Костино», полигон захоронения фенолформальдегидных смол с. Совье Слободского района, а также крупные животноводческие комплексы ООО совхоз «Дороничи», совхоз «Красногорский» и др. С каждым годом на территории Кировской области увеличивается количество несанкционированных свалок. Надвигается острая проблема утилизации пластиковой упаковки, одноразовой посуды.

Все более химически загрязненными на территории региона становятся экосистемы городских агломераций. На первое место среди других источников загрязнения здесь выходит автомобильный транспорт. Кроме того, осложняется проблема загрязнения городских территорий созданием и деятельностью ряда предприятий среднего и малого бизнеса, которые не вносят соответствующего вклада в природоохранные мероприятия.

Результаты мониторинга качества почв в Кировской области (Белюсова и др., 2012) свидетельствуют о том, что на расстоянии до 2 и даже 5 км от предприятий в почве накапливаются соединения мышьяка, ртути, фтора, свинца, меди, марганца, железа и др. С промышленными выбросами в почву поступают сажа, смолы, продукты осмоления, нефтепродукты, содержащие полициклические углеводороды.

Почва является одним из главных ресурсов для развития любого региона, любой страны. Если почве обеспечить правильный уход и охрану, то природные процессы будут бесконечно долго поддерживать ее равновесие. Однако по статистическим данным в России из 186 млн. га сельскохозяйственных угодий 53.6 млн. га подвержены водной и ветровой эрозии, 40 млн. га занимают засоленные и солонцовые почвы, 26 млн. га переувлажнены и заболочены, 73 млн. га являются кислыми, 12 млн. га засорены, 7 млн. га заросли кустарником, мелкоколесем, около 5 млн. га загрязнены радио-

нуклидами (Земля России, 1996). Проблема деградации почв остается актуальной и в настоящее время. В связи с этим перед научными коллективами стоит важнейшая задача диагностики здоровья почвы и разработки научно обоснованных методов оздоровления загрязненных почв. Только количественно оцениваемая и воспроизводимая система диагностики здоровья почвы, которая использует арсенал современных доступных методов, позволит в будущем успешно решать актуальные проблемы повышения бонитета, экологической значимости всех видов угодий (агролесохозяйственных, селитебных и рекреационных), ускорит восстановление трансформированных почв и земель и их использование.

3.2. Влияние поллютантов на структуру микробных сообществ

Структурированность МС в каждом конкретном экотопе в первую очередь определяется условиями ОС. Существенный вклад в понимание организации и функционирования комплексов почвенных МО внесли исследования выдающегося отечественного микробиолога Д.Г. Звягинцева (1987, 2003). В частности, было показано, что отличие МО от высших организмов состоит в том, что их количество может быть совсем не пропорционально их реальному воздействию на экосистему и не пропорционально интенсивности проводимых ими процессов. Почвоведы-микробиологи, как правило, определяют не реальное воздействие различных факторов на экосистему, а потенциальные возможности МО в экосистеме и потенциальную биологическую активность почвы (количество микробных зачатков, ферментативную активность почвы).

В общем случае колебания численности, биомассы микробных клеток и биологической активности – всего лишь более или менее плавные отклонения от определенного минимума, который может рассматриваться как пул, характерный для данной почвы. Величина пула не зависит от случайных колебаний температуры, влажности, поступления растительных остатков, обусловлена типом почвы с присущими ему физическими и химическими свойствами. Верхние пределы количества пула обусловлены в значительной мере непрогнозируемыми экологическими факторами – количеством осадков, изменением температуры почвы, поступлением органического вещества.

По Д.Г. Звягинцеву, концепция комплекса почвенных МО включает концепцию микробного пула, пула метаболитов, принцип дублирования, принцип обратимости микробиологических процессов, принцип множественного лимитирования, концепцию ненасыщен-

ности комплекса почвенных МО и концепцию почвы как множества сред обитания МО.

Как показывает анализ литературных источников об особенностях функционирования микробных комплексов, данные концепции справедливы для естественных почвенных биоценозов, а также для антропогенно преобразованных. Чем точнее знание структуры микробных комплексов, тем вероятнее принятие правильного решения в экологической и промышленной биотехнологии. Динамическая концепция структуры МС обладает прямыми предсказательными функциями: важные для промышленной биотехнологии МО следует искать среди организмов с «широкой нормой реакции», в эконишах с умеренными характеристиками, при этом МО с «узкой нормой реакции» будут доминировать в эконишах с экстремальными характеристиками (Семенов, 2009). Концепция нарушающего воздействия и волнообразного развития МС позволяет определить параметр здоровья почвы, что достигается путем стрессового воздействия на МС исследуемых и контрольных образцов с последующим измерением и сравнением волнообразной ответной реакции МС на стрессовое воздействие.

При исследовании влияния различных факторов на структуру микробных комплексов выявлены определенные тренды изменений их статуса. Например, в серии экспериментов было доказано, что из почвенных образцов, отобранных в восьми отчетливо различающихся местах обитаний, при выращивании в одних и тех же условиях развивались по-разному структурированные сообщества (Langenheder et al., 2006). Авторы предполагают, что возникновение и распространение таксонов внутри исходных сообществ были более сильными регулирующими факторами структуры бактериальных сообществ, чем условия внешней среды.

Поллютанты, привносимые в почву при техногенном загрязнении, могут оказывать как острое (при первичном поступлении), так и хроническое (при длительном присутствии в почве) действие на развитие микробиоценозов. Разнообразие почвенной микрофлоры и ЗВ не позволяет создать стройную концепцию эволюции МС, так как техногенный фактор может и стимулировать, и ингибировать микробиологические процессы. Двойко и влияние МО на процессы, происходящие в почве. С одной стороны, МО, трансформируя неорганические и органические соединения, способствуют переходу химических элементов в растворимое состояние, с другой, они осуществляют биосорбцию элементов, в основе которой лежат процессы взаимодействия элементов с поверхностными структурами клеток МО и их метаболитами, включая органические кислоты, вне-

клеточные ферменты, пигменты и полисахариды (Евдокимова и др., 2013).

При анализе состояния микробоценозов, подвергающихся действию токсикантов, как правило, сравнивают их статус с характеристиками микробных комплексов почв фоновых территорий. Например, в развитии почвенных альгоценозов умеренной зоны выявлены определенные закономерности (Домрачева, 2005).

1. Видовой состав альгофлоры включает представителей таких отделов микрофототрофов, как зеленые, желтозеленые, эустигматовые и диатомовые водоросли, а также ЦБ.

2. Сезонные сукцессии альгофлоры как в глубине почвы, так и на ее поверхности при «цветении» проходят последовательно через смену доминирующих группировок. Пионерная стадия характеризуется паритетным представительством одноклеточных водорослей – зеленых, желтозеленых, эустигматовых и диатомовых (апрель–май), затем начинается развитие нитчатых зеленых и желтозеленых водорослей (конец мая–июнь), позднее появляются БГЦ ЦБ (конец июня–июль) и завершение сукцессии связано с размножением ГЦ ЦБ. Таким образом, в течение сезона происходит полная реализация видового и группового потенциала водорослей и ЦБ.

3. На каждом этапе сезонной сукцессии доминируют определенные виды водорослей и ЦБ, характерные для данного типа почвы и конкретной экосистемы.

4. Структура и количественные параметры альгоценозов определяются взаимодействием таких факторов, как активность альгофагов, климатические условия и поток биогенных элементов.

Исходя из установленных закономерностей развития почвенных альгоценозов, можно выявить тенденции в изменении их состояния при антропогенных воздействиях.

Подобные исследования были проведены в зоне действия Кильмезского полигона захоронения ядохимикатов и КЧХК, находящихся в Кировской области, а также в зоне действия горно-металлургического комбината (г. Владикавказ). Все три объекта длительное время были источником поступления в почву различных поллютантов: ТМ, радионуклидов, пестицидов и продуктов их деструкции. Химический анализ образцов исследуемых почв постоянно выявляет превышение ПДК по ряду ТМ (Березин и др., 2011; Горностаева и др., 2012; Дабах и др., 2013; Скугорева и др., 2016).

В работах по изучению действия пестицидов на почвенную микробиоту принято выделять три направления: оценка влияния пестицидов на основные процессы, осуществляемые МО в почве; анализ изменений численности и видового состава представителей раз-

ных таксономических групп МО в сочетании с проверкой чувствительности отдельных видов к тому или иному пестициду; экологический анализ изменений в составе и организации сообществ МО и всей микробной системы в целом, происходящих под влиянием пестицидов (Круглов, 1991).

Широкий круг применяемых пестицидов предполагает разные механизмы воздействия этих веществ на прокариотные и эукариотные клетки МО, гетеротрофные и фотосинтезирующие МО, и спектр этих механизмов очень широк. Известно, например, что производные карбаматов влияют на процесс деления клеток; органические соединения меди и дитиокарбаматы – на проницаемость мембран и окислительное фосфорилирование; перенос электронов в дыхательной цепи; органические соединения ртути реагируют с клеточными компонентами, вступая в реакции с карбоксильными, сульфгидрильными, аминогруппами, ионами металлов (Бызов и др., 1989; Емнова, Кодрян, 1984; Домрачева и др., 2012). Очень часто сведения о действии пестицидов на МО противоречивы.

К числу изменений в клетках МО, вызываемых пестицидами, относится изменение ферментных спектров у почвенных бактерий *Micrococcus luteus* и *Stenotrophomonas maltophilia*. Влияние фунгицидов (микосана и микосана нового, фундазола и витавакса) и гербицидов (раундапа и диалена) на генетическую регуляцию синтеза ферментов у данных бактерий характеризовалось различными проявлениями. Изменение качественного состава спектров молекулярных форм глюкозофосфатизомеразы, 6-фосфоглюконатдегидрогеназы и глутаматдегидрогеназы имело неоморфный характер: появлялись новые зоны активности. Аморфные изменения (исчезновение имеющихся зон активности) выявлены у *S. maltophilia* под влиянием диалена. Исследованные пестициды незначительно влияли на качественный состав и соотношение молекулярных форм эстеразы у обеих культур МО (Глазко и др., 2006).

Острая токсичность 33 гербицидов, установленная для зеленой водоросли *Chlorella pyrenoidosa*, была связана с подавлением активности ацетилСоА-карбоксилазы, что привело к блокированию синтеза жирных кислот (для половины гербицидов). Другая группа гербицидов ингибировала в клетках водоросли синтез ацеталактатсинтазы, блокирующей биосинтез аминокислот с разветвленной цепью лейцина, изолейцина и валина (Ma et al., 2001).

При исследовании действия сульфонилмочевинного гербицида моносульфурана на азотфиксирующие ГЦ ЦБ (*Anabaena azollae*, *A. flos-aquae* и *A. azotica*) было установлено, что этот препарат вызывает образование гетероцист и активирование фермента нитроге-

назы, но понижает скорость фотосинтеза, образование фотосинтетических пигментов (каратиноидов, хлорофилла, в меньшей степени билипопротеинов). Из трех видов ЦБ *A. azotica* отличалась повышенным расщеплением моносουλфурана и меньшим его накоплением в клетках. Обычное послевсходовое применение гербицида на рисовых полях было токсично для обследованных ЦБ. Но при концентрации моносулфурана менее 0.1 мг/л возможен рост *A. azotica* как биоудобрения, поскольку за счет связывания молекулярного азота происходит обогащение почвы этим элементом (Shen, Luo, 2011). В клетках другого фотосинтезирующего МО – эукариотной водоросли *Botryococcus braunii* – под влиянием гербицидов симазина и метрибузина происходило снижение ассимиляционных пигментов до 50% от контрольных значений. Каждый гербицид лимитировал физиологическую активность водоросли, что проявлялось в уменьшении скорости роста клеток, фотосинтеза и дыхания (Lazar, 1998). На 50% происходило снижение фотосинтеза под действием инсектицида севина в культуре у зеленой одноклеточной водоросли *Chlorella pyrenoidosa* в концентрациях 0.1 мг/л. Снижение роста культуры наблюдалось при действии концентраций севина 0.1–1.0 мг/л на протяжении 16 дней (Nedossekin, 2000). При действии на *Chlorella vulgaris* гербицидов атразина (9100 мкг/л) и глюофосината (910 мг/л) или их комбинаций в течение 48 ч значительно увеличивалось выделение H_2O_2 и малонового диальдегида, снижались содержание хлорофилла и активность антиоксидантных ферментов – супероксиддисмутазы, пероксидазы и каталазы. Кроме физиологических изменений в клетках хлореллы снижалась экспрессия генов фотосинтеза (Qian et al., 2009). У этой же водоросли (*Chlorella vulgaris*) под действием триазинового гербицида тербутрина резко снижалась скорость деления клеток (Rioboo, 2009). Увеличению содержания хлорофилла *a* и каратиноидов в клетках водорослей способствует пестицид хлорпирифос (Метелева, 1996).

Многие гербициды выступают ингибиторами фотосистемы II водорослей. Обычно ингибиторы фотосистемы II подавляют первичную продукцию, повышают выделение экзометаболитов, меняют клеточную морфологию водорослей (Berard, Pelte, 1999). В противоположность этому показано, что концентрации растворенных в воде фосфорсодержащих гербицидов в пределах 1–10 мг/л стимулируют интенсивность водорослей. Угнетение фотосинтеза водорослей и ЦБ происходит по мере увеличения концентрации гербицидов (Сакевич, 2010).

При исследовании влияния диурона на фикобилиновый комплекс представителей рода *Nostoc* (*N. punctiforme* и *N. muscorum*)

было установлено, что у объекта с наибольшей способностью к фотогетеротрофии (по продуктивности) содержание фикобилипротеинов в тестовых условиях значительно возрастало, тогда как у объектов с меньшей способностью к такому типу питания накопление пигментов было менее интенсивным. Данное явление можно рассматривать как физиологическую адаптацию пигментного аппарата ЦБ к пестициду (Лось, 1998). При изучении действия гербицидов нового поколения триаллата и бетанала, которые часто используются в современном сельском хозяйстве, на желтозеленую водоросль *Xanthonema exilis* было установлено, что эти препараты вызывают гранулированность цитоплазмы, обесцвечивание и полное разрушение клеток водоросли (концентрации: триаллат $1 \cdot 10^{-3}$, бетанал $1 \cdot 10^{-3}$ – $1 \cdot 10^{-5}$ моль/л). В более низких концентрациях происходило увеличение длины клеток (Гайсина и др., 2008).

Изучение влияния используемых в сельском хозяйстве пестицидов атразина, хлороталонила и эндосульфана на ассоциации почвенных МО в Южной Флориде свидетельствует о том, что происходят существенные структурные и функциональные изменения МС. Это проявляется в значительном уменьшении содержания хлорофилла *a*, фототрофной ассимиляции углерода и бактериальной биомассы. Все пестициды уменьшали число таксонов протистов. Атразин значительно уменьшал относительное обилие хлоро- и хризифитов и увеличивал количество таксонов диатомовых водорослей и гетеротрофных прокариот. Хлороталонил существенно увеличивал относительное обилие диатомовых и зеленых водорослей и гетеротрофных бактерий. Эндосульфан также значительно уменьшал обилие диатомей, как и число таксонов хризифитов, криптофитов и динофлагеллят (Downing et al., 2004). Факт интенсивного потребления атразина (до 90%) отмечен для восьми видов зеленых и диатомовых водорослей. При этом способность к накоплению атразина у водорослей коррелирует с биообъемом и площадью клеточной поверхности (Tang et al., 1997, 1998).

В ходе случайных мутаций в фрагмент ДНК ЦБ *Synechocystis* sp. был введен ген, кодирующий синтез гербицидорезистентного вида цианобактериального белка. Скрининг мутантов на резистентность к диурону и атразину выявил их высокую устойчивость к данным пестицидам. Устойчивые белки реагировали с гербицидами в так называемой гербицидосвязывающей нише (Narusaka et al., 1998).

Таким образом, даже краткий перечень механизмов действия пестицидов на микробные клетки показывает, что возможно огромное количество ответных реакций микробиоты на применяемые препараты.

Анализ литературных источников о действии пестицидов на сапротрофные МО, приведенный в обзорах (Бызов и др., 1989; Домрачева и др., 2012), показывает, что пестициды могут выступать как ингибиторы, так и стимуляторы таких процессов, как дыхание почвы, нитрификация, азотфиксация, ферментативная активность. Так, при изучении устойчивости МС красноземной почвы четырех ценозов к внесению фунгицида металаксила и гербицида пропахлора в качестве критерия оценки использовали коэффициент микробного дыхания, представляющий собой отношение скоростей базального и субстрат-индуцированного дыхания почвенных МО (Ананьева и др., 1997, 2008). Было показано, что почва исследованных ценозов (сосновый лес, пастбища, пашня, дубовый лес) достоверно различались по устойчивости почвенных МС. В почве соснового леса, как в менее устойчивом из изученных ценозов, пестициды вызвали заметное нарушение устойчивости МС.

Обработка почвы инсектицидом метамидофосом приводила к ингибированию роста актиномицетов и азотобактера. Данный препарат стимулирует азотфиксацию, нитрификацию и восстановление трехвалентного железа. Происходила также стимуляция роста микробиоты и почвенного дыхания (Xu et al., 1997).

При изучении влияния гербицидов ацетита, фронтера, мерлина и винга на микробиологические свойства почвы под кукурузой через шесть и 12 недель после применения препаратов было установлено, что увеличилась численность аэробных целлюлозоразрушающих бактерий. Все гербициды уменьшали углерод микробиомассы (Zsolt et al., 2007). В то же время в других опытах с гербицидом бензолфурон-метилом только целлюлолитические МО значительно уменьшались в количестве. Гербицид практически не влиял на развитие аэробных и анаэробных азотфиксаторов, нитрификаторов и активность «дыхания» почвы (Gigliotti et al., 1998).

В серии вегетационных опытов с использованием математического анализа было показано, что гербицид прометрин опосредованно, через растение влияет на сообщество МО ризосферы яровой пшеницы (Жутозова и др., 2006). С одной стороны, ингибируя фотосинтез, он снижает продуктивность растений, что ведет к уменьшению корневых экссудатов и снижению числа их потребителей. С другой, способствуя отмиранию корневых тканей, гербицид активизирует деструкцию свежего органического вещества сначала с участием быстрорастущих гетеротрофов, а на заключительных стадиях микробной сукцессии – целлюлозолитических МО. На этом фоне биологически активный субстрат, активизируя почвенно-микробиологические процессы, снижает отрицательное влияние прометрина на раз-

вите растений и создает более благоприятные условия для функционирования микроорганизмов.

Неоднозначное действие оказывают разные пестициды на популяции почвенных азотфиксирующих бактерий. Так, при испытании пяти коммерческих инсектицидов (хлоробана, нувона, метацида, тимета и данета) в черной почве и красноземе было установлено, что хлоробан, нувон и метацид оказывали стимулирующее влияние на *Azospirillum* sp. в дозах до 10 кг/га; тимет и данет в этой же дозе, напротив, ингибировали развитие бактерии в почве. В то же время все пять инсектицидов оказывали ингибирующее действие на популяцию азоспириллы при 10 кг/га в красной почве (Jaya, Rangsawamy, 2006). При этом нитрогеназная активность популяции бактерии увеличивалась в культурах, выделенных из почв, обработанных инсектицидами при стимулирующей концентрации 5 кг/га, по сравнению с необработанными почвами. Азотфиксирующая активность азоспириллы при перенесении на полутвердую питательную среду сохранялась на протяжении трех генераций.

При испытании гербицида хлорсульфурина на трех почвенных разностях, различающихся по гранулометрическому составу, pH, содержанию гумуса и поглонительной способности, в дозах, которые применяются в практике, и завышенной в 10 раз, было установлено, что происходит только временное изменение общей биологической активности (по количеству выделенного CO₂), нитрифицирующей активности и активности инвертазы и дегидрогеназы, которое в наибольшей степени проявляется на аллювиально-луговой почве, а наиболее слабо – на выщелоченной смолнице (Донкова, 1997). Другие гербициды (монолинурон, симазин, тридифан) при оценке их действия на почвенную микрофлору не оказывали вредного воздействия на такие группы бактерий, как нитрификаторы и денитрификаторы (Ту, 1996). Гербицид метсульфурон-метил в концентрациях 0.05–2.0 мг/кг почвы приводил к снижению численности бактериальных популяций в течение первых девяти суток и к восстановлению исходного уровня на 19-е сутки. Выше контроля численность бактерий становилась на 27-е и 35-е сутки в глинистой почве. В супесчаной почве снижение этого показателя наблюдалось на первые-третьи сутки. Количество грибов возрастало с повышением концентрации гербицида в обеих почвах (Ismail et al., 1996).

При определении численности МО в почвах, обработанных инсектицидами и фунгицидами эндосульфамом, полигором, витаваксом, тирамом и систаном, было показано, что рост большинства бактерий и грибов не угнетался пестицидами (Digrak, Ozcelik, 1998).

Изучение реакции природных изолятов микромицета *Trichoderma viride*, выделенных из дерново-подзолистых почв, отобранных в окрестностях Кильмесского полигона захоронения пестицидов (Кировская область), на различные концентрации симазина показало кинетическую разнокачественность колоний данного вида. Средняя скорость роста биомассы гриба в вариантах с симaziном была в пять раз меньше по сравнению с контролем. При микроскопическом изучении биоморфологической реакции триходермы выявлено, что при возрастании концентрации пестицида в среде формируются мицелиальные конгломераты различной плотности (Колупаев и др., 2010).

Среди ответных реакций микромицетов на действие фунгицидов различной химической природы (катамин АБ, метацид, трилан, формальдегид) выявлено усиление образования кислот у грибов р. *Penicillium* и отсутствие влияния на этот процесс у грибов р. *Aspergillus*. В то же время все испытанные фунгициды интенсифицировали биосинтез окрашенных метаболитов и внеклеточных полисахаридов у грибов (Сухаревич, 2005).

Экспериментальный фунгицид IPO-12160 в полевой и 10-кратной дозах не оказывал существенного влияния ни на общее количество сапрофитных микромицетов, ни на физиологические группы этих организмов, разлагающих крахмал, целлюлозу и белок (Furczak, Koscileka, 1996).

На примере дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* видно, что ингибирующий эффект фунгицида фенпропиморфа и семи его аналогов проявляется в уменьшении биомассы и выхода липидов, количество эргостерола, продуцируемого дрожжами, уменьшается, тогда как количества ланостерола, дигидроэргостеролов и сквалена увеличиваются (Saibidor et al., 1998).

В последние годы используются пестициды нового поколения с низкой дозой расхода, высокой эффективностью, избирательностью и со слабой устойчивостью в ОС. На примере инсектицидов дециса и данадима, а также гербицидов харнеса, агритокса и пивота было установлено, что пестициды не оказывали однозначного влияния на ингибирование активности почвенных ферментов, они менее токсичны, чем ранее применяемые пестициды, особенно хлороорганические, по отношению к почвенной микрофлоре. Пороговые концентрации данных препаратов, влияющие на активность ферментов каталазы и дегидрогеназы, значительно превосходят ПДК, установленные для пестицидов (Казеев и др., 2010).

Ретроспективный анализ публикаций по действию пестицидов на почвенную альгофлору показывает, что первые исследования в этой области были проведены Э.А. Штиной (1959). В полевых опы-

тах в начале 50-х гг. прошлого века было показано, что гербицид 2,4-Д, широко применяемый в то время, в производственных дозах (до 2 кг/га) не был токсичен для водорослей. Однако его более высокие дозы подавляли развитие диатомовых водорослей и ЦБ. Позднее неоднократно отмечалось ингибирующее действие различных пестицидов на развитие почвенных водорослей. Например, было отмечено, что симазин в концентрациях свыше 2 кг/га проявляет высокую токсичность, понижая количественный пул клеток водорослей в 15 раз, в дозе 8 кг/га – почти в 50 раз (Балезина, 1970).

При исследовании действия гербицидов на рисовых полях было установлено, что происходит обеднение видового состава и снижается биомасса ЦБ (Морарь, 1973). Поэтому была проведена проверка данного эффекта в серии лабораторных опытов, которая показала, что при обработке гербицидом ДСРА (из группы 3,4-дихлорпропионанилина) в производственных дозах ЦБ *Anabaena variabilis* и *Nostoc muscorum* погибали через сутки.

Жидкий игран (тербутрин) при обработке почвы 3.5 л/га вызывал снижение общего количества почвообитающих водорослей, включая *Klebsormidium* spp. и *Xanthonema* spp., за семь дней на 88–94% в лабораторном опыте. В полевом опыте отмечалось снижение численности водорослей в течение 90 дней при снижении концентрации гербицида с 2.26 мг/кг в начале опыта до 0.41 мг/кг через 90 дней. Последующее снижение концентрации гербицида привело к увеличению численности водорослей через 365 дней от начала опыта (Neuhaus et al., 1998).

Доказана токсичность содержащих сульфонилмочевину гербицидов для различных групп микрофототрофов. Из 40 видов микроводорослей наиболее чувствительными к хлор- и метсульфурунметилу были диатомовые и ЦБ (Nystrom et al., 1999).

Сравнительное изучение ответных реакций фототрофных МО рисовых полей диазотрофных пурпурных несерных бактерий на действие гербицида 2,4-Д, фунгицидов каптана и карбендазимана и инсектицидов квинолфоса и монокротофоса показало, что происходит ингибирование их роста при концентрациях свыше 200 и 400 мг/л, а летальные дозы составляют 700 и 900 мг/л, но при этом аноксигенные пурпурные бактерии более устойчивы к действию пестицидов, чем оксигенные ЦБ (Chalam et al., 1997). Выявлена высокая устойчивость зеленых водорослей *Chlorella vulgaris* и *Scenedesmus subspicatus* к действию фосфорорганических пестицидов хлорпирифоса, метилпаратиона, метилзинфоса, метамидофоса и диазинона, при этом хлорелла была более чувствительной (Riva et al., 1998).

Известны примеры различной токсичности одного и того же пестицида на разные группы водорослей. Так, в опытах с атразином использовали пять видов зеленых и четыре вида диатомовых водорослей. Концентрация атразина 10 мкг/л слабо подавляла рост одних видов и стимулировала – других. Рост всех изученных видов зеленых водорослей подавлялся при концентрации 1000 мкг/л, диатомовых – при 250 мкг/л. Наиболее чувствительным видом был *Chlamydomonas* sp., наименее – *Cyclotella meneghiniana* (Tang et al., 1997).

Случаи однозначного подавления роста водорослей и ЦБ под влиянием пестицидов отмечены для зеленых водорослей *Nannochloris oculata* (тиобенкарб) (Sancho et al., 2001), *Scenedesmus acutus* и *S. quadricauda* (глифосат (ГЛ) (Saenz et al., 1997); одноклеточных зеленых водорослей (гербитокс и пивот) (Березин и др., 2012); диатомовой водоросли *Craticula cuspidate* (атразин) (Nelson et al., 1999); ЦБ (атразин и деэтилатразин) (DeLorenzo et al., 1999). Острая токсичность многих пестицидов для водорослей снижается со временем. Так, при распаде трех гербицидов (метсульфуронметила, хлорсульфурона и бенсульфурона) их азот использовался водорослями и стимулировал рост *Chlorella pyrenoidosa* (Wei et al., 1998).

В полевых условиях токсическое действие пестицидов наиболее заметно проявляется на индикаторных группах МО, т.е. на мишенях, имеющих коэффициент безопасности ниже 1. Так, например, атразин и монурон снижают численность водорослей, карбатион оказывает отрицательное действие на грибы и водоросли, эптам не влияет ни на одну группу МО (Круглов, 1991). Независимо от используемого показателя, динамика токсического действия любого из пестицидов на «мишени» имела вид **U-образной кривой**: после обработки почвы численность чувствительных организмов резко падала, затем постепенно восстанавливалась, т.е. влияние испытываемых веществ на «мишени» имело обратимый характер. Автор предполагает, что обратимый характер действия пестицидов на фототрофные и гетеротрофные МО обусловлен рядом причин. Во-первых, неравномерностью распределения препаратов в почве. Во-вторых, снижением концентрации пестицидов в почве со временем и их детоксикацией. В результате этих процессов возобновляется рост, развитие и нормальная биохимическая деятельность МО. В-третьих, генетической гетерогенностью естественной популяции МО. Летальные концентрации гербицидов, инсектицидов и фунгицидов для различных штаммов одного и того же вида могут различаться в несколько раз. Все эти причины объясняют высокую буферность почвы как биологической системы.

Наиболее общие закономерности формирования микрофлоры почвы под воздействием пестицидов были рассмотрены Ю. В. Кругловым (1991) на примере фототрофов. Через неделю после обработки атразином в почве было обнаружено всего шесть видов водорослей, после обработки монуроном – четыре, карбатионом – три вместо 13 в контроле. Наиболее чувствительными к пестицидам оказались ЦБ и диатомовые водоросли. Таким образом, происходит обеднение видового состава водорослей, снижается частота встречаемости многих из них, значительное число видов «выбивается» из альгоценозов. В почве, обработанной пестицидами, доминирующее положение занимают один-два наиболее устойчивых вида, обеспечивая продуктивность водорослей как трофической группы микропродуцентов. Образуется качественно новое сообщество с низким индексом видового разнообразия. Однако в течение года после обработки гербицидами таксономический состав водорослей и ЦБ восстанавливается. Коэффициент видового разнообразия приближается к контролю.

Хроническое загрязнение почвы различными пестицидами в зоне полигона захоронения ядохимикатов стабилизирует развитие альго-цианобактериальных комплексов на определенном уровне количественных показателей фототрофных популяций и их качественного состава и характеризуется, в первую очередь, массовым развитием ЦБ (Березин и др., 2016).

Как показано нами в ряде опытов, пестициды нового поколения менее токсичны по отношению к почвенной микрофлоре. Испытание фунгицида дивиденд стар, инсектицида круйзер, а также их смеси в полевых условиях показало, что данные препараты выступают как активаторы размножения водорослей. Применение пестицидов приводило к ускорению хода альгосукцессий в почве и повышению группового разнообразия популяций водорослей и ЦБ (Помелов и др., 2011).

Таким образом, пестициды являются соединениями, которые активно влияют на функционирование как отдельных клеток МО, так и почвенных микробоценозов. Во многом характер действия препаратов определяется их химической природой и своеобразием почвенной микробиоты. Выделяются группы чрезвычайно чувствительных и очень толерантных МО. Однако токсическое действие пестицидов, как правило, имеет обратимый характер. Степень ингибирующего эффекта и скорость восстановления исходной структуры микробоценозов зависит от химического состава, дозы и стабильности ксенобиотика в ОС. Скрининг чувствительных и толерантных МО позволяет выбрать оптимальные тест-организмы и организмы-

биоиндикаторы на пестицидное загрязнение почвы. Открытие и выделение в чистую культуру МО среди бактерий, микромицетов и водорослей, способных к активной деградации тех или иных препаратов, является основой в разработке биоремедиационных мероприятий по очистке почвы от остаточных пестицидов.

Например, под влиянием инсектицидов в черноземе резко сокращается численность бактерий р. *Azotobacter* и любых грибов (Казеев и др., 2010). Однако сильное ингибирование почвенных ферментов вызывают лишь максимальные дозы препаратов. В то же время при действии гербицидов происходит повышение метаболической активности почвы в первую очередь за счет повышения активности утилизации углеводов (Данилова, 2010). При изучении действия фунгицидов (микосана, микосана нового, фундазола и витавакса) и гербицидов (раундапа и диалена) на почвенные бактерии *Micrococcus luteus* и *Stenotrophomonas maltophilia* было установлено, что данные препараты влияли на генетическую регуляцию синтеза ферментов: у глюкозофосфатизомеразы, 6-фосфоглюконатгидрогеназы и глутаматдегидрогеназы появились новые зоны активности (Глазко и др., 2006).

Пестициды влияют и на такой показатель жизнедеятельности бактерий, как азотфиксация. Гербицид 2,4-Д, фунгициды каптан и карбендазим и инсектициды квинолфос и монокротофос подавляют активность нитрогеназы у двух видов пурпурных бактерий *Rhodobacter sphaeroides* и *Rhodopseudomonas palustris* (Chalam et al., 1997).

Воздействие различных фунгицидов (катамина, метацида, трилана и формальдегида) приводит к усиленному образованию кислот у микромицетов р. *Penicillium* (Сухаревич и др., 2005).

При наличии высших растений действие пестицидов может опосредованно влиять на структуру микробных комплексов. Например, показано, что такой гербицид, как прометрин, ингибируя фотосинтез, снижает продуктивность растений, что ведет к уменьшению корневых экссудатов и снижению числа их потребителей. С другой стороны, способствуя отмиранию корневых тканей, они активизируют деструкцию свежего органического вещества сначала с участием быстро растущих гетеротрофов, а на заключительных стадиях микробных сукцессий – целлюлозолитических МО (Кутузова и др., 2006).

К числу поллютантов, поступление которых в почву резко увеличилось в последнее время, относятся антибиотики. При проведении модельных опытов по изучению влияния бензилпенициллина, фармазина и нистатина в концентрациях 100 и 600 мг/кг бы-

ло установлено, что обе дозы антибиотиков оказали подавляющее действие как на численность МО (до 30–70% от контроля), так и на ферменты (20–70% от контроля). При этом наиболее устойчивыми к действию антибиотиков оказались амилолитические бактерии, наименее – бактерии-аммонификаторы. Из изученных ферментов наиболее устойчива каталаза, наименее – фосфатаза (Акименко и др., 2014).

В серии полевых опытов проведение нами качественного и количественного анализа фототрофных микробных комплексов в почвах показало, что и при загрязнении почвы пестицидами продолжается активная вегетация почвенной микрофлоры. Происходит стабилизация альгоценозов на определенном уровне видового и количественного обилия. Наиболее динамичными показателями, как и в альгоценозах почв фоновых территорий, являются показатели численности и биомассы водорослевых клеток. Плотность фототрофных популяций в исследуемых почвах достаточно велика, колеблется в широких пределах – от 500 до 2500 тыс. кл./г, с показателями биомассы от 95 до 1500 кг/га, что сопоставимо с альгоценозами незагрязненных почв (Березин и др., 2016).

Видовое разнообразие в целом при наличии комплексного загрязнения почвы остается, как правило, высоким. В то же время при монотонном загрязнении почвы, связанном с поступлением в нее какого-то одного токсиканта в возрастающих концентрациях, происходит очень резкое снижение видового обилия с монофикацией альгосообществ на уровне немногих наиболее резистентных видов. В первую очередь, техногенное загрязнение почвы приводит к цианофитизации фототрофных комплексов, при которой численность этой группы фототрофов может достигать более 80% в структуре популяций (рис. 4).

Из ВГЦ ЦБ явное доминирование принадлежит представителям р. *Phormidium* (*Ph. autumnale*, *Ph. uncinatum*, *Ph. formosum*), из азотфиксирующих ЦБ толерантными к поллютантам в изученных экосистемах являются представители р. *Nostoc* (*N. commune*, *N. linckia*, *N. muscorum*, *N. punctiforme*).

Еще одним признаком патологии фототрофных микробных комплексов является нарушение хода альгосукцессий. Это проявляется в монотонности группового состава альгоценозов в течение всего вегетационного сезона без смены лидирующих группировок, ускорении или замедлении появления отдельных стадий, выпадении из состава фототрофных комплексов целых отделов.

Другим очень характерным признаком загрязненных почв является состояние микоценозов. Анализ структуры популяций мик-

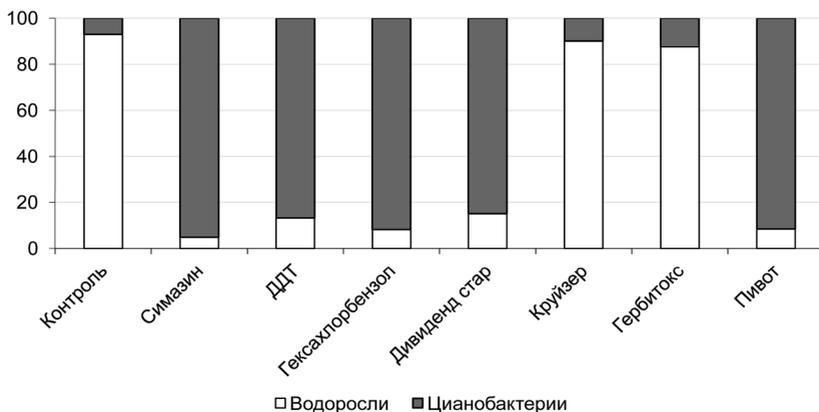


Рис. 4. Влияние пестицидов на развитие фототрофных комплексов почвы (структура популяций, %).

ромицетов показывает, что в загрязненных почвах преобладают грибы с темноокрашенным мицелием при уровне меланизации микоченозов 61.4–95.7% (рис. 5).

Проведение параллельного учета водорослей и микромицетов показывает, что в загрязненных почвах в структуре биомассы обычно преобладает грибная биомасса (рис. 6).

Таким образом, достаточно явными признаками техногенного загрязнения почвы являются определенные маркерные признаки состояния альго-микологических комплексов:

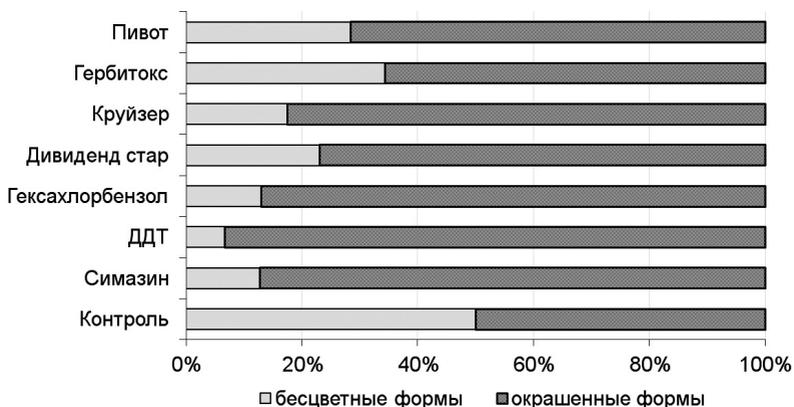


Рис. 5. Влияние пестицидов на структуру популяции микромицетов, %.

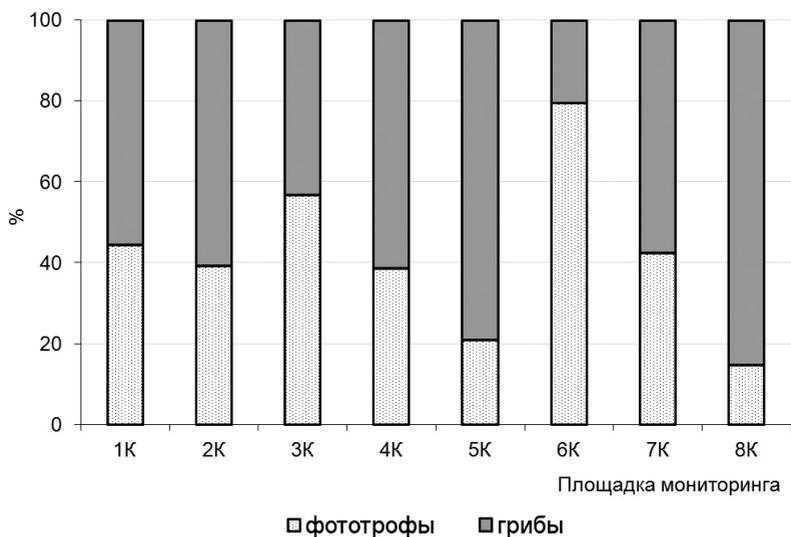


Рис. 6. Структура альго-микологической биомассы (%). По оси абсцисс – площадки мониторинга на территории Кильмезского захоронения ядохимикатов.

1. Монофикация видового состава (чаще всего цианофитизация).
2. Нарушение хода сезонных сукцессий фототрофов.
3. Меланизация микоценозов.
4. Доминирование в структуре альго-микологической биомассы грибного компонента.

Очень часто под влиянием таких ЗВ, как ТМ, происходит резкое снижение численности неспорообразующих и мицелиальных бактерий (актиномицетов), микромицетов при одновременном увеличении количества споровых и анаэробных бактерий (Гришко, 1996; Сыщикова, Гришко, 2004; Iglesia et al., 2006). С повышением уровня загрязнения почвы ТМ увеличивается доля грибов в структуре сообщества МО (Chander et al., 2001). При сильной комплексной антропогенной нагрузке (например, автотранспортной) преимущество получают виды МО, синтезирующие меланиновые пигменты и токсины широкого спектра действия, что позволяет им выиграть конкурентную борьбу, при этом аналогичные закономерности выявлены и у микромицетов, и у актиномицетов (Свистова и др., 2004). Изучение влияния возрастающих концентраций ионов свинца и кадмия в почве показало высокую чувствительность МО, потребляющих минеральный азот, смену бациллярного населения

почв при общей тенденции к снижению видового разнообразия под действием поллютантов. Кроме того, загрязнение почв ТМ увеличивает долю ярко пигментированных групп и аспорогенных форм актиномицетов (Холопов, 2013).

Хроническое действие ТМ на структуру МС особенно четко проявляется при исследовании почв, для которых характерно длительное загрязнение данными поллютантами. В частности, такие почвы обнаружены нами в г. Владикавказ на территории, расположенной в зоне горно-металлургического комбината (Скугорева и др., 2016а). По результатам общего мониторингового исследования всей территории города и данных литературы были выявлены восемь наиболее загрязненных участков, расположенных вблизи предприятия и находящихся в местах общей доступности для населения города.

Используя образцы почв с этих участков, мы проводили параллельно химический и микробиологический анализы. В ходе химического анализа проб урбаноземов получены данные по актуальной и потенциальной кислотности, содержанию органического вещества, валовых и подвижных форм свинца, меди, никеля и цинка (табл. 18).

Результаты химического анализа показывают, что почвы участков, расположенных вблизи ОАО «Электроцинк», имеют чрезвычайно высокий уровень загрязнения подвижными формами свинца и цинка, более чем в 200 раз превышающими значения фона и ПДК (рис. 7).

При проведении микробиологического анализа для определения численности бактерий аммонификаторов, азотфиксаторов, микромицетов использовали не только образцы нативных урбаноземов г. Владикавказа, но и ризосферную почву при выращивании на этих почвенных образцах растений ячменя.

Результаты количественного анализа почвенной микрофлоры показали, что численность любой из изучаемых групп МО в исследуемых образцах почвы колеблется в широком диапазоне (рис. 7). Для аммонифицирующих бактерий минимальная численность клеток зарегистрирована на участке № 5, где она составляет всего 8 тыс. КОЕ/г. Максимум отмечен на участке № 6 (1241 тыс. КОЕ/г). Абсолютное доминирование принадлежит грамположительным спорообразующим бактериям р. *Bacillus* (*B. mycoides*, *B. mesentericus*, *B. subtilis*). Во всех почвенных образцах, кроме образца с участка № 5, именно аммонификаторы преобладают над другими группами МО в количественном плане.

Высокий уровень загрязнения почвы ТМ приводит к подавлению развития азотфиксаторов (рис. 8). В этой группе бактерий ми-

Таблица 18

**Кислотность, содержание органического вещества и тяжелых металлов
в пробах урбаноземов г. Владикавказа**

№ участка	pH _{H₂O}	pH _{KCl}	Органическое вещество, %	Содержание ТМ, мг/кг				Z _c (подв.) / Z _c (вал.)
				Pb	Cu	Ni	Zn	
1	7.02	5.93	2.7±0.5	149±31 480±100	2.0±0.5 96±22	0.43±0.18 29±8	490±160 1400±500	<u>78</u> 15
2	6.55	5.53	7.3±0.7	7.3±1.5 43±9	0.53±0.12 26±6	0.90±0.38 30±8	13±4 102±34	<u>1.7</u> –
3	7.31	6.46	11.5±1.1	162±34 410±90	2.1±0.5 63±14	0.93±0.39 31±9	420±140 1500±500	75 15
4	7.60	6.93	11.0±1.1	610±130 1240±260	5.3±1.2 101±23	0.91±0.38 28±8	470±150 2000±700	<u>173</u> 27
5	6.60	6.06	5.0±0.7	1860±390 3700±800	152±35 620±140	1.6±0.4 32±9	5900±1900 13000±4000	1174 150
6	7.24	6.41	6.6±0.7	13.9±2.9 62±13	0.95±0.22 23±5	0.54±0.22 25±7	56±19 170±60	7.7 1.4
7	7.29	6.45	8.5±0.8	96±20 240±50	3.1±0.7 60±14	0.42±0.18 25±7	1010±330 1170±380	<u>120</u> 11
8	7.15	6.65	8.6±0.9	48±10 120±25	1.07±0.25 40±9	0.22±0.09 25±7	480±160 800±270	56 7
Фон	–	–	–	<u>5.0±0.9</u> 116±20	<u>0.66±0.11</u> 25±6	<u>0.9±0.4</u> 37±10	<u>10.3±2.9</u> 120±40	–
ПДК/ ОДК	–	–	–	<u>6</u> 130	<u>3</u> 132	<u>4</u> 80	<u>23</u> 220	–

Примечание. Над чертой приведены данные по содержанию подвижных форм, под чертой – валовых форм ТМ в почве. Прочерк обозначает, что данные отсутствуют или не могут быть определены. Жирным шрифтом выделены значения, превышающие норматив; Z_c (подв.), Z_c (вал.) – суммарный коэффициент загрязнения почвы подвижными, валовыми формами ТМ. Измерения кислотности выполнены с отклонением результатов повторных измерений от среднего арифметического не более 0.1 ед. рН.

нимальная численность также, как и в случае с аммонификаторами, зарегистрирована на участке № 5 (всего 1.1 тыс. КОЕ/г), максимальный показатель (92.2 тыс. КОЕ/г) выявлен на участке № 3. Явными доминантами среди азотфиксаторов являются бактерии р. *Azotobacter*. Вероятно, это обусловлено тем, что на данном участке зафиксировано максимальное содержание органического вещества (11.5%) и почва характеризуется нейтральной реакцией среды (рН 7.31), т.е. условиями, благоприятствующими развитию азотфиксаторов. Отмечают, что дополнительное негативное действие на популяции азотобактера на загрязненных свинцом почвах могут оказывать высокая кислотность и низкое содержание органического вещества (Кураков и др., 2000).

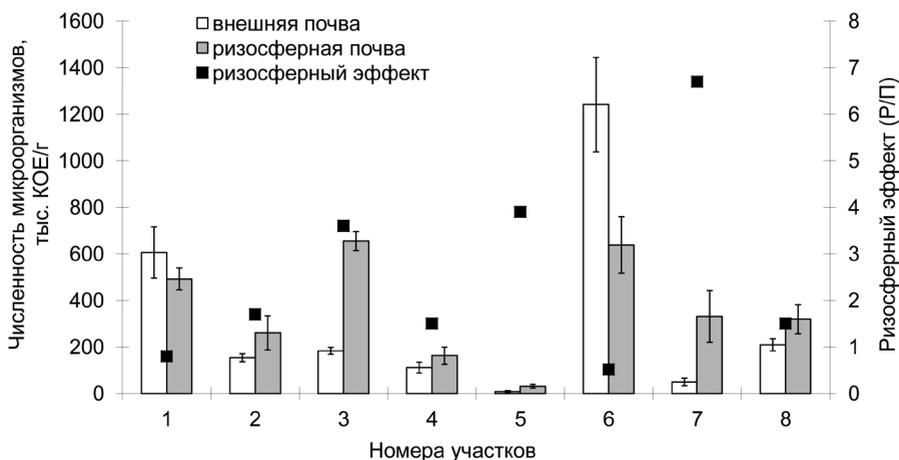


Рис. 7. Численность аммонифицирующих бактерий в почвах г. Владикавказа.

Численность микромицетов невелика: от 17–18 тыс. КОЕ/г (участки № 5 и 6) до 357 тыс. КОЕ/г (участок № 7) (рис. 9). Примечательно, что минимальный уровень развития всех изучаемых групп МО (аммонификаторов, азотфиксаторов и грибов) наблюдается на участке № 5, в почве которого при химическом анализе выявлены наибольшие концентрации ТМ. Следовательно, даже такой вариабельный показатель, как численность микробных клеток, отражает наиболее высокий токсический эффект ТМ.

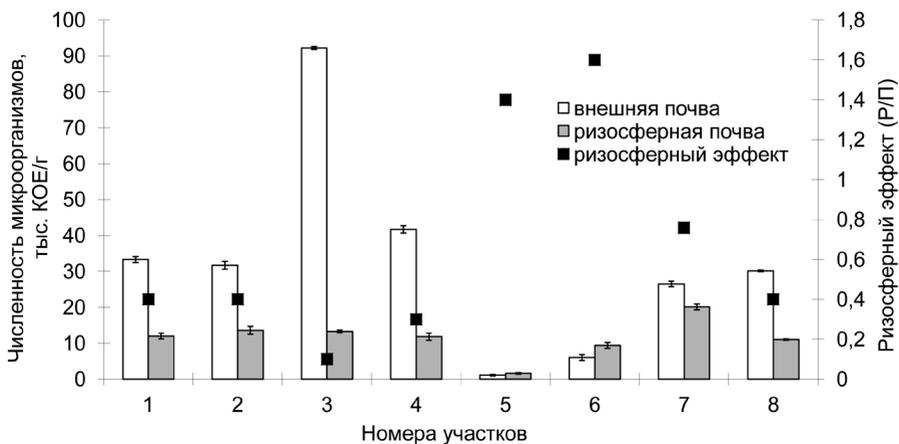


Рис. 8. Численность азотфиксирующих бактерий в почвах г. Владикавказа.

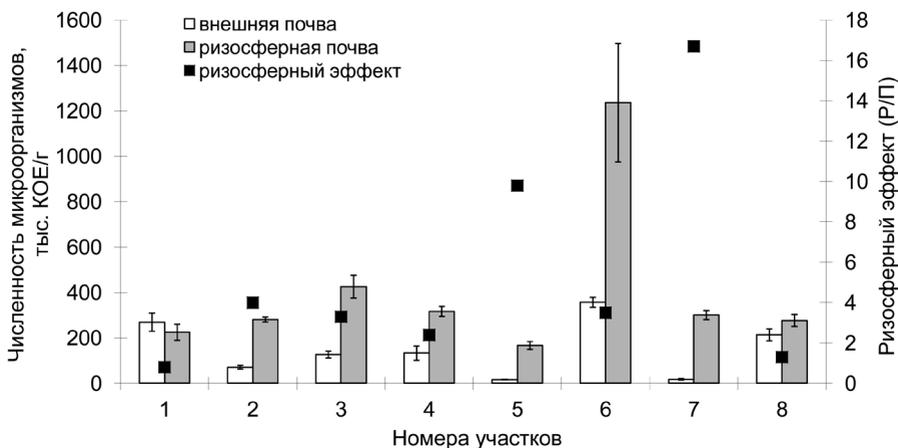


Рис. 9. Численность грибов в почвах г. Владикавказ.

В то же время четкой закономерности между концентрациями ТМ и численностью микробных популяций не выявлено.

Наличие в почве высших растений существенно меняет условия функционирования микробных комплексов. За счет корневых выделений почва обогащается такими продуктами экзосмоса, как органические кислоты, сахара, аминокислоты. Именно поэтому ризосфера чаще всего является местом наиболее высокой микробиологической активности. Это положение частично оказалось справедливым при определении численности ризосферной микрофлоры в нашем опыте. Так, в ризосфере ячменя на всех участках, кроме участков № 1 и 6, была выше популяция гнилостных бактерий с величиной ризосферного эффекта от 1.5 до 6.7 (рис. 7). Практически не выражен этот показатель в группе азотфиксаторов (рис. 8). Только на двух участках (№ 5 и 6) он немногим выше 1 (1.4–1.6). Существенные колебания величины ризосферного эффекта (от 0.8 до 16.7) отмечены для грибов (рис. 9). Полученные результаты показывают, что поведение МО в почве и ризосфере при загрязнении ТМ имеет более сложный характер, чем в незагрязненных почвах.

Однако для аммонификаторов и грибов четко прослеживается тенденция активизации развития в ризосфере, что свидетельствует о дополнительном снабжении этой группы МО органическим веществом за счет высшего растения или о снижении в некоторой степени токсичности ТМ, находящихся в почве. Противоположная реакция азотфиксаторов, для которых ризосферный эффект в большинстве случаев не выражен, возможно, обусловлена конкуренцией

за органический субстрат с аммонификаторами и грибами, численность которых в ризосфере в большинстве случаев, наоборот, возрастает.

Вероятно, при сильном химическом загрязнении почвы различными ТМ и поступлении их в клетки растений и МО могут наблюдаться явления антагонизма и синергизма ионов, что приводит к перераспределению ТМ в растении и оказывает разное влияние на основные группы почвенных МО.

Изучение состояния фототрофных микробных комплексов почв данного объекта выявило эффект цианофитизации. Цианобактериальный компонент в этих комплексах составляет от 75 до 99%. Практически полное доминирование среди ЦБ принадлежит различным видам р. *Phormidium*. Азотфиксирующие формы встретились только в пробе № 1. **Меланизация микокомплексов также наблюдается во всех вариантах с доминированием окрашенных форм грибов от 55 до 72% (Фокина и др., 2016).**

Повышение уровня загрязнения почвы ионами ТМ может приводить к замедлению минерализации соединений азота в почве без растений, а в ризосфере растений – к существенной интенсификации процесса (Малиновська и др., 2013). Комплексное действие различных ТМ (Hg, Cd, Ni, Pb, Cr, Cu, Mn, Zn) и As, содержащихся в осадках сточных вод, приводит к снижению микробной биомассы, активности азотфиксации, численности азотобактера и метаболического коэффициента (Селивановская и др., 2002). Однако сила воздействия ТМ, например, таких как ионы меди и цинка, на микробные популяции и ферментативную активность во многом зависит от гранулометрического состава почвы: в глинистой почве ингибируется рост лишь термофильных и термотолерантных грибов, а в песчаной почве ингибируется развитие и грибов, и бактерий (Hemida et al., 1997).

Из почв, имеющих комплексное загрязнение ТМ, всегда выделяются металлоустойчивые бактериальные штаммы. Так, из ризосферы тропического злака *Diplachne fusca*, растущего на загрязненной металлами почве, было выделено 107 бактериальных штаммов. При изучении их устойчивости к металлам (Cd, Cr, Co, Pb, Ni, Zn), присутствующим в ростовой среде, было показано, что большинство исследованных штаммов (98%) проявляли множественную металлоустойчивость (Abou-Shanab et al., 2005). **Увеличение потребления ионов металлов растением коррелировало с повышенным числом сидерофор-продуцирующих, фосфат-солюбилизирующих и продуцирующих кислоту бактерий.**

На судьбу токсичных микроэлементов может влиять хищничество на микробном уровне (Patton et al., 2005). **Металлы, ассоциированные с бактерией-жертвой, могут высвободиться в растворенную фазу с экскрементами хищника и/или металлы могут оставаться в его организме и затем переноситься на следующий уровень пищевой цепи.** Ионы токсичных металлов в водной фазе также изменяют рост и степень хищничества у микробного хищника. При использовании модельной системы хищник-жертва было установлено на примере Pb, что данный ТМ изменяет ростовые параметры протозойного хищника *Tetrahymena thermophila* и бактериальной жертвы *Pseudomonas putida*. Метаболизированный бактериями свинец первоначально адсорбируется в организме хищника, позднее он выделяется в среду в виде связанного металла в фекальных материалах хищника.

Действие ТМ сказывается и на развитии фототрофного компонента почвенной микробиоты. Результаты экспериментов по влиянию солей ТМ на состояние комплекса почвенных диатомовых водорослей показали высокую альгицидную активность Zn, Mn, Cu и Fe, внесенных в виде хорошо растворимых сульфатных солей (Фазлутдинова, 1998). Влияние ТМ проявлялось в снижении количественных показателей и уменьшении видового разнообразия ценоза диатомовых водорослей. На основании полученных данных для почвенных диатомей составлен следующий ряд токсичности: $Cu > Mn > Zn > Fe$. **В результате воздействия различных солей ТМ наблюдается перераспределение диатомовых водорослей в бациллярноценозе, полидоминантное сообщество диатомовых водорослей, наблюдаемое в контроле, при внесении ТМ постепенно превращается в монодоминантное, т.е. вдоль вектора загрязнения из сообщества последовательно «выбивались» виды, обладающие разной чувствительностью.** Это дает возможность не только устанавливать наличие загрязнения, но и оценивать его уровень.

При изучении влияния возрастающих концентраций ионов меди (3, 150 и 300 мг/г почвы) на развитие почвенных микромикровицтов в пахотной почве было установлено, что происходят существенные изменения в состоянии микоценозов (Домрачева, Горностаева, 2016). В первую очередь, это проявляется в увеличении общей численности грибных зачатков (пропагул) в вариантах с максимальной концентрацией меди (табл. 19). Так, по сравнению с контролем внесение в почву меди в дозах 150 и 300 мг/кг приводит к возрастанию фрагментов мицелия в 6.7 и в 8.5 раз соответственно. Таким образом, между этими показателями наблюдается чрезвычайно высокая степень прямолинейной зависимости, о чем свидетель-

Таблица 19

**Влияние возрастающих концентраций меди
на численность микромицетов в почве**

Вариант	Численность фрагментов мицелия, тыс./г		Всего пропагул, тыс./г
	Бесцветных	Окрашенных	
1. Контроль	900±100	430±50	1330±150
2. Cu ²⁺ 1 ПДК	600±100	1770±200	2370±300
3. Cu ²⁺ 50 ПДК	1530±35	7400±1100	8930±1135
4. Cu ²⁺ 100 ПДК	1770±300	9570±800	11340±1100

ствует коэффициент корреляции, равный 0.9675. Однако это обилие не сопровождается нарастанием грибной биомассы, так как загрязнение почвы медью приводит к такой морфологической аномалии, как резкое уменьшение длины грибных фрагментов. Если в контроле средняя длина мицелиального фрагмента колебалась в пределах 32–40 мкм, в третьем и четвертом вариантах опыта этот показатель был необычайно мал (всего 3–6 мкм). Подобное стремительное измельчение клеток ранее отмечалось для бактерий, развивающихся в загрязненных почвах, независимо от характера загрязнения (Лысак, 2010). Было установлено, что численность и доля наноформ бактерий в загрязненных почвах, в том числе загрязненных и ТМ, выше, чем в незагрязненных. Предполагают, что способность обычных бактерий переходить в состояние наноформ является одним из возможных механизмов сохранения жизнеспособности в неблагоприятных условиях среды.

Корреляция между степенью загрязнения почвы и возрастанием численности грибов, возможно, обусловлена тем, что в загрязненных почвах происходит стимуляция размножения специфических групп микромицетов. Ранее отмечалось, что в грибном сообществе загрязненной почвы появляются необычные для нормальных условий, устойчивые к ТМ виды микромицетов, многие из которых обладают фитотоксическими свойствами (Левин и др., 1989). Эффект фитотоксичности сказывается как на прорастании семян, так и на развитии проростков. Подобные явления были зарегистрированы в вегетационных и полевых опытах только при концентрациях ТМ в 50–300 раз выше фоновых. Следовательно, возможное снижение урожая сельскохозяйственных культур в загрязненных почвах может определяться не только непосредственным действием поллютанта, но и возросшей токсигенной активностью микобиоты.

Еще один аспект влияния меди на микокомплексы проявляется в изменении структуры их популяций, связанном с резким сокращением форм с бесцветным мицелием и возрастанием доли меланизированных грибов с коэффициентом корреляции Пирсона $r = 0.9267$



Рис. 10. Влияние возрастающих концентраций меди на соотношение грибов с бесцветным и окрашенным мицелием (%).

(рис. 10). Так, при фоновом содержании меди в почве (контроль) пигментированные грибы составляют всего 32,3% от общего количества. При концентрациях меди 150 и 300 мг/кг (50 и 100 ПДК) этот показатель достигает свыше 80%. Выявленная закономерность еще раз подтверждает давно установленный факт, что повышенной толерантностью к различным экстремальным и стрессовым факторам среды обладают грибы. Это обусловлено выработкой меланинов – соединений, способных связывать ТМ и другие поллютанты в нетоксичные комплексы. Поэтому доминирование пигментированных грибов в почвенных микоценозах – важнейший индикаторный признак загрязнения почвы.

Совсем другая картина наблюдается при анализе урожайных данных по гороху (табл. 20). Медь в любых концентрациях вызывает снижение урожая ($r = -7924$), что, как отмечалось выше, может быть не только следствием действия ТМ, но и накоплением в почве токсинов грибного происхождения.

Таблица 20
Влияние возрастающих концентраций меди на урожай гороха, г/м²

Вариант	Урожай семян гороха	Убыль к контролю, %
1. Контроль	292.3±18.1	0
2. Cu ²⁺ 1 ПДК	190.8±13.6	34.7
3. Cu ²⁺ 50 ПДК	105.6±8.2	63.9
4. Cu ²⁺ 100 ПДК	117.1±16.7	59.9

Таким образом, исследования влияния возрастающих концентраций меди на развитие почвенных микромицетов, проведенные в полевых условиях, показали, что данный ТМ является сильнейшим стресс-фактором как для микробиоты, так и для высшего растения. Однако вектор действия данного фактора для них различен (рис. 11).

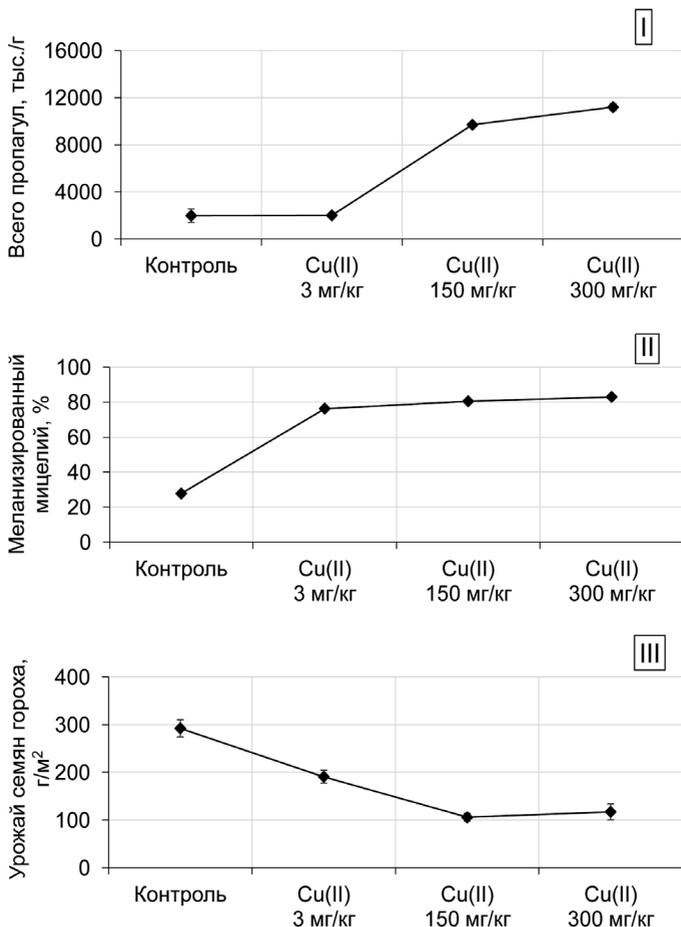


Рис. 11. Влияние возрастающих концентраций меди на численность микромицетов (I), относительное обилие меланизированных форм грибов (II) и урожай семян гороха (III).

Медь провоцирует следующие изменения в состоянии микокомплексов:

- резкое увеличение численности грибных зачатков в почве;
- усиление фрагментации мицелия, которое сопровождается снижением средней длины;
- стремительную меланизацию грибных популяций.

Подобные изменения микокомплексов, вероятно, вызваны серией адаптационных реакций микроорганизмов, направленных на выживание в изменившихся условиях среды. Однако высшее растение не способно к подобной адаптации и на действие меди отвечает снижением урожая семян более чем на 60%.

Под влиянием возрастающих концентраций ионов меди в почве происходят изменения в количественном статусе альго-цианобактериальных комплексов. Эти изменения обусловлены не только действием ТМ, но в определенной степени зависят от той сельскохозяйственной культуры, под которой происходит развитие фототрофных группировок (Домрачева, Горностаева, 2016).

В полевых опытах изучали реакцию альго-цианобактериальных комплексов почвы на возрастающие концентрации ионов меди под такими сельскохозяйственными культурами, как пшеница, горох и горчица. Опыт был заложен на опытном поле ВГСХА. Почва дерново-подзолистая, среднесуглинистая; pH – 4.1, гумус – 1.86%, P₂O₅ – 145.5 мг/кг, K₂O – 127.5 мг/кг, S – 13.3 мг/кг, Cu – 0.22 мг/кг (фонное содержание). Площадь учетной делянки – 0.24 м². Повторность опыта – трехкратная.

Для опыта в качестве объектов исследования были выбраны представители разных семейств: злаковые – пшеница сорта Ирень (*Triticum aestivum*), бобовые – горох сорта Лучезарный (*Pisum sativum*), крестоцветные – горчица белая (*Sinapis alba*), лабораторная всхожесть которых составила 92, 99 и 95% соответственно.

В качестве поллютанта использована медь в виде соли (CuSO₄·5H₂O) в различных концентрациях – 3, 150 и 300 мг/кг, что соответствует 1, 50 и 100 ПДК для почвы. Водные растворы токсикантов вносили в почву после посадки семян, проливая 10–15 см верхнего горизонта. Были выделены контрольные варианты для каждой серии опытов, без внесения меди. Образцы почвы для количественного анализа альго-цианофлоры были отобраны с глубины 0–5 см после уборки урожая в сентябре.

Результаты количественного анализа показали, что под посевами пшеницы под влиянием возрастающих концентраций Cu²⁺ в почве происходит, в первую очередь, неуклонное снижение численности водорослей от 1270 тыс. кл./г в контроле до 400 тыс. кл./г

Таблица 21

**Влияние возрастающих концентраций меди
на численность фототрофных микробных комплексов
в дерново-подзолистой почве под пшеницей, тыс. кл./г**

Вариант	Водоросли		Всего	Циано- бактерии	Фототрофы всего
	Зеленые	Диатомовые			
Контроль	670±50	600±100	1270±150	2570±600	3840±750
Cu ²⁺ 3 мг/кг	500±150	200±50	700±200	2800±90	3500±400
Cu ²⁺ 150 мг/кг	430±150	100±0	630±150	2430±500	3060±650
Cu ²⁺ 300 мг/кг	300±50	100±0	400±50	2730±340	3130±390

в варианте с внесением ионов Cu²⁺ 300 мг/кг (табл. 21). Наиболее остро реагируют диатомовые водоросли. В то же время в комплексе ЦБ снижения численности клеток по вариантам практически не наблюдается. Вычисленные коэффициенты корреляции показывают, что высокая степень коррелятивной зависимости между возрастающими концентрациями Cu²⁺ в почве и численностью фототрофов наблюдается только для зеленых и диатомовых водорослей ($r = -0.8955$ и -0.6627 соответственно), в то время как для ЦБ этот показатель равен -0.0090 .

Иная реакция фототрофных комплексов наблюдается в почве под посевами горчицы белой (табл. 22). Незначительное снижение численности водорослей отмечено в вариантах Cu²⁺ 150 мг/кг и Cu²⁺ 300 мг/кг за счет представителей отдела Chlorophyta при нейтральной реакции диатомовых водорослей. Одновременно происходит существенное снижение общей численности фототрофов, обусловленное уменьшением численности популяций ЦБ от 4230 тыс. кл./г в контроле до 1230 тыс. кл./г при максимальной концентрации Cu²⁺ в почве. Таким образом, в почве под посевами горчицы выявлен высокий уровень коррелятивной зависимости между численностью ЦБ и концентрацией Cu²⁺, вносимой в почву перед посевом ($r = -0.9614$).

Под посевами гороха все группировки микрофототрофов проявляют тенденцию к снижению численности клеток в вариантах с

Таблица 22

**Влияние возрастающих концентраций меди
на численность фототрофных микробных комплексов
в дерново-подзолистой почве под горчицей, тыс. кл./г**

Вариант	Водоросли		Всего	Циано- бактерии	Фототрофы всего
	Зеленые	Диатомовые			
Контроль	470±100	100±0	570±100	4230±460	4800±560
Cu ²⁺ 3 мг/кг	430±50	160±50	590±100	3370±280	3960±380
Cu ²⁺ 150 мг/кг	370±50	100±0.10	470±50	2670±800	3140±850
Cu ²⁺ 300 мг/кг	267±5	100±0.10	367±5	1230±40	1597±45

Таблица 23

**Влияние возрастающих концентраций меди
на численность фототрофных микробных комплексов
в дерново-подзолистой почве под горохом, тыс. кл./г**

Вариант	Водоросли		Всего	Циано- бактерии	Фототрофы всего
	Зеленые	Диатомовые			
Контроль	670±50	370±100	1040±150	4500±890	5540±1040
Cu ²⁺ 3 мг/кг	650±70	170±50	820±120	3840±350	4660±310
Cu ²⁺ 150 мг/кг	500±100	130±30	630±130	3040±180	3670±310
Cu ²⁺ 300 мг/кг	300±110	100±30	400±140	1830±300	2230±440

возрастающими концентрациями Cu²⁺ в почве (табл. 23). Так, численность эукариотных водорослей при максимальной концентрации ионов меди в 2.6 раза ниже, чем в контроле; для ЦБ сниженные численности в варианте Cu²⁺ 300 мг/кг по сравнению с контролем – в 2.5 раза. Коэффициенты корреляции между численностью различных групп фототрофов и концентрацией Cu²⁺ составляют $r = -0.9977$ для зеленых водорослей, $r = -0.7124$ – для диатомовых водорослей, $r = -0.9738$ – для ЦБ (табл. 23).

Анализ структуры популяций альго-цианобактериальных комплексов (табл. 24) показывает, что на момент наблюдения (сентябрь) во всех вариантах и под всеми выращиваемыми культурами доминируют ЦБ, что нормально для конца вегетационного сезона в умеренной зоне. Аксиомой является факт, что в ходе сезонной сукцессии ее завершающие стадии характеризуются массовым размножением ЦБ и в агроэкосистемах, и в природных экосистемах. Однако в данном опыте степень доминирования в контрольном варианте (при одинаковом фоновом содержании меди в почве) под разными культурами разная: 66.9% – под пшеницей, 88.1 – под горчицей и 81.2% – под горохом.

Уровень доминирования ЦБ повышается по мере увеличения концентрации Cu²⁺ в почве под пшеницей с 66.9 (в контроле) до

Таблица 24

**Влияние возрастающих концентраций ионов меди
на структуру фототрофных популяций в дерново-подзолистой почве
под различными культурами, %**

Культура	Контроль		Cu ²⁺ 3 мг/кг		Cu ²⁺ 150 мг/кг		Cu ²⁺ 300 мг/кг	
	В	ЦБ	В	ЦБ	В	ЦБ	В	ЦБ
Пшеница	33.1	66.9	20.0	80.0	17.9	82.1	12.7	87.3
Горчица	11.9	88.1	14.9	85.1	15.0	85.0	23.0	77.0
Горох	18.8	81.2	17.6	82.4	17.2	82.8	17.9	82.1

Примечание. В – водоросли, ЦБ – цианобактерии.

87.3% (при Cu^{2+} 300 мг/кг), под горчицей, напротив, уровень доминирования ЦБ снижается с 88.1 (в контроле) до 77.0% (при Cu^{2+} 300 мг/кг), а в почве под горохом уровень доминирования ЦБ в фототрофных комплексах остается практически на одном уровне во всех вариантах.

Таким образом, полученные результаты свидетельствуют о том, что на характер развития альго-цианобактериальных комплексов оказывает влияние не только содержание в почве такого поллютанта, как Cu^{2+} , но и высшее растение, под которым и размножаются водоросли и ЦБ. Влияние высшего растения на микрофототрофы может быть как прямым (интенсивность развития корневой системы, густота стояния, которая определяет уровень освещения почвы), так и опосредованным (характер и объем корневых выделений, определяющий степень сорбции ТМ растением). Поэтому повышенная сорбционная активность той или иной культуры может стать причиной снижения пресса поллютанта на микробные комплексы почвы.

Показательно, что и в контрольном варианте с фоновым содержанием меди в почве плотность альго-цианобактериальных популяций под разными культурами разная (табл. 25). Так, минимальная численность фототрофов отмечена в почве под пшеницей, что вполне объяснимо мощным развитием мочковатой корневой системы данного злака. При этом характерной особенностью альго-цианобактериальных популяций в данном варианте является угнетение размножения не водорослей, а ЦБ. Наиболее интенсивное размножение фототрофных МО происходит под посевами гороха.

Таким образом, в результате проведенных исследований установлено, что возрастающие концентрации Cu^{2+} в почве приводят к перестройке альго-цианобактериальных комплексов, характер которой определяется не только содержанием данного ТМ в почве, но и влиянием высшего растения.

Установлено, что возрастающие концентрации меди приводят к снижению численности эукариотных водорослей под всеми выращиваемыми культурами с коэффициентами корреляциями от

Таблица 25

**Влияние высших растений
на численность микробных фототрофных популяций
в дерново-подзолистой почве, тыс. кл./г**

Культура	Водоросли	Цианобактерии	Фототрофы всего
Пшеница	1270±150	2570±600	3840±750
Горчица	570±100	4230±460	4800±560
Горох	1040±150	4500±890	5540±1040

$r = -0.5150$ до $r = -0.9977$. Следовательно, именно водоросли проявляют повышенную чувствительность к данному ТМ.

Не столь однозначна реакция прокариотных фототрофов. Если в цианобактериальных группировках в почве под горчицей и горохом возрастающие концентрации меди как и в случае водорослей приводят к снижению плотности популяции в несколько раз, то под посевами пшеницы численность ЦБ во всех вариантах опыта остается практически на одном и том же уровне.

Колебания численности водорослей и ЦБ в почве под действием ионов меди приводят и к изменению структуры альго-цианобактериальных популяций. Как правило, техногенное воздействие приводит к эффекту цианофитизации, который проявляется в увеличении доли ЦБ в структуре фототрофных популяций под воздействием различных поллютантов. В данном опыте эффект цианофитизации альго-цианобактериальных комплексов наблюдается только в варианте с внесением возрастающих концентраций ионов меди под пшеницу, где вклад ЦБ в структуру фототрофных комплексов увеличивается с 66.9 в контроле до 87.3% (Cu^{2+} 300 мг/кг). Однако в случае других растений этот эффект не наблюдается: под горчицей происходит незначительное снижение доли ЦБ по мере увеличения дозы меди, а в почве под горохом структура популяций остается практически одинаковой во всех вариантах. Вероятно, в данном случае на интенсивность размножения водорослей и ЦБ и на структуру альго-цианобактериальных группировок определенное воздействие оказывает не только поллютант, но и высшее растение через корневые экссудаты и характер развития корневой системы.

ЗВ неметаллического характера, например, фтор, приводят к снижению в составе микробных комплексов численности аммонификаторов, нитрификаторов, МО, использующих минеральный азот, возрастанию численности микромицетов, споровых и анаэробных форм бактерий, а также денитрификаторов (Гришко, 1998; Евграфова, Словик, 1999). При действии фтора постоянно отмечают изменения в таксономической структуре грибов и степени их доминирования, обеднение флористического состава водорослей по градиенту загрязнения. Установлено, например, что под влиянием фтора в почвах в зоне действия предприятий алюминиевой промышленности происходит угнетение развития микромицетов по численности – в восемь раз, по длине и биомассе мицелия – в полтора-два раза по сравнению с фоновой почвой. Также происходят изменения в пространственной структуре грибных сообществ (Евдокимова и др., 2009).

Загрязнение почв бенз(а)пиреном приводит к резкому уменьшению численности МО, хотя различные группы МО дифференцируются по своей устойчивости к данному поллютанту в следующем порядке: использующие минеральный азот > аммонификаторы > целлюлолитические > сахаролитические (Яковлева и др., 2010).

При исследовании состояния альгоценозов в условиях культивирования при токсическом воздействии было показано, что снижается коэффициент видового разнообразия сообщества водорослей (Шарипова, 1997; Кривенко и др., 1999). При нефтяном загрязнении происходят существенные изменения в альго-микологических комплексах почвы: уменьшение видового разнообразия водорослей и ЦБ, возрастание численности фитотоксических видов грибов (Киреева и др., 2009).

Специфическим поллютантом является метилфосфоновая кислота (МФК) – конечный продукт гидролиза и универсальный маркер фосфорорганических отравляющих веществ. Есть сведения о том, какие эффекты может оказывать МФК на почвенную микробиоту. Так, установлено, что в южных черноземах бактерии и их мицелиальные формы сначала резко подавляются МФК (на 60–70%), но к 30-му дню увеличивают свою численность примерно в 1.5 раза (Чикарев и др., 2000). Такое несколько парадоксальное действие МФК на численность МО авторы объясняют тем, что при взаимодействии микробиоты с МФК в почве, возможно, происходит биотрансформация и биодеградация этого соединения. Действительно, выявлены МО, которые гидролизуют связь С–Р (Петров и др., 1995; Харечко и др., 1995). Ряд МО, например, такие как *Bacillus* sp. и *Pseudomonas* sp., используют метилфосфонаты в качестве единственного источника фосфора (Кононова, Несмеянова, 2002).

При изучении действия МФК на фототрофный микробный комплекс дерново-подзолистой пахотной почвы нами было установлено, что МФК в малых дозах ($5 \cdot 10^{-4}$ моль/л) стимулирует реализацию видового потенциала водорослей. Высокие концентрации МФК ($5 \cdot 10^{-3}$ моль/л) снижают уровень видового разнообразия фототрофов (Ашихмина и др., 2007). При этом меняется характер доминирования: в вариантах с МФК свыше 80% от общей численности фототрофов составляют ЦБ, тогда как в контрольном варианте (без внесения МФК) абсолютное доминирование в фототрофном комплексе принадлежит одноклеточным зеленым водорослям. Тенденция стимулирующего эффекта МФК на развитие ЦБ усиливается в ходе аутогенной сукцессии. Вероятно, высокая степень адаптации ЦБ к ксенобиотикам обеспечивается не только за счет собственного метаболизма, но во многом определяется деятельностью бактерий-спут-

ников, среди которых отмечены целлюлозоразрушающие, метаногенные, аммонификаторы, деструкторы нефти и др. В зависимости от характера субстрата, на котором развиваются ЦБ, меняются доминирующие группы микробов-спутников. Видимо, в случае с МФК стремительное размножение ЦБ связано с деятельностью почвенных бактерий, производящих гидролиз связи С–Р с выделением неорганического фосфора. ЦБ, особенно их азотфиксирующие формы, являясь независимыми в своем развитии от наличия минерального азота, особенно требовательны к обеспечению фосфором. Поэтому велика вероятность того, что возрастание численности ЦБ в варианте с МФК ($5 \cdot 10^{-3}$ моль/л) связано с повышенным содержанием доступного неорганического фосфора.

Таким образом, изучение действия МФК на фототрофный микробный комплекс почвы показало, что МФК как продукт конечной деградации фосфорорганических отравляющих веществ является регулятором развития в почве различных групп микрофототрофов. Сила воздействия МФК на водоросли зависит от ее концентрации и срока пребывания в почве: чем выше концентрация и длительнее инкубация, тем больше интенсивность размножения ЦБ, которые можно рассматривать в качестве потенциальных биоагентов ремедиации почв после воздействия продуктов разложения фосфоротравляющих органических веществ.

При действии возрастающих концентраций МФК на природные БП *N. commune* происходит практически линейное возрастание в структуре популяций доли прокариотных фототрофов, резко увеличивается вклад БГЦ ЦБ, в первую очередь, за счет видов р. *Phoridium* и прогрессирующее снижение роли *N. commune*. МФК при воздействии на БП вызывает также изменение в грибном комплексе БП, что проявляется в увеличении их длины, численности спор и удельной продукции спор (Огородникова и др., 2008).

Выявлен также разноплановый характер воздействия на структуру БП *N. commune* другого фосфорсодержащего поллютанта пиррофосфата натрия (ПФН), который может поступать в почву при детоксикации фосфорсодержащих отравляющих веществ (Домрачева и др., 2009; Кондакова, Домрачева, 2011). В нашей работе использовались БП с доминированием *N. commune*, собранные в городской среде на почве вдоль обочины дороги.

При постановке опытов в стерильные чашки Петри вносили навески прокаленного речного песка по 40 г и увлажняли до 60% дистиллированной водой в контроле и растворами ПФН в концентрации 0.01 и 0.4 г/л – в остальных вариантах. Измельченные пленки общей массой 0.5 г размещали на поверхности песка.

Визуальное определение площади «цветения» и подсчет материнских колоний, которые развились на старых БП, показали, что под влиянием ПФН интенсивность «цветения» несколько снижалась (табл. 26).

Микроскопическое определение численности фототрофов в поверхностных разрастаниях показало, что эффект воздействия ПФН определяется его концентрацией. Малая доза (0.01 г/л) стимулирует размножение фототрофов, в первую очередь, БГЦ формы ЦБ, большая (0.4 г/л) практически не меняет плотность клеток фототрофов по сравнению с контролем (табл. 27), хотя общее количество сохраняется за счет перераспределения плотности клеток различных группировок.

Избирательность стимулирующего эффекта ПФН особенно очевидна при рассмотрении структуры фототрофных сообществ (табл. 27). Наиболее чувствительными к данному соединению оказываются ГЦ ЦБ, их вклад в структуру сообщества падает с 48% в контроле до 13% в варианте с ПФН 0.4 г/л. В то же время все группы фототрофов, особенно ЦБ, начинают стремительно размножаться при внесении в песок дополнительного количества фосфора в виде ПФН в концентрации 0.01 г/л (табл. 28).

Под влиянием ПФН меняются также количественные и структурные показатели популяций микромицетов (табл. 29).

В отличие от популяций фототрофов, интенсивность развития микромицетов возрастает по мере увеличения концентрации ПФН с

Таблица 26

Влияние пирофосфата натрия на интенсивность «цветения» песка

Вариант	Площадь «цветения» %	Количество дочерних колоний
Контроль	80±11	40±7
ПФН 0.01 г/л	60±13	40±4
ПФН 0.4 г/л	40±5	15±3

Таблица 27

Влияние пирофосфата натрия на численность популяций фототрофов в микробных биопленках, тыс. кл./см²

Вариант	Водоросли	Цианобактерии		Всего фототрофов
		Бгц	Гц	
Контроль	65.5±8.7	3567.5±122.4	2949.7±58.9	6942.7±189.3
ПФН 0.01 г/л	297.9±25.2	9390.0±1081.1	6833.0±809.6	16520.9±1915.9
ПФН 0.4 г/л	92.5±19.1	4375.0±476.2	684.7±52.9	5159.2±548.2

Примечание. Бгц – безгетероцистные формы ЦБ; Гц – гетероцистные формы ЦБ.

Таблица 28

Влияние пирофосфата натрия на структуру фототрофных сообществ микробных биопленок, %

Вариант	Водоросли	Цианобактерии	
		Бгц	Гц
Контроль	0.94	51.38	47.68
ПФН 0.01 г/л	0.18	56.83	42.99
ПФН 0.4 г/л	1.79	84.80	13.41

Примечание. Бгц – безгетероцистные формы ЦБ; Гц – гетероцистные формы ЦБ.

Таблица 29

Влияние пирофосфата натрия на микрокомплексы микробных биопленок

Вариант	Длина мицелия, м/см ²	Доля мицелия, %	
		Окрашенного	Бесцветного
Контроль	41.2±8.0	19.4±0.9	80.6±7.1
ПФН 0.01 г/л	67.6±11.9	65.8±4.8	44.2±7.1
ПФН 0.4 г/л	122.0±11.3	77.1±7.8	22.9±3.5

одновременным усилением вклада грибов с темноокрашенным (меланизированным) мицелием, что однозначно указывает на загрязнение среды.

Таким образом, ПФН выступает как регулятор структуры и плотности популяций фототрофов и микромицетов с акцентированием развития БГЦ ЦБ и темноокрашенных форм микромицетов.

Ранее в разделе 1.4 (табл. 9, 10) было показано, что такие вещества, как бензин, хлорид натрия и соли меди, свинца и цинка являются токсикантами по отношению к фототрофам ВП *N. commune*, угнетая развитие как водорослей, так и ЦБ. По отношению к водорослям наиболее токсичны цинк, медь, хлорид натрия. Полное угнетение ЦБ происходит под влиянием цинка и NaCl, также для них ядовит свинец, в меньшей степени ЦБ чувствительны к бензину и меди.

Грибы не столь чувствительны, как фоторофы, а такой поллютант, как бензин, даже стимулирует размножение микромицетов с окрашенным мицелием. В целом наиболее угнетающее действие на протекание сукцессии в альго-микологическом комплексе оказывает NaCl. Вероятно, это обусловлено высокой осмотической активностью данного соединения.

Манипулируя с поллютантами, мы установили интересный факт, связанный со специфическим действием цинка. В этом варианте обнаружено массовое размножение дрожжей, при котором их численность достигала свыше 3000 кл./см². Чрезвычайно разнообразной оказалась микроморфология этих клеток. Так, выявле-

ны разные способы их вегетативного размножения: биполярное и многостороннее почкование, множественное почкование, энтеробластическое почкование, образование псевдомицелия и его фрагментация. Несомненно, требуются дополнительные исследования по установлению особой роли цинка в провокационном размножении дрожжей, входящих в состав изучаемых БП, тем более, что при посеве на стандартные питательные среды дрожжи не были обнаружены, также как и на стеклах обрастания в вариантах с внесением других поллютантов. Ранее отмечалось, что цинк усиливает образование у дрожжей ферментов синтеза цитохрома и цитохромоксидазы, будучи добавлен в количествах, в 1000 раз превышающих оптимальные для его роста.

Изменение структуры альго-микологических сообществ под влиянием различных ЗВ проявляется не только на уровне количественных показателей (численность клеток фототрофов и длина мицелия микромицетов), но и в изменении соотношения водорослей и ЦБ, а также в перераспределении доли популяций микромицетов с бесцветным и окрашенным мицелием. В контроле в количественном плане наблюдается преобладание ЦБ над водорослями, такое же, как в материнской БП, а также наибольший вклад бесцветных микромицетов в структуру популяций.

Реакция микромицетов на внесение поллютантов заключается в резком увеличении в структуре комплексов микромицетов вклада грибов с меланизированным мицелием, вплоть до 98% (бензин) – 99.1% (цинк).

Таким образом, установлено, что из единого первоначального пула клеток БП *N. commune* под влиянием увлажнения субстратов и применяемых поллютантов возникают сообщества, резко различающиеся по плотности популяций фототрофов и интенсивности развития грибного мицелия. Меняется структура популяций микромицетов: ПФН и другие изучаемые поллютанты способствуют преимущественному развитию грибов с окрашенным мицелием. Действие поллютантов на фототрофный блок в первую очередь проявляется в перераспределении группировок ЦБ и выходе на доминирующие позиции их БГЦ форм. Отмечена специфичность действия цинка, связанная с массовым размножением дрожжей и ингибированием развития ЦБ (Домрачева и др., 2009).

Уникальный случай развития альго-цианобактериальных ценозов обнаружен в процессе формирования почв на техногенных донных осадках (Домрачева и др., 2013).

В пойме р. Вятки в районе г. Кирово-Чепецка Кировской области расположены шламонакопители и хвостохранилища химиче-

ских и радиоактивных отходов. Стоки химических предприятий в виде растворов и взвесей длительное время поступали в открытую гидрографическую сеть – в русло пойменной р. Елховки – притока второго порядка р. Вятки. В устье реки в месте впадения ее в пойменное оз. Просное накопились мощные толщи техногенных отложений. За счет этого устье сместилось на 1 км, акватория озера сократилась примерно на 6.6 га. По данным литературы (Дружинин и др., 2006), объем техногенных илов составил 330 тыс. м³. Они представляют собой серые глины, состоящие на 70–80% из карбоната и сульфата кальция. В массе илов сосредоточены запасы ТМ (в том числе ртути), радионуклидов. В настоящее время ЗВ отчасти изолированы от водного потока гипсовыми корками, однако, они не имеют сплошного распространения.

Мощность кор невелика – от нескольких миллиметров до сантиметра. По мере формирования и углубления современного русла р. Елховки толща техногенных донных отложений оказалась на дневной поверхности и стала почвообразующим субстратом. В формирующемся на техногенных илах почвенном профиле оторфованная подстилка на глубине до 10 см переходит в гумусовый горизонт мощностью около 3 см, ниже выделяется сизоватая с ржавыми пятнами сырая глинистая масса, которую нельзя считать ненарушенной породой, так как в нее затеками проникает органическое вещество и проявляется глеевый процесс (Дабах, 2013).

Элементный состав почв показал, что исходная неоднородность наносов сохраняется. Верхняя органоминеральная толща резко отличается от нижних горизонтов.

Почвы характеризуются слабощелочной реакцией среды, высоким содержанием органического вещества, повышенными концентрациями ТМ (табл. 30 и 31). Таким образом, в долине р. Вятки на гипсово-кальцитовых отходах формируются почвы, существенно отличающиеся от зональных и аллювиальных почв. Эти отличия про-

Таблица 30

Валовое содержание элементов в почвах на техногенных илах, мг/кг

Глубина, см	Ni	Cu	Zn	As	Sr	Cd	Sn*	Hg	Pb
0–7	86.8±8.7	81±11	308±25	11.6±1.2	606±53	3.1±0.3	2.1±0.3	3.8±0.3	183±22
7–11	83.2±8.3	91.6±12	319±26	13.0±1.4	479±38	2.9±0.3	2.4±0.4	3.0±0.2	189±22
11–18	47.0±4.7	176±23	560±45	8.6±0.9	435±38	7.3±0.7	2.6±0.4	14.0±1.0	465±54
18–30	50.7±5.1	154±20	601±48	7.3±0.8	441±38	9.8±1.0	2.7±0.4	27.0±1.9	434±51
ПДК (ОДК), фон*	80	132	220	10	118*	2	2.5*	2.1	130

Таблица 31

Состав и свойства почв на техногенных илах

Глубина, см	Содержание органического вещества, %	рН _{водн.}	Концентрации подвижных соединений ТМ, мг/кг				
			Cu	Zn	Ni	Pb	Mn
0–7	23.8±2.4	7.6±0.2	1.7±0.2	81.6±13.8	3.4±0.6	7.9±0.5	521±31
7–11	18.6±1.9	7.8±0.2	2.4±0.3	78.9±11.4	4.2±0.7	12.4±0.7	507±30
11–18	7.4±0.7	8.0±0.2	39.4±5.1	147±25	5.1±0.9	116±7	504±30
18–30	6.8±0.7	7.9±0.2	24.3±3.1	157±27	5.7±1.0	155±9	523±31
ПДК			3	23	4	6	100

являются в щелочной реакции почвенного раствора, высоком содержании «активных» тонкодисперсных карбонатов, которые удерживают ионы металлов (Минкина и др., 2009), техногенном загрязнении почв.

Из горизонтов формирующегося профиля были отобраны пробы для альгологического анализа. В ходе анализа определяли видовой состав водорослей и ЦБ в каждом из выделенных горизонтов, а также количественные параметры альгоценозов, которые развиваются при их инициации путем увлажнения образцов, помещенных в чашках Петри.

При видовом определении было выявлено 34 вида водорослей и ЦБ (табл. 32), в том числе из отдела *Cyanophyta* – 7 (20.6%), *Chlorophyta* – 23 (67.6%), *Xanthophyta* – 2 (5.9%), *Bacillariophyta* – 2 (5.9%). При этом наблюдалась ярко выраженная тенденция снижения видового богатства от верхних горизонтов к нижним: от 26 в органогенном горизонте до 7 в минеральной надкорковой толще. Примечательно, что представители *Cyanophyta* размножаются только в двух верхних горизонтах, а азотфиксирующий вид *N. calcicola* выявлен в поверхностном горизонте на глубине 0–7 см. Только в этом горизонте встречаются желтозеленые и диатомовые водоросли. По видовому разнообразию наиболее многочисленны зеленые водоросли, как одноклеточные, так и нитчатые. В этом отделе три вида обнаружены в каждом горизонте, что, вероятно, свидетельствует о максимальной экологической валентности этих видов, так как условия обитания (аэрация, световой режим, химический состав и свойства) в горизонтах резко различаются.

Преобразование техногенных илов сопровождается формированием не только многовидовых альгосообществ, но и интенсивным размножением зеленых водорослей и ЦБ. При этом, хотя максимальное видовое разнообразие характерно для зеленых водорослей, наибольшее количественное обилие присуще ЦБ, развивающимся в верхних горизонтах (табл. 33).

Таблица 32

Видовой состав фототрофов в почвах на техногенных илах

№	Водоросли и цианобактерии	Глубина горизонта, см			
		0–7	7–11	11–18	18–30
	Cyanophyta	–	–	–	–
1	<i>Leptolyngbya boryana</i> (Gom.) Anagn. et Komarek	+	–	–	–
2	<i>Nostoc calcicola</i> Breb.	+	+	–	–
3	<i>Phormidium autumnale</i> (Ag.) Gom.	+	–	–	–
4	<i>Phormidium calcareum</i> Kütz.	+	+	–	–
5	<i>Phormidium formosum</i> (Bory ex Gom.) Anagn. et Komarek	+	–	–	–
6	<i>Phormidium retzii</i> Lemm (Ag.) Gom. f. <i>Retzii</i>	+	–	–	–
7	<i>Tychonema granulatum</i> (Gard.) Anagn. et Kom.	–	+	–	–
	Chlorophyta	–	–	–	–
8	<i>Actinochloris sphaerica</i> Korsch.	+	–	–	–
9	<i>Borodinella polytetras</i> Mill.	+	–	–	–
10	<i>Bracteacoccus minor</i> (Chodat) Petrova	+	–	+	–
11	<i>Characium acuminatum</i> A. Br.	–	+	–	–
12	<i>Chlamydomonas conversa</i> Korsch.	–	+	–	+
13	<i>Chlamydomonas debaryana</i> Gorosch. var. <i>atactogama</i> (Korsch.) Gerloff	+	–	–	–
14	<i>Chlamydomonas gelatinosa</i> Korsch. in Pascher	–	–	+	–
15	<i>Chlamydomonas gloeogama</i> Korsch. f. <i>gloeogama</i>	+	–	+	+
16	<i>Chlamydomonas minutissima</i> Korsch. in Pascher	+	–	–	+
17	<i>Chlamydomonas pertusa</i> Chod.	–	–	+	–
18	<i>Chlamydomonas reinhardtii</i> Dang.	+	–	–	–
19	<i>Chlorella vulgaris</i> Beijer. var. <i>vulgaris</i>	+	+	+	+
20	<i>Chlorococcum infusionum</i> (Schränk) Menegh.	+	+	+	+
21	<i>Fernandinella alpina</i> Chod.	+	–	–	–
22	<i>Gongrosira debaryana</i> Rabenh.	+	+	–	–
23	<i>Lobomonas rostrata</i> Hazen	+	–	–	–
24	<i>Microthamnion kuetzigianum</i> Näg.	+	+	–	–
25	<i>Myrmecia incisa</i> Reisi gl	+	–	–	–
26	<i>Pandorina morum</i> (O. F. Moll.) Bory	–	+	–	–
27	<i>Planophila bipyrenoidosa</i> Reisi gl	–	–	+	+
28	<i>Pseudococcomyxa simplex</i> (Mainx) Fott	+	+	+	+
29	<i>Scenedesmus quadricauda</i> (Turpin) Breb. sensu Chod.	+	+	–	–
30	<i>Ulothrix</i> sp.	–	+	–	–
	Xanthophyta	–	–	–	–
31	<i>Botrydiopsis eriensis</i> Snow	+	–	–	–
32	<i>Xanthonema exile</i> (Klebs) Silva	+	–	–	–
	Bacillariophyta	–	–	–	–
33	<i>Hantzschia amphioxys</i> (Ehr.) Grun. in Cleve et Grun.	+	–	–	–
34	<i>Navicula</i> sp.	+	+	–	–

Примечание. + – наличие вида; прочерк – отсутствие вида.

Таблица 33

Показатели численности клеток водорослей и ЦБ, развивающихся на техногенных илах, тыс./см²

Глубина горизонта, см	Одноклеточные зеленые	Нитчатые зеленые	Безгетероцистные цианобактерии	Гетероцистные цианобактерии	Суммарное количество фототрофов
0–7	188.8±16.7	39.0±6.0	2397.5±475.0	11.0±0.1	2636.3±492.7
7–11	173.8±14.2	9.8±0.7	1551.0±110.0	126.5±1.7	1861.1±126.6
11–18	106.1±19.2	–	–	–	106.1±19.2
18–30	51.7±9.5	–	–	–	51.7±9.5

Примечание. Прочерк – данная группа фототрофов при количественном учете не обнаружена.

Согласно данным, приведенным в табл. 33, при анализе численности клеток водорослей и ЦБ проявилась та же тенденция, которая была выявлена при анализе видовой обилия: отмечается резкое снижение количественного обилия фототрофов вниз по профилю. В поверхностном горизонте их численность была в 50 раз выше, чем в нижнем. Резко различается и структура популяций фототрофных МО: если в двух верхних горизонтах фототрофные прокариоты составляли абсолютное большинство (90%), то в нижних горизонтах фототрофы на 100% представлены эукариотными водорослями. При этом с глубиной происходит неуклонное снижение численности зеленых водорослей.

Таким образом, в процессе преобразования техногенных илов и формирования почв отмечается массовое развитие водорослей и ЦБ, четко дифференцированное в зависимости от состава и свойств горизонта. Микрофототрофы благодаря высокой скорости размножения способны создавать значительные объемы первичной продукции в процессе преобразования субстрата, а лабильное органическое вещество фототрофов является одним из доминирующих факторов в процессе первичного почвообразования (Домрачева и др., 2013).

Проверка функциональной стабильности МС из почв, подвергавшихся длительному стрессу в виде дополнительных нарушающих воздействий (высокие концентрации меди, нагревание почвы, переувлажнение, высушивание-увлажнение) на справедливость утверждения «слабый стресс – высокая стабильность» или «сильный стресс – высокая стабильность» показала, что стабильность отдельного процесса может значительно меняться в зависимости от вида воздействия на почву. Следовательно, ни одна из теорий не может адекватно предсказать реакцию МС на это воздействие (Tobor-Karlon et al., 2006).

В целом, действие поллютантов приводит к упрощению структуры МС с сильным доминированием отдельных штаммов (Ueno et al., 2006).

3.3. Влияние поллютантов различной химической природы на почвенные актиномицеты

Неотъемлемым компонентом МС почвы являются актиномицеты (актинобактерии) – мицелиальные бактерии с высоким содержанием гуанина и цитозина, которые характеризуются сложным жизненным циклом и производством большого количества разнообразных вторичных метаболитов. Наиболее широко распространены в почвах и лучше изучены представители рода *Streptomyces* (Actinomycetales: *Streptomycetaceae*).

Род *Streptomyces* включает, по разным оценкам, от 1 до 3 тыс. видов (Валагурова и др., 2003). Часто это виды с высокой экологической и экономической значимостью. В природе стрептомицеты имеют важное значение в поддержании динамического гомеостаза почвы, перерабатывая недоступные другим бактериям углеродсодержащие субстраты, и выдвинуты сегодня на роль ключевого звена в поддержании МО почвенного гомеостаза (Strohl, 2004). Биотехнологическое значение стрептомицетов связано с их крупномасштабным использованием в производстве различных биологически активных веществ: антибиотиков, гербицидов, противоопухолевых, противопаразитарных и противогрибковых препаратов (Norwood, 2007). Благодаря активности вторичного метаболизма стрептомицеты в скором времени могут найти применение в качестве функциональных агентов в биотехнологиях, связанных с инактивацией ТМ в природных средах и объектах (Kothe et al., 2005; Majzlik et al., 2011), и в проектах по ремедиации загрязненных почв.

Тяжелые металлы. Хозяйственная деятельность человека по производству пищи, энергии, промышленных материалов, а также транспортные перевозки сопровождаются выбросом в ОС солей ТМ. В отличие от многих других загрязнителей, не встречающихся в естественной среде, ТМ считаются ЗВ только в том случае, когда их количество значительно превышает обычное содержание для данной почвенной разности. Кроме того, токсичность металлов сильно зависит от кислотности, гранулометрического состава, содержания органического вещества, емкости катионного обмена, степени увлажнения почвы. В соответствующих эдафических условиях повышенные концентрации ТМ вызывают негативные изменения в структуре МС почвы или в его функциональной активности, а зачастую – то и другое одновременно.

На основе новых молекулярно-биологических технологий было установлено, что значительную долю среди бактерий, доминирующих в загрязненных ТМ почвах, составляют мицелиальные спорообразующие актинобактерии – стрептомицеты (Haferburg, Kothe, 2007; Schotze, Kothe, 2012). В почвах, свободных от загрязнения, относительная доля актинобактерий составляет, как правило, не более 20% от общего микробного населения. Это может свидетельствовать о развитии стрептомицетами специальных стратегий, позволяющих им успешно справляться с «металлическим прессингом». Действительно, мицелиальные бактерии имеют множественные приспособления для жизни в почве, связанные с такими особенностями развития, как апикальный рост, разнообразие типов спорообразования, наличие воздушных гиф, позволяющих актиномицетам проникать через границу раздела фаз в воздушную среду, а также универсальность и высокую активность вторичного метаболизма. Эти преимущества, по мнению ряда авторов, позволяют актиномицетам колонизировать новые пространства в экстремальных условиях ОС (Калакуцкий, Агре, 1977), включая интенсивное загрязнение ТМ (Schotze, Kothe, 2012).

Тяжелые металлы в малых концентрациях не оказывают вредного воздействия на МО. Более того, три ТМ (Mn^{2+} , Fe^{3+} и Zn^{2+}) играют ключевую роль во вторичном метаболизме широкого спектра МО (Weinberg, 1990). Такой элемент, как никель, тоже необходим, поскольку он входит в состав ферментов или кофакторов (Watt, Ludden, 1999). Вопреки широко распространенному мнению, что металлы обязательно являются помехой микробному метаболизму, напротив, установлено, что металлы могут вызывать или усиливать синтез соответствующих метаболитов у устойчивых к ним штаммов. При стрессе, обусловленном добавлением в питательную среду солей ТМ, у ряда штаммов отмечали интенсивный антибиоз против *Escherichia coli*, *Mycobacterium smegmatis*, *Staphylococcus aureus* и *Candida albicans* (Haferburg, Kothe, 2007). Поскольку многие антибиотики и другие вторичные метаболиты могут связывать ТМ в среде (Demain, Fang, 2000), авторы полагают, что синтез таких антимикробных метаболитов увеличится, если в ферментационные среды для выращивания устойчивых штаммов добавлять металлы (Haferburg, Kothe, 2007). В исследованиях бактериолитической активности эндопептиназ, продуцируемых штаммом *S. recifensis* var. *lyticus* 2435, было установлено активирующее действие двухвалентных катионов кадмия и свинца, кальция, железа, кобальта, цинка и меди. Металлы не входят в состав активных центров данной группы энзимов, а выступают в роли связующего мостика между фер-

ментом и субстратом либо обеспечивают стабилизацию той конформации молекулы фермента, которая наиболее удобна для проявления его каталитических свойств (Соколова, 2001).

Вместе с тем, высокие концентрации ТМ в среде приводят к увеличению их внутриклеточной концентрации и, как следствие, – к ингибированию процессов синтеза ДНК, повреждению клетки активными формами кислорода или необратимому связыванию ионов с активными центрами ферментов (Lopez-Maury et al., 2002). Структура МС начинает разрушаться при концентрации меди 300–400 мг/кг почвы и никеля 600–700 мг/кг, когда из МС выпадают азотфиксирующие бактерии, сапротрофные неспорообразующие бактерии, бактерии актиномицетной линии. При очень высоких концентрациях меди и никеля в почве остаются и функционируют преимущественно эукариотные МО – мицелиальные и одноклеточные формы грибов, резистентные к загрязнению (Evdokimova, Mozgova, 2003).

А.С. Аббас и С. Едвардс (Abbas, Edwards, 1989) первыми показали, что наличие в среде ТМ ингибирует рост и синтез антибиотиков и пигментов различных штаммов из рода *Streptomyces*. Аналогичные результаты в отношении угнетения стрептомицетов ТМ были получены и в последующих работах (Smylla, Mroczkowska-Badner, 1991; Raytapadar et al., 1995).

Чтобы избежать негативных последствий, некоторые стрептомицеты обладают механизмами устойчивости к ТМ, такими как продукция внеклеточных хелатирующих соединений, повышенная активность редуктаз, ионные помпы (эффлюкс), внутриклеточная секвестрация и биоминерализация металлов (Schotze, Kothe, 2012). Для рода *Streptomyces* были описаны плазмиды, которые несут гены устойчивости к ртути (Ravel et al., 1998).

Наиболее общим защитным механизмом, заключающимся в ликвидации токсичных радикалов, образующихся в присутствии ионов ТМ, является продукция супероксиддисмутазы (СОД) (Kothe et al., 2005). СОД снижает в клетке уровень активных форм кислорода, обусловленный токсическим действием ТМ.

В защиту клетки от окислительного стресса, обусловленного проникновением ТМ в цитозоль, могут быть вовлечены меланиновые пигменты. Во внутриклеточном связывании металлов также участвуют белки шапероны или небольшие пептиды металлотионины (Schmidt et al., 2010). Так, для штамма *C. metallidurans* CH34 был выявлен целый ряд белков, которые экспрессируются под влиянием различных ТМ, среди них имеются как регуляторные, так и транспортные белки (Noel-Georis et al., 2004).

Еще одной важной стратегией защиты является увеличенный вынос ионов из клетки, что ведет к уменьшению внутриклеточной концентрации токсичных металлов. Геномный анализ *S. coelicolor* выявил наличие 137 ABC-транспортёров, необходимых, очевидно, для адаптации в восстановительных условиях почвы при поступлении потенциально токсичных соединений в эту среду (Bentley et al., 2002). Высоко устойчивые к никелю (>100 ммоль/л среды) и цинку штаммы стрептомицетов были изолированы из почв в районе добычи урана вблизи Роннебурга, Германия. Три штамма принадлежали к одному виду *S. mirabilis*. С использованием метода электрофореза в пульсирующем поле (Pulsed Field Gel Electrophoresis, PFGE) у стрептомицетов *S. mirabilis* K7A-1 и *S. mirabilis* P16B-1 были обнаружены плазмиды (200 и 600 kb), кодирующие эвакуацию из клетки ионов никеля и цинка (Schmidt et al., 2009). **Вместе с тем, выделенный из того же местообитания штамм *S. mirabilis* P10A-3 не содержал плазмиды, хотя и был способен расти на средах с высокими концентрациями никеля, что привело авторов к выводу, что факторы, определяющие его резистентность, должны быть расположены на хромосоме.** Еще два штамма, способные расти на среде с концентрацией никеля 50 ммоль/л, принадлежали к виду *S. chromofuscus*. Один из этих штаммов – *S. chromofuscus* P4B-1 – также показал сравнительно высокую устойчивость к кобальту.

Устойчивый к кадмию штамм *S. tendae* Ф4 явно продуцировал вещества, связывающие кадмий в хелаты, что позволяло чувствительным штаммам успешно развиваться в соседних с ним локусах (Schmidt et al., 2005). **По этой причине штаммы бактерий в загрязненных ТМ почвах могут и не проявлять устойчивости к этим металлам, извлекая выгоду от близости других, истинно устойчивых штаммов, которые способны снизить биодоступность ТМ в результате реакций комплексообразования.**

Часто клетки грамположительных бактерий, включая стрептомицеты, проявляют свойства биосорбентов. Сорбция металлов микробными клетками происходит вследствие ионного обмена, комплексообразования, электростатических взаимодействий и осаждения на поверхности клетки и компонентов клеточной стенки. Сообщалось, например, о способности *Streptomyces longwoodensis* к биосорбции урана (Gadd, 1990). **Вместе с тем, биомасса жизнеспособных клеток может проявлять низкое сродство к ионам металла вследствие конкурентного выделения протонов в процессе метаболизма.**

Биосорбция с регенерацией сорбентов может быть важным промышленным инструментом для восстановления ионов металла из

жидкой фазы (Acheampong et al., 2009; Haferburg, Kothe, 2007). Штамм *S. acidiscabies* E13 снижал концентрацию урана на 66%, адсорбируя из растворов также алюминий, марганец, кобальт, никель, медь и стронций. Снижение концентрации меди в растворе при выращивании *Streptomyces aureofaciens* и *S. bacillaris* достигало 75.4% (Соловьева и др., 2015).

Нами показана способность стрептомицетов *Streptomyces aureofaciens* и *S. bacillaris* при выращивании в жидкой среде с добавлением 9 мг/л Pb^{2+} извлекать до 99% свинца из раствора. При этом рост мицелиальной массы стрептомицетов в жидкой среде с добавлением свинца различался по интенсивности, в зависимости от места выделения культур. Накопление биомассы изолятами из почв с повышенным и умеренным загрязнением ТМ было меньше, чем в контроле, в среднем на 20.1 и 6.5% соответственно (рис. 12).

Биомасса изолятов из фоновой почвы в тех же условиях, напротив, превышала на 20.7% средние значения, полученные в контрольном варианте.

Обусловленные свинцом различия в накоплении биомассы прослеживались не только между средними значениями для сравниваемых выборок стрептомицетов, но и при сравнении штаммов одного вида, относящихся к почвам, различающимся между собой по степени загрязнения ТМ (рис. 13).

Содержание свинца в биомассе стрептомицетов, определенное методом атомно-адсорбционной спектрофотометрии, изменялось в

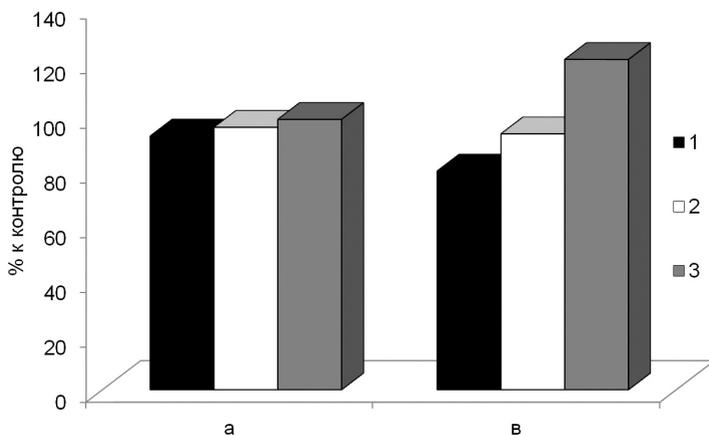


Рис. 12. Извлечение свинца из раствора (а) и накопление биомассы (в) стрептомицетами, выделенными из почв с повышенным (1), умеренным (2) загрязнением и фоновых (3).

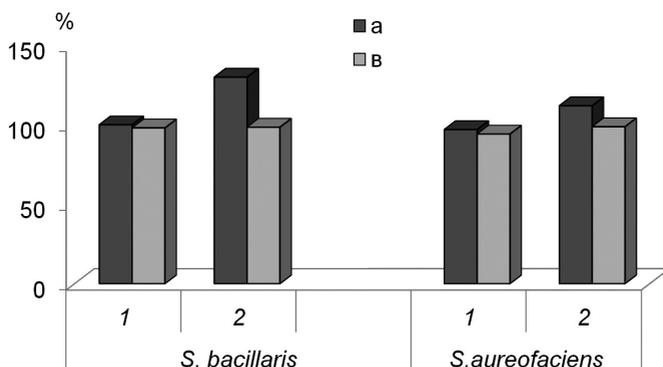


Рис. 13. Накопление биомассы в присутствии свинца (а) и его извлечение из раствора (в) изолятами стрептомицетов из загрязненных (1) и фоновой (2) почв.

зависимости от штамма и места его изоляции незначительно (от 4.10 до 8.81 мг/г). Это подтверждает мнение некоторых исследователей, что сорбция металлов мицелием стрептомицетов сводится к физико-химической реакции ионов металла с компонентами клеточной стенки бактерий и не коррелирует с устойчивостью культуры к металлу (Rho, Kim, 2002). Известно, что компоненты клеточной стенки грамположительных бактерий – пептидогликан, тейхоевые и тейхуроновые кислоты, экзоцеллюлярные полисахариды – являются эффективными хелатирующими агентами в отношении многих ТМ и радионуклидов (Beveridge, 1989; Hemida et al., 1997). Возможно, в основе избирательной устойчивости отдельных видов стрептомицетов к ТМ лежит огромное структурное разнообразие тейхоевых кислот и гликополимеров их клеточных стенок, которые могут служить не только маркерами новых видов или подвидов актиномицетов, но и являются основой различных экологических функций в жизни этой группы бактерий (Тульская, 2009).

Устойчивые к «металлическому прессингу» стрептомицеты выделены преимущественно из источников, подвергшихся сильному загрязнению ТМ: шахт, промышленных отвалов, сточных вод (Guo et al., 2009; Lin et al., 2011). Однако, для бактерий известны случаи выделения штаммов, устойчивых к ТМ, и из незагрязненных природных источников (De et al., 2003; Смирнова, 2005). На основе данных о кинетике роста представителей рода *Streptomyces* в присутствии ионов свинца, цинка и меди показаны различия в функциональной структуре комплексов почвенных стрептомицетов из экотопов с различной степенью загрязнения ТМ (Широких и др., 2014а, 2015). В работе были использованы природные изоляты стрептоми-

цетов из почв сходного генезиса, но с различным содержанием ТМ (табл. 34).

Кинетическую реакцию культур стрептомицетов на ионы свинца, меди и цинка изучали в модельных опытах, определяя радиальную скорость роста колоний. По 10 культур рода *Streptomyces*, выделенных из почв с различной степенью загрязнения ТМ, выращивали на агаризованной среде Гаузе 1. В зависимости от варианта добавляли в среду соли ТМ (ацетат свинца, сульфаты меди (II) и цинка) в концентрациях, соответствующих в пересчете на металл 3, 6 и 30 мг/кг для свинца, 3, 6 и 15 мг/кг для меди, 3, 6 и 115 мг/кг для цинка. Каждый изолят выращивали в пяти повторениях при температуре 28 °С. Динамику роста колоний бактерий оценивали на третьи и шестые сутки после посева. Измеряли суточный прирост диаметра колоний в двух взаимно перпендикулярных направлениях. Радиальную скорость роста колоний рассчитывали по формуле:

$$K_r = d_2 - d_1 / t_2 - t_1,$$

где d_1 и d_2 – диаметр колонии (мм) в начальный и конечный моменты измерения соответственно; t_1 и t_2 – время (сутки) начального и конечного измерения.

Определение кинетики роста природных изолятов стрептомицетов на кислых средах с добавлением ионов свинца, меди и цинка показало, что радиальная скорость роста (K_r) колоний под воздействием ионной токсикации может изменяться в зависимости от природы и концентрации металла, а также вида стрептомицета как в сторону снижения, так и повышения по сравнению с K_r в обычных ус-

Таблица 34

Характеристика почвенных образцов

Степень загрязнения ТМ	Место отбора образцов	Содержание подвижных форм ТМ, мг/кг			
		Суммарное	в том числе		
	Cu		Pb	Zn	
Повышенная	Транспортная и промышленная зоны города	<u>66.02</u>	<u>6.7</u>	<u>19.9</u>	<u>28.22</u>
		17.3–107.3	0.5–18.1	15.1–23	12.07–46.6
Умеренная	Селитебная и садово-огородная зоны города	<u>27.09</u>	<u>0.43</u>	<u>2.09</u>	<u>22.07</u>
		12.96–39.61	0.20–0.78	1.08–4.49	11.0–36.32
Низкая	ГПЗ «Нургуш» в 50 км от города	<u>8.0</u>	0	<u>0.4</u>	<u>0.8</u>
		0.1–3.5		0–1.1	0.05–2.4

Примечание. Над чертой – средние, под чертой – минимальные и максимальные значения показателя по пяти пространственно разобщенным образцам из каждого биотопа.

ловиях. Реакция большинства исследованных штаммов на добавление в среду ионов металлов в низкой концентрации (3 мг/л) заключалась в увеличении K_r по сравнению с контролем (табл. 35). Наиболее существенно скорость роста увеличилась в присутствии свинца у изолятов из городских почв *S. griseolus* у-53 и *S. californicus* у-53 (соответственно в 2.0 и 2.7 раза), у изолятов из фоновой почвы *S. sindenensis* н-3 и *S. aureofaciens* н-4 (в три раза по сравнению с контролем). В присутствии меди скорость роста городских изолятов *S. californicus* у-53, *S. globisporus* у-55 и *S. bacillaris* у-52 увеличилась более чем в два раза, а в присутствии цинка возросла в 2.5 раза у изолята *S. bacillaris* у-52 и в три раза – у изолята *S. californicus* у-53. У выделенных из фоновой почвы *S. sindenensis* н-3 и *S. aureofaciens* н-4 скорость роста колоний на среде с 3 мг/л цинка превосходила в шесть и три раза соответственно контрольные значения K_r . Если рассматривать кинетическую реакцию как проявление общей устойчивости стрептомицетов к токсическому действию металла, то выделившиеся по возрастанию K_r почвенные стрептомицеты обладали устойчивостью одновременно к двум (*S. bacillaris* у-52, *S. sindenensis* н-3, *S. aureofaciens* н-4) и трем (*S. californicus* у-53) различным металлам.

В то же время более чем у половины штаммов, выделенных из фоновой почвы, добавление в среду металлов в низкой концентрации, напротив, замедляло рост колоний. Анализ средних значений K_r для культур, выделенных из экотопов с различной степенью загрязнения ТМ, не выявил существенных различий между ними в кинетике роста стрептомицетов. Однако стрептомицетные комплексы из почв с различной степенью загрязнения различались по частоте встречаемости (%) представителей, ответная реакция которых на низкие дозы металлов заключалась в увеличении K_r (рис. 14).

С большей частотой культуры, увеличивающие K_r , встречались в комплексе стрептомицетов, выделенных из городских почв с умеренным (70–90%) и повышенным (60–70%) загрязнением ТМ, чем в комплексе фоновой почвы (40–50%). По-видимому, представители рода *Streptomyces*, развивавшиеся в условиях загрязненной ТМ городской среды, успешнее реализуют стратегию «ухода» от токсиканта, чем представители, прежде не имевшие контакта с ТМ. Роль преадаптации в развитии у стрептомицетов устойчивости к ТМ на метаболическом уровне отмечалась неоднократно (Albarracin et al., 2008; Haferburg, Kothe, 2007; Schmidt et al., 2009), тогда как значение преадаптации на уровне кинетики мицелиального роста в доступной нам литературе ранее не рассматривалось. Очевидно, стратегию «ухода» реализуют виды, не способные справиться с токсич-

Таблица 35

**Радиальная скорость роста стрептомицетов
из почв различной степени загрязнения
на средах с добавлением ионов металлов**

Штаммы	K_r , мкм/ч				Синтез (по Гаузе и др., 1983)	
	Контроль	На средах с добавлением 3 мг/л			Меланинов	Антибиотиков
		Pb ²⁺	Zn ²⁺	Cu ²⁺		
Почвы с повышенным загрязнением ТМ						
<i>S. clavuligerus</i> y-21	28.5±10.5	27.8±0.1	26.4±10.3	56.2±18.2	Нет	Есть
<i>S. nigrifaciens</i> y-13	34.9±6.8	20.8±6.9	23.6±6.2	15.3±3.1	Нет	Нет
<i>S. spheroides</i> y-24	19.4 ±7.5	27.8±0.1	30.5±7.9	25.0±3.8	Нет	Есть
<i>S. globisporus</i> y-22	29.8±12.0	13.9±0.1	45.8±6.2	44.4±6.2	Нет	Есть
<i>S. griseolus</i> y-53	24.9±6.2	50.0±13.4	23.6±3.8	23.6±6.2	Нет	Есть
<i>S. lavendulae</i> y-51	18.1±9.3	25.0±3.8	37.4±9.3	27.8±0.1	Есть	Есть
<i>S. californicus</i> y-53	13.9±0	37.5±3.8	43.0±5.8	34.7±6.9	Нет	Есть
<i>S. bacillaris</i> y-52	16.7±3.8	25.0±3.8	41.6±9.8	37.5±6.2	Есть	Есть
<i>S. bacillaris</i> y-53	27.7±4.9	20.8±6.9	29.2±7.6	30.6±6.2	Есть	Есть
<i>S. spiroverticillatus</i> y-52	23.6±3.8	38.9±7.9	22.2±12.6	41.7±13.9	Нет	Нет
Почвы с умеренным загрязнением ТМ						
<i>S. cinereorectus</i> y-56	21.8±2.3	36.1±5.8	33.3±7.6	38.8±6.2	Нет	Есть
<i>S. helveticus</i> y-58	35.4±5.7	40.2±10.3	41.6±4.9	38.8±3.8	Нет	Нет
<i>S. felleus</i> y-57	41.6±3.6	47.2±5.8	41.6±8.5	25.0±6.2	Нет	Есть
<i>S. tuberoidicus</i> y-58	44.7±4.7	44.4±3.8	51.4±16.7	51.3±6.2	Нет	Есть
<i>S. exfoliatus</i> y-56	38.5±8.7	47.2±5.8	31.9±6.2	44.4±6.2	Нет	Есть
<i>S. aureofaciens</i> y-61	30.2±2.3	45.8±3.8	45.8±16.7	27.8±4.9	Нет	Есть
<i>S. aburaviensis</i> y-55	38.5±7.0	49.9±7.6	37.5±6.2	41.6±4.9	Нет	Есть
<i>S. mutomycini</i> y-64	48.9±4.7	55.5±13.0	59.7±6.2	73.6±9.3	Нет	Есть
<i>S. globisporus</i> y-55	22.9±8.7	52.8±22.8	62.5±6.9	61.1±3.1	Нет	Есть
<i>S. filamentosus</i> y-63	33.3±9.5	55.5±0.5	51.4±3.8	54.1±3.1	Нет	Есть
Фоновая почва						
<i>A. cremeospinus</i> н-1	16.4±5.6	20.8±0	29.2±11.4	0±0	Нет	Есть
* <i>S. bacillaris</i> н-2	38.8±3.8	39.6±11.4	29.2±8.7	10.4±5.1	Есть	Есть
<i>S. sindenensis</i> н-3	8.3±7.6	20.8±0.1	50.0±11.4	14.6±9.3	Нет	Есть
* <i>S. aureofaciens</i> н-4	6.9±4.9	20.8±0.1	20.8±0.1	8.3±11.4	Нет	Есть
<i>S. candidus</i> н-5	22.2±9.0	18.7±8.7	20.8±16.5	41.7±0	Нет	Есть
* <i>S. globisporus</i> н-6	31.9±3.8	29.2±11.4	29.2±11.4	37.5±9.3	Нет	Есть
<i>S. globisporus</i> н-7	15.3±3.1	20.8±14.7	14.6±9.3	0±0	Нет	Есть
<i>S. bacillaris</i> н-8	43.0±7.6	39.6±11.4	35.4±9.3	33.3±11.4	Есть	Есть
<i>S. sindenensis</i> н-9	25.0±6.2	4.2±5.6	8.3±8.7	8.3±11.4	Нет	Есть
<i>S. candidus</i> н-10	25.0±3.8	16.6±5.7	29.2±13.6	27.1±14.0	Нет	Есть

* Культуры, использованные в опыте по биосорбции свинца.

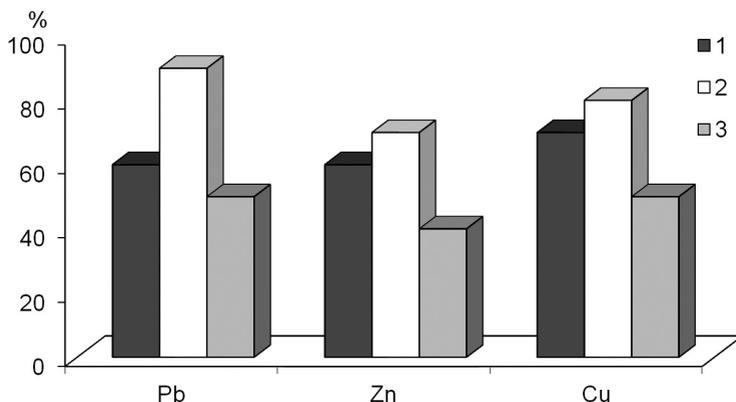


Рис. 14. Частота встречаемости представителей стрептомицетов, увеличивающих K_r под воздействием низких концентраций металлов, в комплексах стрептомицетов в почвах с повышенным (1), умеренным (2) загрязнением и фоновой (3).

ностью металла на метаболическом уровне, или же, наоборот, виды, достаточно устойчивые для того, чтобы изменять под его воздействием кинетику роста.

Следует отметить, что пределы выносливости выделенных из городских почв культур *S. bacillaris* у-52 и *S. californicus* у-53 были шире, чем у изолятов из фоновой почвы *S. sindenensis* н-3 и *S. aureofaciens* н-4, рост которых прекращался при увеличении в среде концентраций меди до 6 мг/л, цинка – до 115 мг/л. В отличие от всех других культур в опыте, штаммы *S. bacillaris* у-52 и *S. californicus* у-53 из загрязненных почв росли в присутствии 15 мг/л меди и 115 мг/л цинка. При этом K_r *S. bacillaris* у-52 снижалась в два-три раза, составляя 7.0 и 5.6 мкм/ч, а K_r культуры *S. californicus* у-53 оставалась в обоих случаях более высокой (20.5 и 20.8 мкм/ч соответственно), чем в контроле (13.9 мкм/ч). Уже в ранней работе была отмечена толерантность вида *S. californicus* к цинку, а также к ртути, кадмию и кобальту (Abbas, Edwards, 1989).

Для бактерий с множественной устойчивостью к металлам характерно существование сразу нескольких механизмов, участвующих в защите клеток от ионной токсикации (Янева, 2009). Распространенной стратегией внеклеточного связывания токсичных ионов у стрептомицетов является продукция меланинов и других пигментов, а также синтез антибиотиков, способных понижать биодоступность металлов (Haferburg, Kothe, 2007). Определение частоты встречаемости видов, способных к синтезу меланинов, не выявило значительных различий в структуре сравниваемых стрептоми-

цетных комплексов. К меланинообразующим из всей выборки стрептомицетов были отнесены только виды *S. bacillaris* и *S. lavendulae*. Один из них (*S. bacillaris*) часто встречался как в фоновой, так и в загрязненных городских почвах (табл. 35). В то же время комплексы стрептомицетов из почв с повышенным (80%), умеренным (90%) загрязнением и фоновой (100%) различались по частоте встречаемости представителей, способных к синтезу антибиотиков, что совпадает с ранее полученными данными о более низком антибиотическом потенциале стрептомицетов в урбаноземах, чем в почвах за пределами городской черты (Широких и др., 2011).

Для меди минимальная концентрация, при которой рост у части стрептомицетов отсутствовал полностью, составила 6 мкг/мл. Эффективным способом защиты стрептомицетов от меди является деятельность экстрацеллюлярных **Cu(II)-редуктаз, которые катализируют превращение токсичных форм в менее токсичные – Cu(I)** (Albarracin et al., 2008). Авторы подчеркивают роль преадаптации в развитии данного защитного механизма, указывая, что активность Cu-редуктаз обнаруживалась как у адаптированных, так и у неадаптированных к меди культур, но в первом случае этот показатель был в 100 раз выше. Низкое содержание меди во всех исследуемых почвах (табл. 34) не могло обеспечить бактериям преадаптацию ни в одном из биотопов, поэтому стрептомицетные комплексы в почвах разной степени загрязнения различались по встречаемости (70–80%) представителей, чувствительных к этой дозе меди, незначительно.

Для цинка минимальная ингибирующая рост стрептомицетов концентрация была существенно выше, чем для меди, и составила 115 мкг/л. Цинк относится к числу элементов, для которых характерен активный транспорт ионов из клетки (эффлюкс). Эффлюкс представляет наиболее обширную группу систем устойчивости бактерий к ионам металлов, в состав которых могут входить белки, принадлежащие к трем семействам: RND (resistance, nodulation, celldivision), CDF (cation diffusion facilitator) и АТФазы Р-типа (Янева, 2009). О том, что их работа тоже индуцируется повышенным содержанием токсичного металла в среде, говорит то, что представители стрептомицетных комплексов из городских почв в присутствии 115 мкг/л ионов цинка в основном сохраняли способность к росту (Широких и др., 2015). Этому, очевидно, способствовало формирование соответствующих систем устойчивости в результате селективного давления среды: содержание цинка в городских почвах на два порядка выше, чем в фоновой (табл. 34). Частота встречаемости (50%) чувствительных к цинку видов в комплексе стреп-

томицетов фоновой почвы была в пять раз выше, чем в городских почвах (10%).

В результате добавления в среду свинца ни у одного из штаммов рост в диапазоне исследуемых концентраций полностью не прекратился, а около трети представителей (*Actinomyces cremeospinus* н-1, *S. bacillaris* н-8, *S. globisporus* н-7, *S. globisporus* у-22, *S. helveticus* у-58, *S. tuberoidicus* у-58) в комплексах каждой из почвенных разностей характеризовались в присутствии 30 мг/л Pb^{2+} , напротив, более высокой K_p , чем при менее высоких концентрациях и в контроле. По-видимому, механизмы защиты стрептомицетов от свинца как абсолютного ксенобиотика более широко распространены в популяциях мицелиальных прокариот, чем механизмы устойчивости к избытку эссенциальных элементов – цинка и меди. Устойчивость стрептомицетов к свинцу связывают с его внеклеточным осаждением белком, имеющим высокую степень гомологии с Fe-Zn-содержащей СОД из *S. griseus*, но отличающимся от других известных стрептомицетных СОД высоким содержанием триптофана и низким – тирозина (So et al., 2001; Rho, Kim, 2002). СОД также снижает уровень активных форм кислорода в клетке, обусловленный токсификацией ионами металлов.

Стимуляция свинцом вегетативного роста у культур из фоновой почвы, ранее не контактировавших с металлами, может быть связана с усилением метаболической активности стрептомицетов в присутствии ионов металла на уровне транскрипции (Weinberg, 1990) или же в результате индукции так называемых «спящих» генов. Анализ структуры генома резистентных к ТМ представителей рода *Streptomyces* показал, что системы устойчивости к ионам металлов появились у актинобактерий задолго до техногенного загрязнения ОС (Alvarez et al., 2013). Поэтому известные случаи выделения устойчивых штаммов из незагрязненных природных источников объясняются индукцией металлами «спящих» генов устойчивости (Haferburg, Kothe, 2007).

Таким образом, стрептомицеты являются одной из доминирующих групп бактерий в загрязненных ТМ почвах, они могут использовать различные механизмы для достижения устойчивости к ТМ. Штаммы, которые могут переносить экстремальные количества металлов, характеризуются скоординированной деятельностью нескольких различных механизмов детоксикации, включая как внутриклеточные, так и внеклеточные. Поглощение токсичных ионов внутрь клетки и выделение хелатирующих компонентов наружу имеет исключительное значение для изменения локальных условий. Рост и развитие стрептомицетов оказывает позитивное воз-

действие в загрязненных почвах, снижая биодоступность металлов. Выявленные особенности почвенных стрептомицетов представляют интерес в первую очередь в связи с проблемой биоремедиации загрязненных ТМ сред и объектов, а также в связи с созданием биосенсорных систем для обнаружения металлов. Стрептомицеты рассматриваются в качестве перспективного и обязательного в будущем компонента в биотехнологиях, связанных с инактивацией ТМ в природных средах и объектах (Kothe et al., 2005). Важная роль стрептомицетов в трансформации ТМ в биогеохимических циклах делает необходимым дополнительные исследования этой группы почвенных бактерий.

Мышьяк. Мышьяк (As) является одним из наиболее токсичных химических элементов, встречающихся в ОС (Водяницкий, 2012; Hudson-Edward et al., 2004). При длительном употреблении загрязненной мышьяком питьевой воды у человека наблюдаются сердечно-сосудистые, легочные, иммунологические, неврологические и эндокринологические расстройства, а также злокачественные новообразования кожи, легких, мочевого пузыря и почек (Сабунчи, Ислам, 2011; Nordstrom, 2002). Токсичность соединений мышьяка объясняют способностью связывать сульфгидрильные группы цистеина и метионина (Сабунчи, Ислам, 2011).

Концентрация мышьяка в природных средах определяется как естественными (литогенными), так и антропогенными факторами. Естественное содержание мышьяка в верхнем слое почве колеблется в широких пределах (от 0.2 до 50 мг/кг и более) в зависимости от геохимической провинции (Ильин, Конорбаева, 1995; Дымов и др., 2010). Самые высокие концентрации приходятся, как правило, на почвы гидроморфного ряда с высоким содержанием илистых фракций. Доля подвижных форм мышьяка составляет менее 1% от валового количества.

Значимое влияние на природный фон мышьяка в почве оказывает техногенное загрязнение ОС. За счет As-содержащих выбросов в почвах возрастает не только валовое содержание элемента, но и содержание его подвижных форм. Главной причиной загрязнения является добыча и металлургическая переработка ряда цветных металлов, а также сжигание бытовых отходов и углей, содержащих значительное количество минералов – арсенопирита, реальгара и др. (Han et al., 2003). В пахотных почвах основной антропогенный вклад вносит широкое в прошлом применение As-содержащих пестицидов (Matera, LeNecho, 2001). Значительное количество мышьяка могут также включать в себя органические удобрения, если животные получали корма или лекарства, содержащие этот ксено-

биотик; вносимый в почву ил сточных вод; фосфорные и в меньшей степени азотные удобрения. Имеются данные о превышении ПДК мышьяка в почвах вблизи объектов по уничтожению химического оружия (Шумилова и др., 2011; Набокова, 2012).

В среднем 1 кг почвы в слое 0–10 см обогащается за год на 2.18 мг As. Только за 10 лет (с 1990 по 2000 г.) потенциальное количество As, внесенное в результате деятельности человека в пахотные почвы, увеличилось в 31 раз (Han et al., 2003).

В основном мышьяк в почвах находится в составе соединений, недоступных живым организмам. Однако в условиях щелочной среды и низкого окислительно-восстановительного потенциала ряд почвенных бактерий наряду с абиотическими процессами могут способствовать мобилизации мышьяка в водную фазу, его метилированию и переводу в более токсичные, в том числе летучие формы (Tadani et al., 2005; Hartig, Planer-Friedrich, 2012). Ряд прокариотов способны метаболизировать соединения мышьяка, используя его в качестве донора/акцептора электронов в транспортной цепи (Drewniak et al., 2009; Tsai et al., 2009). Устойчивость к мышьяку у бактерий регулируется генами, локализованными в хромосоме, а также генами плазмид и транспозонов (Silver et al., 1987; Hanel et al., 1989). По этой причине бактерии способны к быстрой передаче генетической информации друг другу, что позволяет им быстро адаптироваться к изменениям среды. Ряд грамотрицательных и грамположительных бактерий в условиях загрязнения мышьяком приобрели способность выдерживать воздействие этого токсиканта (Drewniak et al., 2009; Hanel et al., 1989; Drewniak et al., 2008). Спектр механизмов защиты бактерий включает окисление/восстановление, компартментализацию, эксклюзию и иммобилизацию мышьяка (Tsai et al., 2009). Отдельные виды, включая бактерии актиномицетной линии (Titah et al., 2011), способны не только выживать в условиях мышьякового загрязнения, но и, как предполагается, участвовать в его детоксикации. Поэтому выяснение особенностей воздействия мышьяка на различные группы почвенных МО представляет интерес с точки зрения возможного использования их потенциала в биотехнологиях ремедиации почв с повышенным содержанием этого элемента.

Полученные данные о меньшей в сравнении с другими прокариотами чувствительности стрептомицетов к мышьяковому загрязнению *in situ* (Широких и др., 2014б) обусловили интерес к изучению реакции их отдельных представителей на данный токсикант *in vitro*.

Природные изоляты *S. bottropensis* 140.4 (из фоновой почвы) и *S. wedmorensis* 38.11 (из импактной почвы) выращивали на жидких

средах с добавлением различных ($3 \cdot 10^{-3}$ и $2 \cdot 10^{-2}$ моль/л) концентраций мышьяка и сравнивали динамику накопления ими сухой биомассы. Реакция на мышьяк у исследуемых штаммов различалась в зависимости от места выделения культуры. Так, *S. wedmorensis* 38.11 накапливал более высокую в сравнении с контролем биомассу на протяжении всего периода культивирования при обеих концентрациях токсиканта (рис. 15).

Для вида *S. bottropensis* 140.4 стимулирующее влияние мышьяка проявилось только при концентрации $3 \cdot 10^{-3}$ моль/л и в начальный период роста (до седьмых суток включительно). При дальнейшем выращивании этого штамма обе исследуемые концентрации мышьяка ингибировали рост биомассы.

Для выяснения пределов устойчивости стрептомицетов к токсичности мышьяка использовали также кинетические характеристики культур. Изоляты из фоновой и импактной почв выращивали на плотных средах, содержащих мышьяк в градиенте концентраций, и сравнивали радиальную скорость роста колоний. Добавление в среду $2 \cdot 10^{-5}$ моль/л As стимулировало рост штаммов *S. albus* 141.15 и *S. bottropensis* 140.4, изолированных из фоновых почв. В присутствии $2 \cdot 10^{-2}$ моль/л As, напротив, по сравнению с контролем скорость роста штамма *S. bottropensis* 140.4 снижалась вдвое, а рост штамма *S. albus* 141.15 прекращался полностью (рис. 16).

Реакция на мышьяк изолятов из импактной почвы была различной. Так, рост штамма *S. plicatus* 103.9 описывался кривой, ана-

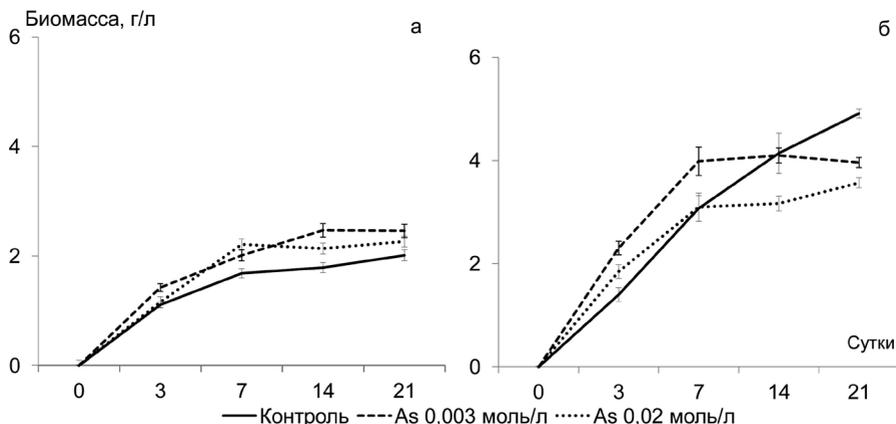


Рис. 15. Динамика накопления биомассы стрептомицетами *S. wedmorensis* 38.11 (а) и *S. bottropensis* 140.4 (б) при различных концентрациях мышьяка.

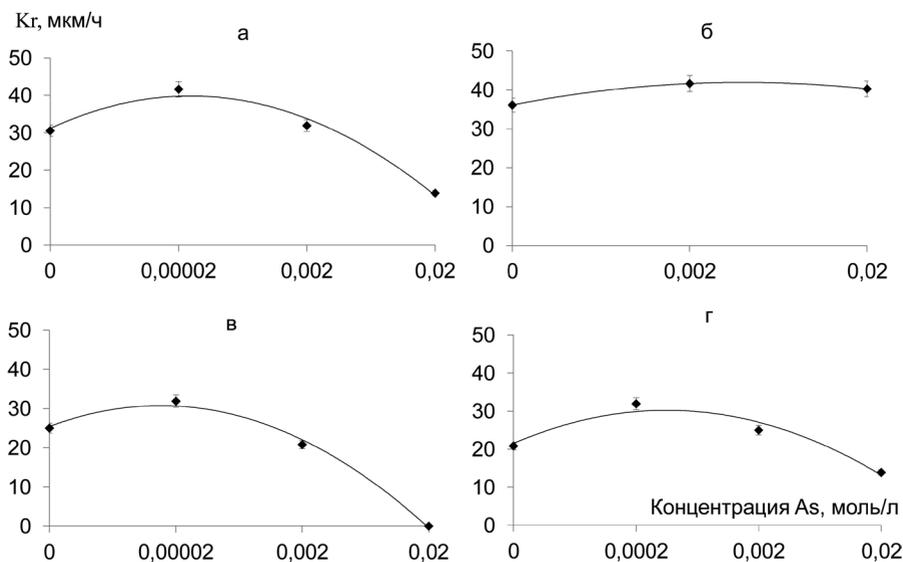


Рис. 16. Радиальная скорость роста изолятов *S. bottropensis* 140.4 (а), *S. odorifer* 103.4 (б), *S. albus* 141.15 (в) и *S. plicatus* 103.9 (г) в зависимости от концентрации мышьяка в среде.

логичной той, что характеризовала штамм *S. bottropensis* 140.4, а скорость роста штамма *S. odorifer* 103-4 во всем градиенте исследуемых концентраций As изменялась незначительно.

В присутствии мышьяка менялась и антагонистическая активность стрептомицетных изолятов. Зоны ингибирования тест-культур водорастворимыми метаболитами штамма *S. wedmorensis* 38.11, выделенного из импактной почвы, увеличивались прямо пропорционально увеличению концентрации мышьяка в культуральной среде, на которой был выращен стрептомицет (рис. 17).

Увеличение антифунгальной активности по сравнению с контролем прослеживалось в градиенте концентраций мышьяка от $3 \cdot 10^{-4}$ до $6 \cdot 10^{-3}$ моль/л, при более высокой концентрации ($2 \cdot 10^{-2}$ моль/л) зоны ингибирования роста грибов существенно не отличались от тех, что имели место при $3 \cdot 10^{-3}$ моль/л.

Для исключения возможности угнетения гриба самим мышьяком, а не продуцируемыми в его присутствии метаболитами стрептомицета, в отдельном эксперименте проверяли биоактивность различных концентраций мышьяка в отношении грибных культур *F. oxysporum* U1, *F. culmorum* T8, *F. avenaceum* 7/2. Ни одна из них

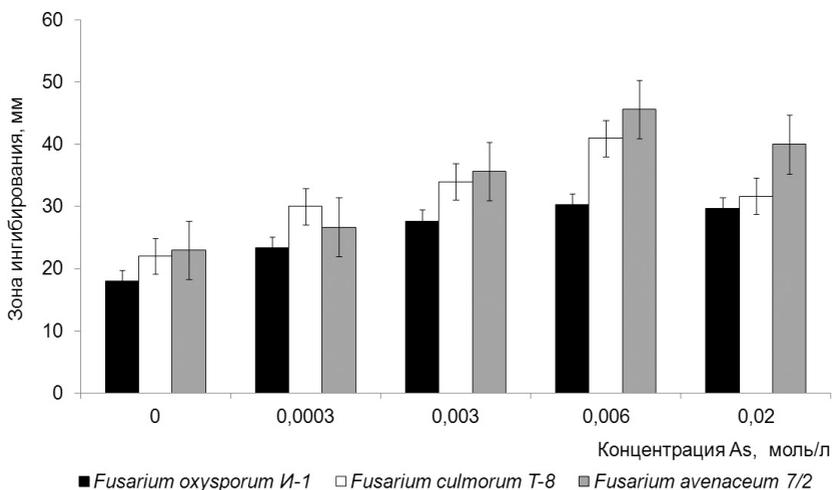


Рис. 17. Зоны угнетения роста грибов водорастворимыми метаболитами *S. wedmorensis* 38.11 в зависимости от концентрации мышьяка в культуральной среде стрептомицета.

не проявила чувствительности к мышьяку в исследуемом диапазоне концентраций, что указывает на стимулирующее влияние мышьяка в отношении продукции стрептомицетом антифунгальных метаболитов.

Так как актиномицеты – организмы со сложным циклом развития, включающим вегетативную и спорую стадии, представляло интерес изучить влияние мышьяка на споры. Методом люминесцентной микроскопии оценивали прорастание спор *S. odorifer* 103.4, зафиксированных на стеклах и интродуцированных в почву с внесением различных концентраций As (от $3 \cdot 10^{-3}$ до $1 \cdot 10^{-1}$ моль/л). Как и в случае вегетативных клеток, интенсивность прорастания спор (доля проросших спор от числа внесенных в почву, %) зависела от концентрации токсиканта. В малых концентрациях мышьяк способствовал увеличению интенсивности прорастания спор, а в более высокой, напротив, ингибировал этот процесс по сравнению с контролем (рис. 18).

Стимулирующее влияние малой ($1 \cdot 10^{-2}$ моль/л) концентрации мышьяка на споры прослеживалось на протяжении всего периода наблюдений, тогда как ингибирующее воздействие более высокой ($1 \cdot 10^{-1}$ моль/л) концентрации достоверно проявилось лишь на заключительном этапе сукцессии – к 21-м суткам.

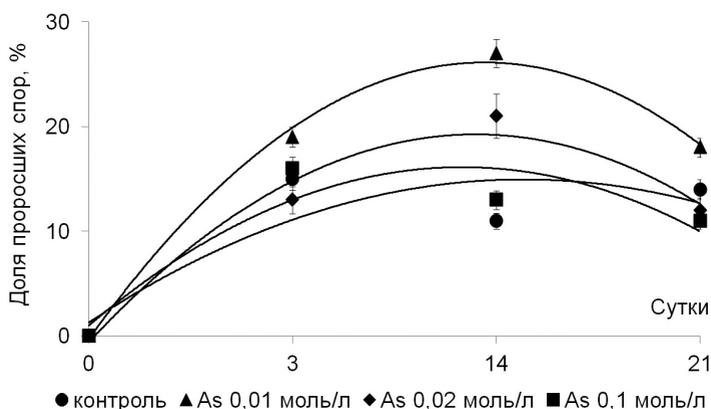


Рис. 18. Динамика интенсивности прорастания спор *S. odorifer* 103-4 при различных концентрациях мышьяка в почве.

Таким образом, в модельных опытах реакция исследованных культур стрептомицетов на мышьяк определялась как концентрацией токсиканта, так и продолжительностью его воздействия на вегетативные клетки и споры. В малых концентрациях ($1 \cdot 10^{-2}$ моль/л) и на первых этапах (до 7–14 суток) моделируемого воздействия мышьяк стимулировал у стрептомицетов интенсивность прорастания спор, накопление биомассы, радиальную скорость роста и продукцию антифунгальных метаболитов. В концентрациях выше $1 \cdot 10^{-1}$ моль/л при продолжительности воздействия более 7–14 суток мышьяк вызывал противоположные эффекты. Значение также имело какая почва, фоновая или импактная, служила источником для выделения культуры стрептомицета. Штаммы, выделенные из импактной почвы, характеризовались по сравнению со штаммами, изолированными из фоновых почв, большей устойчивостью к токсиканту.

Полученные данные представляют интерес с точки зрения биоремедиации загрязненных мышьяком почв. В настоящее время известны виды растений, отличающиеся особенно высокой способностью поглощать и накапливать мышьяк (Янников и др., 2007; Ефремова, Адимале, 2010; Cao et al., 2004; Zhu, Rosen, 2009). Такие виды-гипераккумуляторы предлагается использовать для фиторемедиации территорий с повышенным природным или техногенным содержанием этого элемента (Titah et al., 2011). Важное содействие растениям в этом процессе могут оказать устойчивые МО, существенно снижая подвижность мышьяка за счет его поглощения и связывания. С другой стороны, МО усиливают катаболическую ак-

тивность в ризосфере и стимулируют рост растений непосредственно или подавляя рост фитопатогенов (Белимов, Тихонович, 2011; Vadri et al., 2009). Благодаря способности актиномицетов колонизировать ризосферу и оказывать благоприятное воздействие на растения (Калакуцкий, Шарая, 1990), вновь установленные данные о повышенной устойчивости стрептомицетов к мышьяку и его стимулирующим влияниям на их рост и антифунгальную активность открывают реальные перспективы для использования стрептомицетов в биотехнологиях фиторемедиации загрязненных мышьяком почв.

Мегилфосфоновая кислота. Широко используемые в сельском хозяйстве инсектициды карбофос, хлорофос, дихлофос и фосфорорганические гербициды относятся к производным алкилфосфоновых кислот и занимают важное место среди загрязняющих ОС веществ (Мельников и др., 1995; Нифантьев, 1996; Кузнецова, Чмиль, 2010). Особо в этом ряду следует выделить глифосат (ГЛ) – действующее вещество распространенного гербицида Раундап. Повсеместное увеличение количеств ГЛ отмечают в пище и воздухе (Majewski et al., 2014; Chang et al., 2011), дождевых осадках (Majewski et al., 2014; Scribner et al., 2007), грунтовых (Scribner et al., 2007) и поверхностных (Chang et al., 2011; Coupe et al., 2012; Scribner et al., 2007) водах, почвах (Majewski et al., 2014), морской воде (Mercurio et al., 2014), сыворотках крови человека (Aris, Leblanc, 2011), моче (Kruger et al., 2014) и даже в образцах марихуаны (Lanaro et al., 2015). Агентство по охране окружающей среды (EPA) допускает в настоящее время остаточное содержание ГЛ в кормах для скота в пределах 100–300 ppm (Electronic Code of Federal Regulations, 2013). В 2014 г. М. Крюгер и соавт. (Kruger et al., 2014) сообщили об обнаружении ГЛ в ткани легких крупного рогатого скота. Возникло предположение, что тяжелые, зачастую летальные, реакции на некоторые фармакологические препараты (апротинин, протамина сульфат), получаемые из тканей животного происхождения, являются следствием непредумышленного загрязнения ГЛ в процессе промышленного производства препаратов (Seneff et al., 2015). Кроме того, авторы на основании статистических исследований выделили круг больных, страдающих хроническими почечными заболеваниями с характерным комплексом симптомов, обусловленных хроническим воздействием ГЛ в результате попадания в организм загрязненной пищи и воды. По их мнению, у населения США, испытывающего хроническое воздействие ГЛ в течение своей жизни, существует высокая вероятность возникновения хронической почечной недостаточности. Установлена тесная связь между воздействием ГЛ и широким распространением почечной недостаточности среди сельскохозяйствен-

ных работников в Шри-Ланке (Jayasumana et al., 2014), где применение в посевах ГЛ по этой причине в настоящее время запрещено.

Появление в малых дозах производных алкилфосфоновых кислот в компонентах природной среды может быть связано также с проблемой утилизации отходов при уничтожении химического оружия, содержащего в качестве отравляющих веществ зарин, зоман и Vx (Marrs et al., 1996; Савельева и др., 2002; Скугорева и др., 2008). Одним из продуктов переработки фосфорорганических веществ и побочным продуктом ряда промышленных процессов является метилфосфоновая кислота (МФК). Она стабильна в ОС и может сохраняться в почве в течение десятков лет, проявляя фитотоксические свойства (Скугорева и др., 2008).

Особенностью строения молекулы МФК является наличие малополярной фосфор-углеродной связи (С-Р-связи), которая способна расщепляться в определенных условиях по гомолитическому механизму с образованием свободных радикалов (Нифантьев, 1996). Метильный и фосфонатный радикалы могут реагировать с другими радикалами как «ловушки», связывая активные формы кислорода, либо быть инициатором цепных радикальных процессов в организме даже при низких концентрациях (Munro et al., 1999).

Уникальность химической структуры МФК обуславливает ее особую реакционную способность, биофильность и неоднозначное прямое и опосредованное влияние на биологические объекты (Кононова, Несмеянова, 2002; Плотникова и др., 2011), что в свою очередь вызывает необходимость детального изучения влияния этого вещества на живые организмы.

Сохраняясь в почве длительное время, МФК может оказывать при этом воздействие на почвенную биоту. Было показано, что загрязнение МФК южных черноземов вело к кратковременному (до 30 суток) снижению на 60–70% численности бактерий и актиномицетов (Чикарев и др., 2000). В почвенных условиях подзоны южной тайги МФК вызывала изменение численности, видового и группового состава автотрофных почвенных МО и природных БП *N. commune* (Ашихмина и др., 2007), оказывая стимулирующее влияние на размножение в почве водорослей и ЦБ (Панфилова и др., 2006; Кондакова и др., 2014).

Несмотря на физико-химическую устойчивость, обусловленную наличием в составе молекул прочной С-Р связи, известно, что МФК может разлагаться под действием ферментативных систем некоторых МО (Кононова, Несмеянова, 2002; Кравцов и др., 2006; Кононова и др., 2007).

У штаммов *Achromobacter* sp. MPS12, выделенного из загрязненного МФК местообитания, и *Ochrobactrum anthropii* GPK3, изолированного из почв, загрязненных ГЛ, были обнаружены ферменты, разлагающие МФК до метана и ортофосфата (Свиридов, 2012). Сообщалось о способности штамма *Pseudomonas species* 78Г метаболизировать МФК до экологически чистых продуктов распада (Харечко и др., 2000).

Способность разлагать МФК описана у штаммов *Methylobacterium radiotolerans* GB21, *Agrobacterium tumefaciens* GB2GA, *Klebsiella oxytoca* GB2CS и GB272, *Aureobacterium* sp. GB2, GB23, GB272 и GB292, входящих в иммобилизованный микробный консорциум GB2, разработанный в США для детоксикации реакционных масс, образующихся при уничтожении химического оружия (Microbial biodegradation..., 2006).

В отличие от протеобактерий, сообщения о выявлении активных деструкторов МФК среди грамположительных бактерий очень редки (Pipke, Amrhein, 1988). Сравнительное изучение влияния МФК на почвенные МО, относящиеся к различным систематическим группам, представляет интерес как с точки зрения понимания эволюционных аспектов приспособления микробов к неблагоприятным условиям среды обитания, так и с точки зрения поиска перспективных организмов для разработки биотехнологии очистки ОС от токсичных производных алкилфосфоновых кислот. Грамположительные мицелиальные бактерии (актиномицеты) изучены в этом плане недостаточно.

Наиболее полную информацию о реакции почвенных актиномицетов на МФК можно получить при сравнении «развертывания» процессов в обычной и загрязненной почвах во времени (сукцессии). Влияние различных концентраций МФК на общую численность почвенных актиномицетов, а также ответные реакции на МФК со стороны представителей различных родов почвенного актиномицетного комплекса исследовали в ходе инициированной увлажнением сукцессии.

Для закладки серии модельных опытов использовали образцы воздушно-сухой дерново-подзолистой супесчаной почвы с $pH_{\text{сол}} 5.3$, без корешков и крупных включений. Почву растирали и просеивали через сито с диаметром отверстий 1.0 мм и помещали в чашки Петри. Увлажнение почвы в чашках Петри проводили дистиллированной водой ($pH 5.0$) или растворами МФК в градиенте концентраций 0.00001, 0.0001, 0.001, 0.01, 0.1 моль/л в зависимости от варианта. Для разделения эффектов токсического действия МФК и подкисления среды в результате диссоциации МФК использовали рас-

творы МФК, приготовленные на фосфатном буфере pH 6.86. Количество добавляемой в каждом случае жидкости соответствовало 60% от полной влагемкости почвы. Каждый вариант закладывали в трех повторениях (Товстик и др., 2016).

В момент закладки опыта и на 1-е, 7-е, 14-е, 21-е сутки сукцессии из каждого варианта отбирали по 1 г почвы (смешанный из трех повторений образец), прогревали его при 70 °С в течение 4 ч для ограничения роста немцелиальных бактерий. Затем готовили почвенные суспензии и производили из них посев на среду с пропионатом натрия в трехкратной повторности. Среду данного состава традиционно используют в экологических исследованиях для выявления родового разнообразия актиномицетов в различных субстратах (Звягинцев, Зенова, 2001). Чашки с посевами инкубировали при 27 °С в течение трех недель.

Динамика общей численности актиномицетов в ходе сукцессии, инициированной увлажнением почвы, носила различный характер в зависимости от того, водой или растворами МФК осуществляли увлажнение. В почве контрольного варианта численность мицелиальных прокариот плавно нарастала от десятков тысяч до сотен тысяч КОЕ/г на 14-е сутки, а к 21-м суткам вновь снижалась до десятков тысяч КОЕ/г (табл. 36).

Внесение в почву МФК в минимальной в опыте концентрации 0.00001 моль/л в начале сукцессии в отличие от более высоких доз привело к снижению количества КОЕ актиномицетов по сравнению с контролем в пределах порядка (на 38–61%). На завершающем этапе наблюдений (с 14-х по 21-е сутки), численность пропагул актиномицетов в этом варианте, напротив, превышала значения во всех других вариантах опыта. При внесении в почву МФК в диапазоне концентраций от 0.0001 до 0.1 моль/л в первые сутки отме-

Таблица 36

Динамика численности актиномицетов в зависимости от концентрации МФК в ходе инициированной сукцессии

Время, сут.	Варианты увлажнения почвы						
	1	2	3	4	5	6	7
0	25	25	25	25	25	25	25
1	72	39	45	89	117	72	167
7	300	150	116	239	128	250	245
14	517	233	693	117	172	350	322
21	112	778	838	512	378	355	408

Примечание. Увлажнение почвы произведено: 1 – дистиллированной водой; 2 – фосфатным буфером pH 6.86; растворами МФК в фосфатном буфере (моль/л): 3 – 0.00001; 4 – 0.0001; 5 – 0.001; 6 – 0.01; 7 – 0.1.

чали более высокую ($8.9 \cdot 10^4$ – $1.7 \cdot 10^5$ КОЕ/г), чем в контроле (3.9 – $7.2 \cdot 10^4$ КОЕ/г), количественную представленность актиномицетов. В середине сукцессии (7–14-е сутки) количество актиномицетных пропагул в вариантах с внесением в почву 0.0001 – 0.1 моль/л МФК уступало на 32–77% показателю контрольной почвы, а на заключительном этапе, наоборот, превысило контрольный вариант в 3.2–4.5 раза (Товстик и др., 2016).

Особый, отличный от контроля характер динамики общей численности актиномицетов в почве, содержащей МФК в градиенте концентраций, указывает на значимое влияние этого ксенобиотика на жизнедеятельность мицелиальных прокариот. Так, снижение популяционной численности актиномицетов в почве МФК вызвала уже в концентрации 0.00001 моль/л. В более высоких концентрациях (0.001 – 0.1 моль/л) МФК индуцировала у актиномицетов защитную реакцию, выразившуюся в смещении долевого соотношения споры/мицелий в структуре популяции в пользу спор. Об этом свидетельствует более значительное, чем в контроле, увеличение показателя КОЕ в первые сутки наблюдения. По-видимому, выявленная реакция – следствие мобилизации внутренних резервов популяции на репродукцию при неблагоприятном токсическом воздействии. В результате внесения в почву 0.0001 моль/л МФК выявлено два пика численности актиномицетов. Первый пик (на 7-е сутки) связан, очевидно, с более медленной, чем при больших концентрациях МФК, перестройкой структуры популяции в этом варианте; второй пик (на 21-е сутки) можно рассматривать как результат адаптации актиномицетной популяции к токсическому действию МФК, что произошло и в других вариантах опыта с внесением ксенобиотика. Возможность такой адаптации к МФК подтверждает работа (Microbial biodegradation..., 2006), в которой для непосредственного разложения изопропилового эфира МФК рекомендовано проводить перед использованием многокомпонентного микробного консорциума длительную (12 суток) предварительную адаптацию клеток консорциума к токсичным субстратам. В то же время более длительное, чем в почве контрольного варианта, поддержание популяции актиномицетов на высоком уровне численности в вариантах с внесением МФК может быть связано со способностью клеток МО использовать для поддержания своей жизнедеятельности энергию различных химических связей, присутствующих в структуре веществ, в том числе и токсичных (Pipke, Amrhein, 1988; Osamura et al., 1991). Тот факт, что добавление МФК в почву способствовало увеличению продолжительности сукцессии МО по сравнению с вариантом без МФК, где к этому сроку наблюдений уже фиксировали снижение в почве

общей численности актиномицетов, говорит о способности хотя бы части мицелиальных прокариот утилизировать МФК.

Динамика численности представителей отдельных родов актиномицетов в ходе сукцессии, инициированной растворами МФК в градиенте концентраций, представлена на рис. 19.

Для представителей двух доминантных родов *Micromonospora* и *Streptomyces* в ходе сукцессий, инициированных увлажнением почвы водой, буферным раствором и 0.0001 моль/л раствором МФК, сукцессионная динамика численности КОЕ различалась незначительно (Товстик и др., 2016).

При более высоких концентрациях МФК их сукцессионная динамика, а также динамика численности олигоспоровых и спорангиальных представителей уже имела свои особенности. Так, динамика численности рода *Micromonospora* не зависела от концентрации МФК. Численность микромоноспор варьировала в пределах одного порядка либо незначительно увеличивалась (от 10^4 до 10^5 КОЕ/г) к заключительному этапу сукцессии. Это указывает на слабую чувствительность микромоноспор к МФК в исследованном диапазоне концентраций.

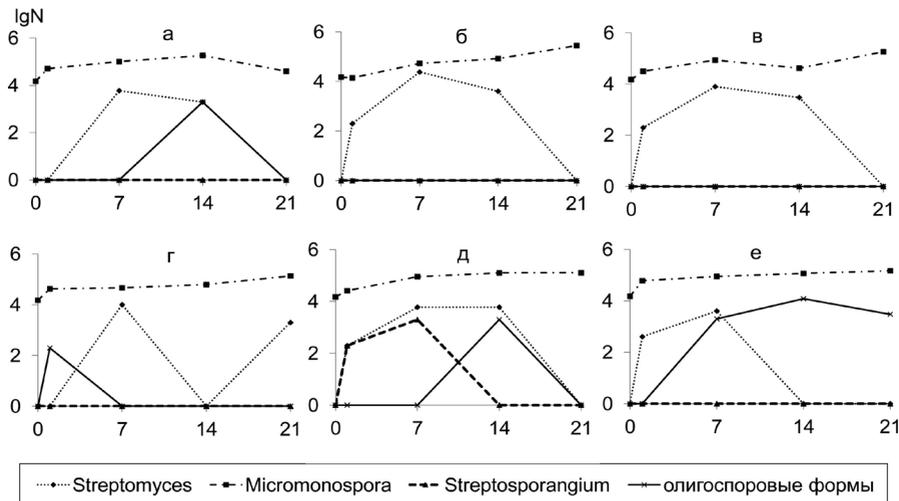


Рис. 19. Динамика численности (N) представителей различных родов актиномицетов в ходе сукцессии, инициированной увлажнением дерново-подзолистой почвы дистиллированной водой (а); раствором МФК в фосфатном буфере (б); водными растворами МФК в концентрациях 0.0001 (в), 0.001 (г), 0.01 (д), 0.1 (е) моль/л.

В отличие от микромоноспор, динамика численности стрептомицетов под воздействием 0.001 и 0.1 моль/л МФК имела существенные отличия от динамики в контрольном варианте, что указывает на большую в сравнении с микромоноспоровыми актиномицетами чувствительность полиспоровых видов актиномицетов к МФК.

На олигоспоровые формы актиномицетов внесение в почву 0.001–0.1 моль/л МФК оказало стимулирующее действие, которое проявилось в более раннем появлении олигоспоровых видов (рис. 19г) или в более высокой популяционной плотности (10^4 КОЕ/г) их представителей (рис. 19е).

Виды рода *Streptosporangium*, составляющие минорный компонент актиномицетного комплекса данной почвы, выявлялись в количестве до 10^3 КОЕ/г лишь на ранних этапах при сукцессии, вызванной увлажнением почвы раствором МФК в концентрации 0.01 моль/л (рис. 19д).

Таким образом, изучение влияния МФК на почвенные актиномицеты позволило выявить дифференцированный, на уровне родов, отклик мицелиальных прокариот на действие ксенобиотика. Установлены устойчивость микромоноспор и, напротив, чувствительность представителей рода *Streptomyces* в диапазоне концентраций 0.0001–0.1 моль/л. Метилфосфоновая кислота в диапазоне исследованных концентраций оказала стимулирующее действие на олигоспоровые актиномицеты, но практически не повлияла на выявление в почве представителей рода *Streptosporangium*.

Поскольку МФК, находясь в почве, может оказывать влияние как на мицелиальную, так и на споровую часть актиномицетной популяции, была также изучена интенсивность прорастания спор в зависимости от количества внесенной в почву МФК. На примере культуры *Streptomyces xantocidicus* 135.4 установлено, что споры актиномицетов в почве способны прорасти в диапазоне всех исследуемых в опыте концентраций МФК (0.4, $3.5 \cdot 10^2$, $3.5 \cdot 10^3$ мг/кг МФК почвы). Однако в первые 48 ч доля проросших в присутствии МФК спор (10.5 – $13.7 \pm 0.5\%$) была существенно ниже, чем в контроле ($18.2 \pm 0.5\%$) (рис. 20).

На пятью сутки опыта разница в относительном количестве проросших спор между контролем ($16.9 \pm 0.5\%$) и вариантом с наименьшей (0.4 мг/кг) дозой МФК ($16.8 \pm 0.5\%$), как и между вариантами « $3.5 \cdot 10^2$ мг/кг МФК» ($12.3 \pm 0.5\%$) и « $3.5 \cdot 10^3$ мг/кг МФК» ($12.1 \pm 0.5\%$) уже отсутствовала. Ингибирующее действие МФК на интенсивность прорастания спор, таким образом, было наиболее сильным в первые 48 ч воздействия, а с течением времени ослаблялось. К моменту окончания опыта (120 ч) на фоне увеличения доли

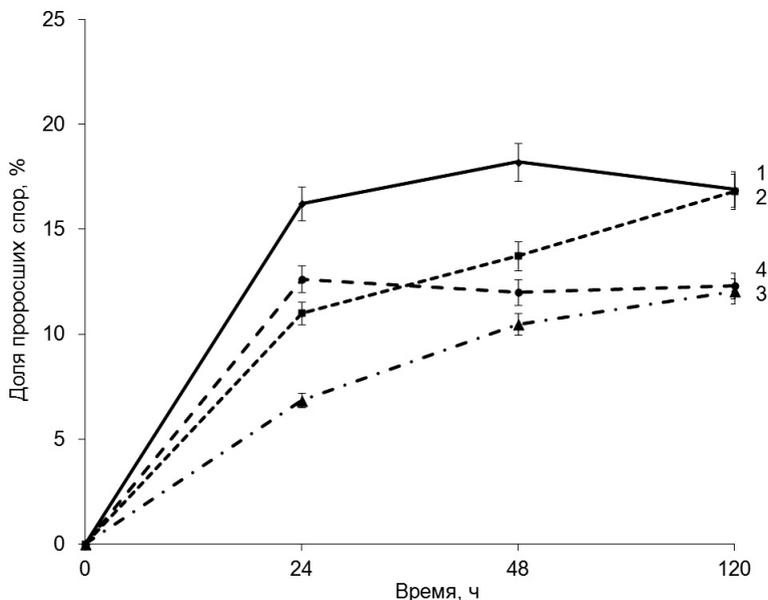


Рис. 20. Динамика интенсивности прорастания спор *Streptomyces xantocidicus* 135.4 при различных концентрациях МФК в почве: 1 – контроль без МФК; МФК (мг/кг): 2 – 0.4, 3 – $3.5 \cdot 10^2$, 4 – $3.5 \cdot 10^3$.

проросших спор во всех вариантах ингибирующее действие сохранилось только в вариантах с повышенными до $3.5 \cdot 10^2$ и $3.5 \cdot 10^3$ мг/кг концентрациями МФК в почве.

Таким образом, влияние МФК в диапазоне концентраций от 0.0001 до 0.1 моль/л на почвенные актиномицеты заключалось в снижении общей численности пропагул мицелиальных прокариот и перестройке структуры популяций в сторону увеличения ее спорового компонента. Усиленное образование репродуктивных структур при стрессе можно рассматривать как адаптивное приспособление к сохранению численности популяции в условиях гибели вегетативных клеток в токсичной среде. Полученные результаты говорят о неблагоприятном воздействии МФК на почвенную актинобиоту, в частности, о возможном нарушении популяционной структуры мицелиальных прокариот, экологические функции которых связаны с трансформацией органического вещества и формированием гумуса.

Интенсивность процессов прорастания спор в присутствии МФК существенно снижалась, причем в большей степени для полиспоровых форм (стрептомицетов) в сравнении с моноспоровыми и олиго-

споровыми видами, которые характеризовались меньшей чувствительностью к МФК. Вместе с тем, актиномицеты с течением времени (14–21-е сутки) способны адаптироваться к токсичности МФК и даже могут утилизировать МФК в качестве трофического субстрата, о чем свидетельствует более длительная по сравнению с контролем продолжительность микробной сукцессии в почве в результате внесения МФК. Эти результаты представляют интерес в связи с поиском перспективных штаммов среди актиномицетов для разработки биотехнологии очистки почв, загрязненных токсичными фосфонатами.

Глава 4

ОТВЕТНЫЕ РЕАКЦИИ МИКРООРГАНИЗМОВ НА СТРЕССОВЫЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ

Стрессовые воздействия вызывают определенные ответные реакции у любых организмов. Наиболее быстро и четко подобные реакции проявляются у организмов с коротким жизненным циклом, к числу которых относятся МО. Изменения физиологических и биохимических процессов, происходящие в микробных клетках под влиянием поллютантов, чрезвычайно разнообразны и включают ферментативные процессы, темп размножения, модификацию в химическом составе и т.д.

Как правило, самые устойчивые к поллютантам группы МО выделяют из загрязненных почв. Собрать коллекцию подобных МО, можно в дальнейшем использовать их для создания биопрепаратов, эффективных в очистке почвы и воды от конкретных видов загрязнения. На сегодняшний день известно достаточно большое количество МО, не только адаптированных к определенным токсикантам, но и обладающих способностью к их детоксикации или биосорбции. Например, из загрязненных почв выделены бактерии из родов *Comamonas*, *Flavobacterium*, *Methylobacterium*, *Alcaligenes*, устойчивые одновременно к Cd, Zn, Cu (Kanazawa, Mori, 1996). Подобные примеры можно привести и для отдельных представителей ЦБ, водорослей, грибов. В настоящей главе рассмотрены ответные реакции МО на действие поллютантов.

4.1. Структурные изменения микробных клеток при стрессовых воздействиях

Влияние стрессовых факторов на целостность микробных клеток можно изучать в двух аспектах: для уничтожения нежелательных МО и для выявления их адаптационных резервов.

Например, в ходе экспериментов с различными группами МО при воздействии на них токсикантов различной химической природы фиксируют характер физиолого-биохимических и морфологи-

ческих изменений. Изменения морфологии, анатомии, метаболизма микробных клеток при подобных воздействиях носят различный характер.

Так, при воздействии на *N. muscorum* соединений кадмия, титана и алюминия происходило концентрирование на поверхности клеток оксидов металлов, если размер частиц <1 мкм (Бекасова, Никандров, 1999). Этот процесс сопровождался минерализацией слизистой оболочки с образованием сульфидов. В дальнейшем токсичность кадмия проявлялась в постепенном изменении морфологии клеток, деструкции фотосинтетического аппарата, ингибировании гидрогеназы, что привело к гибели ЦБ *N. muscorum* через 3–4 недели. В присутствии алюминия и титана трихомы оставались жизнеспособными, активность гидрогеназы возрастала.

Изучение изменения морфологии поверхности клеток ЦБ р. *Phormidium* под влиянием ионов меди методом растровой электронной микроскопии показало, что при любой продолжительности контакта с токсикантом структура ЦБ меняется, причем не в лучшую сторону. Во всех изученных условиях прослеживается сходная картина: наблюдается разрыв связей между компонентами пленки (рис. 21).

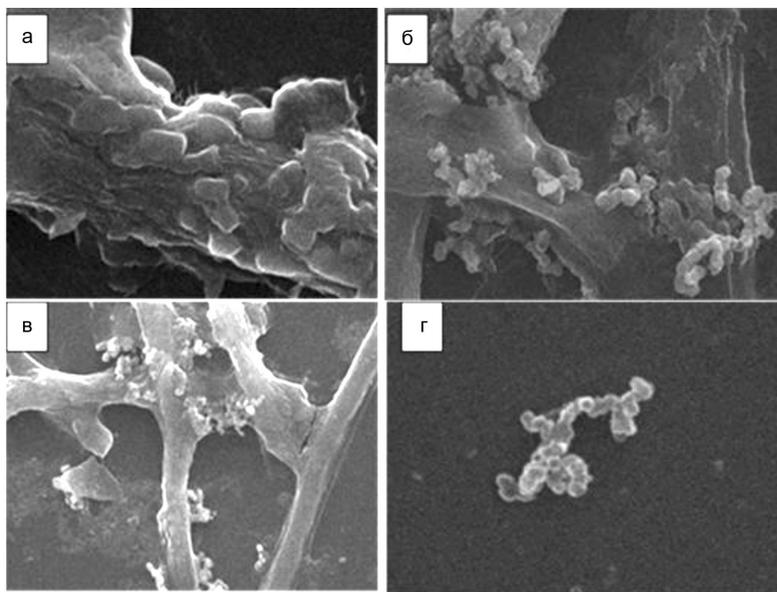


Рис. 21. Изменение структуры цианобактерии р. *Phormidium* под действием токсикантов: а – контрольный вариант; б – под действием смеси ионов Cu^{2+} и Ni^{2+} ; в, г – под действием Cu^{2+} (по: Горностаева, 2015); увеличение микроскопа 20 000.

В контрольном варианте (рис. 21а) ЦБ облеплены бактериями-спутниками. Под действием токсикантов бактерии-спутники выстраиваются в отдельные самостоятельные колонии (рис. 21б-г). Ионы металлов, вступая во взаимодействие с компонентами слизистых чехлов ЦБ, нарушают физико-химические свойства чехла, делая его непригодным для существования в нем спутников (Горностаева, 2015).

При оценке эффективности действия CuSO_4 , Cl_2 , KMnO_4 , H_2O_2 и O_3 на целостность клеток и плотность популяции *Microcystis aeruginosa* было установлено, что хлор показал самую сильную способность к разрушению целостности клеток. Озон индуцировал лизис 90% клеток ЦБ в течение 5 мин. Сульфат меди и перманганат калия не только нарушали жизнеспособность клеток ЦБ, но и проявляли альгостатический эффект через семь суток обработки (Fan et al., 2013).

На клеточной поверхности *Citrobacter* sp. ионы ТМ кристаллизуются в виде фосфатов металлов (Yong, Macaskie, 1997).

Внесение в культуры хлорококковых микроводорослей *Scenedesmus quadricauda* и *Monoraphidium arcuatum* токсикантов в виде хлорида меди, бихромата калия, нитрата серебра и коллоидного серебра изменяло структурный состав популяций (Дмитриева и др., 2012). Первой реакцией культуры на токсикант было снижение доли размножающихся клеток и их переход в покоящееся состояние, которое является основным резервом для сохранения популяции. При увеличении интенсивности токсического воздействия повышается смертность клеток. Количество размножающихся клеток может уменьшаться до 3–5%.

На примере зеленой водоросли *Chlorella vulgaris*, которую выращивали в экспериментальных условиях в присутствии ионов Zn^{2+} и Pb^{2+} , было показано, что действие стрессоров приводит к формированию мультимембранных комплексов, образованию вторичных концентрических мембран (Костюк, Грубинко, 2012).

Таким образом, краткий обзор структурных изменений микробных клеток под действием токсикантов показывает, что эти изменения проявляются в изменениях характера поверхности, формы клеток, накоплении покоящихся форм, лизисе клеток и их чехлов, а также и в определенных внутриклеточных метаморфозах.

4.2. Физиологический отклик микроорганизмов на стрессовые воздействия

В результате внешних воздействий происходит изменение характера процессов жизнедеятельности у МО и МС. Особенности этих изменений определяются как природой внешних воздействий, так и систематическим положением МО. Например, такое явление, как обезвоживание, у цианобактериальных матов не сопровождается гибелью клеток. Жизнеспособные диаспоры можно обнаружить даже после трехлетнего периода высыхания (Hawes et al., 1992). В матах с доминированием ЦБ р. *Nostoc* за 10 мин. после помещения в воду восстанавливается до прежнего уровня скорость фотосинтеза, активность редукции ацетилена восстанавливается за 24 ч.

У фотосинтезирующих МО очень часто стрессовые воздействия приводят к изменению интенсивности фотосинтеза. Так, например, под влиянием распространенных альгицидов (сульфат меди, перекись водорода, диурон, этил-2-метилацетоацетат) происходит ингибирование фотосинтеза у ЦБ *Microcystis aeruginosa*. Увеличение дозы альгицидов вызывало лизис клеток (Zhou et al., 2013). Аналогичным образом на зеленую водоросль *Chlorella pyrenoidosa* действует гербицид паракват, разрушая хлорофилл и, соответственно, снижая интенсивность фотосинтеза (Zhang et al., 2014). Действие на *C. pyrenoidosa* пентахлорфенолом приводит к немедленному снижению скорости фотоиндуцированного выделения кислорода, что указывает на подавление фотосинтетической активности культуры (Плеханов, Братковская, 2015).

У зеленой водоросли *Pseudokirchneriella subcapitata*, ЦБ *Anabaena flos-aquae* и диатомеи *Navicula peliculosa* 48-часовая атразиновая экспозиция вызывала быстрое временное (обратимое) ингибирование фотосинтеза и роста водорослей. В восстановительном периоде происходило биохимическое и физиологическое восстановление роста и фотосинтеза до контрольного уровня (Brain et al., 2012). Инсектицид севин снижал интенсивность фотосинтеза и рост культуры *C. pyrenoidosa* на 50% уже при концентрации 0.1 мг/л (Nedossekin, 2000). При действии таких гербицидов, как Лазурит, Лонтрел-300, Раундап и инсектицидов Алиот КЭ и Актар на одноклеточную зеленую водоросль *C. vulgaris* обнаружены следующие эффекты: деградация хлоропласта с одновременным исчезновением пиреноида, полное обесцвечивание клеток, статистически значимое увеличение процента делящихся клеток. В действии изучаемых пестицидов на диатомовые водоросли обнаружено изменение цвета хлоропластов с бурого на зеленый и гибель клеток с деструкцией цитоплазмы

(Трухницкая и др., 2015). Сульфонилмочевинный гербицид моносульфурон вызывал у ЦБ образование гетероцист и активирование нитрогеназы, но понижал скорость фотосинтеза, образование фотосинтетических пигментов каротиноидов и хлорофилла, в меньшей степени билипротеина (Chen, Luo, 2011).

В то же время существуют примеры не только угнетения МО под влиянием пестицидов, но регистрируется и стимуляционный эффект. При испытании действия коммерческих инсектицидов (хлоробана, нувона, метацида, тимета и данета) на популяцию ЦБ *Azospirillum* sp. и ее азотфиксирующую способность было установлено, что хлоробан, нувон и метацид оказывали стимулирующее действие; тимет и данет ингибировали культуру (Jaya, Rangaswamy, 2006). Нитрогеназная активность популяции данной ЦБ заметно увеличивалась в культурах, выделенных из почв, обработанных инсектицидами, по сравнению с необработанными почвами.

При исследовании действия фенола и трех его производных (орто-нитрофенола, мета-нитрофенола и пара-нитрофенола), широко распространенных поллютантов природных экосистем, на выделенную из почвы культуру ЦБ *Anabaena cylindrica* была показана токсичность данных соединений. Это проявилось в снижении частоты встречаемости гетероцист, содержания хлорофилла *a*, выделения и потребления кислорода, а также активности нитрогеназы и нитратредуктазы. Полагают, что снижение активности нитрогеназы в ответ на влияние соединений фенола было обусловлено уменьшением фотосинтетического транспорта электронов и/или уменьшением частоты встречаемости гетероцист. Падение скорости восстановления нитратов также было обусловлено ингибированием фотосинтетического транспорта электронов (Ахмед, 1999).

Угнетение скорости фотосинтеза, нарушение биосинтетических процессов в клетках наблюдается при действии на ЦБ *Anabaena variabilis*, *Synechococcus* sp. и *Nostoc* sp. хлористого цинка. Наиболее чувствительными тест-параметрами у всех исследуемых культур являются изменение формы и размера клеток за счет варьирования толщины и нарушения целостности пептидогликанового слоя, увеличение объема клеток в 1.5–2.0 раза, расхождение тилакоидных мембран с образованием внутритилакоидных пространств, а также изменение полифосфатных и липидных гранул (Савельев, Селях, 2000). Для многих ЦБ токсическое действие ТМ проявляется в подавлении фотосинтеза, изменении ферментативной активности, подавлении роста, дезинтеграции клеточных структур (Pawlic-Skowronska, Skowronski, 1996).

Подобную реакцию (нарушение деления клеток и фотосинтеза) на действие Co и Cd наблюдали у зеленой водоросли *Scenedesmus obliquus* и ЦБ *N. linckia* (Рублева и др., 1996, 2002; Петренчук и др., 1997). Резко снижается концентрация хлорофилла и эффективность светонасыщения фотосинтеза у ЦБ *Synechococcus leopoliensis* при действии свинца (Pinchasov et al., 2006). **Ингибирование роста** и азотфиксации наблюдается при действии Ni^{2+} на *Trichodesmium* в лабораторной культуре и в природе (Но, 2013).

У ЦБ ТМ приводят к нарушению деления клеток, их ультраструктуры, блокируют синтез белка, ингибируют азотфиксацию, фотосинтез, окислительное фосфорилирование (Бекасова, Никандров, 2000). При исследовании действия ртути на ЦБ *Phormidium fragile* было показано, что с увеличением ее концентрации от 0.01 до 1.5 мг/л снижался конечный выход сухой биомассы ЦБ. Одновременно происходило снижение содержания белка, хлорофилла *a* и каротиноидов (Khalit, 1997). Констатируется также подавление в присутствии ртути активности ферментов малатдегидрогеназы, глутаматдегидрогеназы и нитратредуктазы. С увеличением концентрации ртути в среде наблюдалось повышение содержания в клетках аминокислот, кроме изолейцина, гистидина и метионина, количество которых резко снижалось уже при низкой концентрации ртути.

Действие ТМ проявляется и на таких функциях клеток, как движение. Показано, в частности, что ионы Cu, Cd или Co при их содержании в среде в концентрациях 2.5–21.0 мкг/л вызывали обездвиживание части клеток в культуре золотистой водоросли *Ochromonas ovalis*, а у сохранивших подвижность клеток этот показатель снижался на 46.7–58.3% (Волошко и др., 1996).

При аккумуляции клетками дрожжей *Saccharomyces* ионов Cu, Pb, Cd наблюдается потеря жизнеспособности (99% в первые 20 мин. контакта с медью; 66 и 46% – в случае обработки кадмием и свинцом соответственно). При аккумуляции меди наблюдалась утечка УФ-абсорбирующих соединений и неорганических фосфатов. Фильтраты обработанных медью клеток содержали Cu-связывающие молекулы (Soares et al., 2002).

Индукцию окислительного стресса и изменение липидного профиля у мицелиального гриба *Cunninghamella elegans* вызывает трибутилолово (Bernat et al., 2014).

Таким образом, обзор литературных и экспериментальных данных показывает, что поллютанты вызывают такие физиологические изменения в функционировании микробных клеток, как изменение интенсивности фотосинтеза и азотфиксации, нарушение деления клетки и биосинтеза белка, индукцию окислительного стресса и др.

Нами проведена серия опытов, в которой изучали изменение ферментативной активности МО под влиянием поллютантов.

4.2.1. Влияние поллютантов

на ферментативную активность микроорганизмов

Широкое распространение МО, их способность выживать в меняющихся, часто экстремальных экологических условиях, во многом обусловлены ферментативным аппаратом, которым они располагают. Способность к синтезу эндо- и экзоферментов, конституционных и индуцированных ферментов является одной из основ их адаптационных возможностей. К числу МО, наиболее часто выделяемых из загрязненных почв, относятся бактерии р. *Bacillus*.

Многочисленные экспериментальные данные показывают, что влияние поллютантов по-разному сказывается на активности различных ферментов. В частности, были проведены исследования по влиянию ТМ на бактерии р. *Bacillus*. Многие виды бацилл выживают в самых экстремальных местообитаниях, что делает их перспективными МО для биодиагностики загрязненных сред и изучения механизмов устойчивости. Например, в опытах с *B. cereus*, выделенным из почв индустриальной зоны, изучали влияние на рост, содержание белка и биосорбционную способность возрастающих концентраций Pb (100, 200, 300, 400 и 500 мг/л) (Murthy et al., 2014). Токсический эффект свинца усиливался по мере увеличения его концентрации. Но даже при 500 мг/л Pb рост и размножение бактерий не прекращались, продолжался биосинтез белка и сохранялась сорбционная активность. Изучение механизма устойчивости данного штамма к Pb показало, что ген свинцовоустойчивости находится не в плазмиде, а в хромосомальной ДНК.

Нами был проведен эксперимент с целью изучения влияния возрастающих концентраций свинца на рост бацилл, а также влияния ионов свинца и меди на их ферментативную активность (Фокина и др., 2017; Домрачева и др., 2017). В плотную питательную среду МПА добавляли ацетат свинца в количестве, соответствующем 20 ПДК валовой формы металла в почвах (Pb_{20 ПДК}). Было установлено, что Pb является сильнейшим стресс-фактором по отношению к почвенным бактериям, снижая их численность более чем в шесть раз (табл. 37). Среди МО, выросших на среде с Pb, преобладали спорообразующие бактерии р. *Bacillus*.

Из бациллярных колоний в чистую культуру было выделено три вида: *B. mycoides*, *B. mesentericus*, *B. subtilis*. В стерильной воде готовили суспензию каждого выделенного штамма и проводили посев на среду МПА с добавлением ацетата свинца в концентрациях,

Таблица 37

**Влияние ионов свинца на численность гетеротрофных бактерий
в дерново-подзолистой почве подзоны южной тайги, тыс. КОЕ/г**

Вариант	Численность бактерий
Контроль	550.0±28.0
Pb(II) 20 ПДК	90.0±17.7

соответствующих 1, 10 и 20 ПДК для почв. При этом содержание металла в среде по вариантам опыта составляло 32, 320 и 640 мг/кг.

Через семь суток определяли процент проросших колоний бацилл по отношению к контролю и средний диаметр колоний.

Анализ полученных результатов показал, что чувствительность и устойчивость испытуемых штаммов бацилл к возрастающим концентрациям свинца различна (табл. 38). Практически не изменились ростовые параметры у *B. mesentericus*. По мере увеличения дозы Pb (1-10-20 ПДК для почв) снижалась активность роста *B. subtilis* на 10, 30 и 60% соответственно. Наименьшей резистентностью по отношению к ионам Pb обладала *B. mycoides*, которая не проросла на среде с максимальной концентрацией Pb.

Для изучения влияния ТМ на ферментативную активность бацилл выбрали наиболее устойчивый штамм *B. mesentericus* (Фокина и др., 2017).

В питательную среду вносили ТМ в виде $(\text{CH}_3\text{COO})_2\text{Pb}$ и CuSO_4 в таких количествах, чтобы в вариантах опыта концентрация ионов меди и свинца, в одном случае, соответствовала максимальным значениям ОДК для почв ($\text{Cu}_{\text{ОДК}}$ и $\text{Pb}_{\text{ОДК}}$), в другом – значительно превышала все допустимые концентрации. Соответственно, по вариантам опыта содержание ионов меди в среде составляло 130 ($\text{Cu}_{\text{ОДК}}$) и 620 мг/кг ($\text{Cu}_{\text{МАХ}}$), свинца – 132 ($\text{Pb}_{\text{ОДК}}$) и 3700 мг/кг ($\text{Pb}_{\text{МАХ}}$). Максимальные концентрации ионов Pb и Cu были выбраны не случайно, поскольку именно такие высокие значения характерны для почв техногенной территории в зоне действия горно-металлургического

Таблица 38

Влияние возрастающих концентраций свинца на развитие бацилл

Вариант	<i>Bacillus mycoides</i>		<i>Bacillus mesentericus</i>		<i>Bacillus subtilis</i>	
	1	2	1	2	1	2
Контроль	100	4.5	100	1.9	100	0.37
Pb(II) 1 ПДК	90	4.3	100	1.9	90	1.16
Pb(II) 10 ПДК	80	3.6	100	1.7	70	0.71
Pb(II) 20 ПДК	0	0	100	1.8	40	1.09

Примечание. 1 – количество проросших колоний в % по отношению к контролю; 2 – средний диаметр колоний, см.

комбината, с образцами которых была проведена серия опытов по сравнительной оценке эффективности химических и биологических методов диагностики состояния почвы (Фокина и др., 2016).

На питательные среды, содержащие ТМ, проводили посев бактерий *B. mesentericus*. Активность каталазы бактерий определяли газометрическим, уреазы – спектрофотометрическим методом.

Установлено, что при содержании ТМ в питательной среде на уровне ОДК каталазная активность бацилл возрастала при действии обоих металлов (табл. 39). Существенно, в четыре раза по сравнению с контролем, увеличивалась каталазная активность в варианте с Cu. Высокий уровень активности фермента может быть связан с тем, что ТМ в относительно небольших количествах усиливают энергетические процессы в клетках в ответ на действие стресс-фактора. Достигая уровня, превышающего жизненные возможности (максимальное количество ТМ), активность фермента резко снижалась за счет угнетения МО.

По-иному проявлялась активность уреазы – фермента, который, в отличие от каталазы, обеспечивает не энергетические, а пищевые потребности бактерий. Во всех вариантах ТМ подавляли уреазную активность бацилл (табл. 40).

Таблица 39

Влияние ионов Pb^{2+} и Cu^2 на активность каталазы *B. mesentericus*

Вариант	Активность каталазы, мл O_2 /(г·мин)
Контроль	0.1±0.005
$Pb_{ОДК}$	0.19±0.01
$Pb_{МАХ}$	Не обнаружено
$Cu_{ОДК}$	0.81±0.04
$Cu_{МАХ}$	0.06±0.002
$Pb_{МАХ} + Cu_{МАХ}$	0.01±0.0005

Таблица 40

Влияние ионов Pb^{2+} и Cu^2 на активность уреазы *B. mesentericus*

Вариант	Активность уреазы, мг NH_3 /(10 г·сутки)
Контроль	6.20±0.22
$Pb_{ОДК}$	Не обнаружено
$Pb_{МАХ}$	2.85±0.30
$Cu_{ОДК}$	4.42±0.44
$Cu_{МАХ}$	Не обнаружено
$Pb_{МАХ} + Cu_{МАХ}$	Не обнаружено

Таким образом, уреазная активность *B. mesentericus* более чувствительна к действию токсикантов, чем каталазная, и, вероятно, данный показатель можно использовать в целях биодиагностики состояния среды для определения уровня токсичности того или иного поллютанта.

Изменение ферментативной активности под влиянием поллютантов было зарегистрировано и в наших опытах с альгологически чистыми культурами ЦБ и с цианобактериальными пленками.

В серии опытов объектом исследования была почвенная ЦБ *Nostoc paludosum* Kütz. № 18 из коллекции фототрофных МО кафедры биологии растений, селекции и семеноводства, микробиологии Вятской ГСХА (Огородникова и др., 2010). Данный штамм изолирован из дерново-подзолистой почвы на территории Кировской области. *Nostoc paludosum* является одним из наиболее распространенных видов азотфиксирующих ЦБ в почвах природных и антропогенных экосистем. Он может в массе размножаться на поверхности почвы, вызывая ее «цветение», легко культивируется, обладает высокой скоростью роста.

В качестве токсикантов выбраны соединения, являющиеся загрязнителями в городских и сельскохозяйственных экосистемах: ТМ свинец и медь, хлорид натрия, бензин и гербицид трефлан в концентрациях, реально присутствующих в ОС: ТМ 5 ПДК, для бензина и хлорида натрия – 5% от объема культуральной среды, для трефлана была выбрана производственная доза 0.2%.

Культуру *N. paludosum* в течение восьми недель выращивали в жидкой среде Громова № 6 без азота. За этот период развитие ЦБ достигает пика экспоненциальной фазы и культура находится в наиболее активном состоянии. Затем в накопительную культуру ностока вносили испытуемые поллютанты и оставляли на семь суток. По истечении указанного периода отбирали пробы на проведение необходимых анализов.

Изучение активности каталазы показало, что максимальная величина этого показателя выявлена в контрольном варианте, а минимальные значения – в вариантах с внесением меди и бензина (табл. 41). Активность каталазы в культуре с внесением поллютантов имела тесную корреляцию с количеством живых клеток ($r = 0.84$) (рис. 22), где четко просматривается синхронное снижение и увеличение активности каталазы и жизнеспособности клеток *N. paludosum*.

Таким образом, ряд токсичности соединений, выявленный по каталазе, имеет вид: $Cu > \text{бензин} > \text{трефлан} = NaCl > Pb$. Результаты определения каталазной активности показывают, что даже после

Таблица 41

Изменение каталазной активности культуры *Nostoc paludosum* под влиянием токсикантов

Вариант	Активность каталазы, мл O ₂ /мин
1. Контроль	11.5±1.32
2. Pb	4.0±0.25
3. Cu	0.3±0.02
4. NaCl	3.3±0.43
5. Трефлан	3.2±0.37
6. Бензин	0.6±0.05

полной гибели клеток (варианты с медью и бензином) сохраняются и проявляют активность ферментные системы.

Выявлено изменение каталазной активности и при действии токсикантов на цианобактериальные БП (Горностаева и др., 2015). БП с доминированием ГЦ ЦБ *N. commune* были отобраны вблизи автодороги на окраине г. Дзержинска Нижегородской области и имели следующий состав: *Nostoc commune*, *N. punctiforme*, *Tolypothrix tenuis*, *Calothrix elenkinii*, *Microchaete tenera*, *Phormidium autumnale*, *Ph. boryanum*, *Ph. formosum*, *Leptolyngbya frigida*, *L. fragilis*, *L. foveolarum*, *L. angustissima*, *Oscillatoria* sp. (Горностаева и др., 2013).

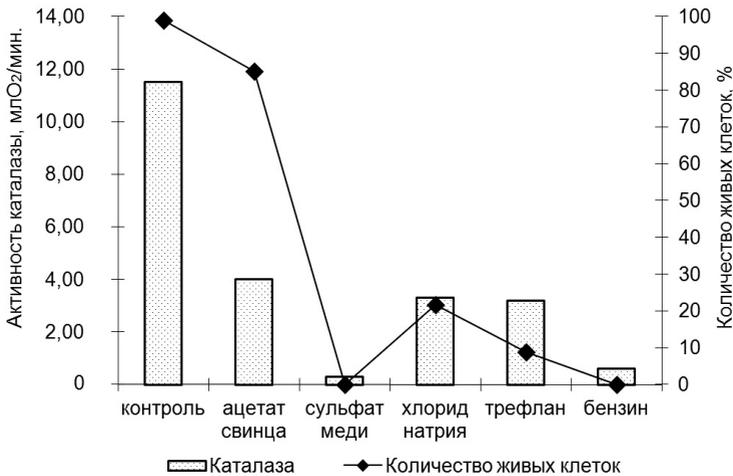


Рис. 22. Влияние токсикантов на активность каталазы и жизнеспособность клеток *Nostoc paludosum*.

Биопленки с доминированием БГЦ ЦБ были отобраны с уличного газона в промышленной зоне г. Кирова. Эдификаторами поверхностных разрастаний в данном случае были ЦБ р. *Phormidium*: *Ph. ambiguum* (Gom.), *Ph. boryanum* (Kütz), кроме того, в состав пленки входили и другие БГЦ ЦБ – *Leptolyngbya foveolarum* (Rabenhorst ex Gom), *Plectoneta boryanum* (Gom. f. *boryanum*) (Фокина и др., 2015).

Токсикантами являлись соли меди (II) и никеля (II) с концентрацией ионов ТМ 2 и 20 мг/дм³.

Выявлено, что активность каталазы (АК) при воздействии меди и никеля на МС БП с доминированием ЦБ *N. commune* и *Phormidium* резко возрастает через 1 ч контакта с токсикантами (рис. 23, 24).

Вероятно, это связано со стимулирующим влиянием стрессовых факторов на МО, в частности, с усилением работы дыхательной системы, что является своеобразной защитной реакцией организмов на воздействие стрессовых факторов, механизмом их адаптации к стрессовым условиям.

В контрольном варианте увеличение каталазной активности можно объяснить следующим образом: за 24 ч культура растёт, увеличивается титр клеток и, как следствие, усиливается ферментативная активность. Также выявлено, что поллютанты усиливают каталазную активность ЦБ: через сутки она становится в три и бо-

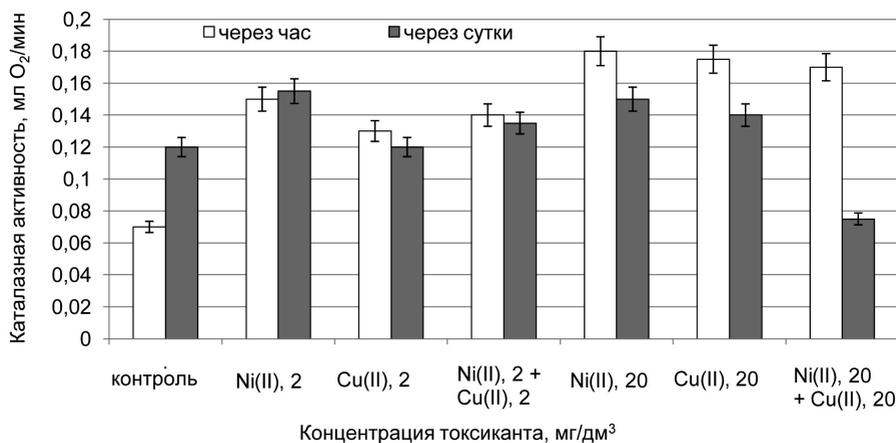


Рис. 23. Влияние возрастающих концентраций ионов меди и никеля и продолжительности экспозиции на активность каталазы БП с доминированием ЦБ *N. commune*.

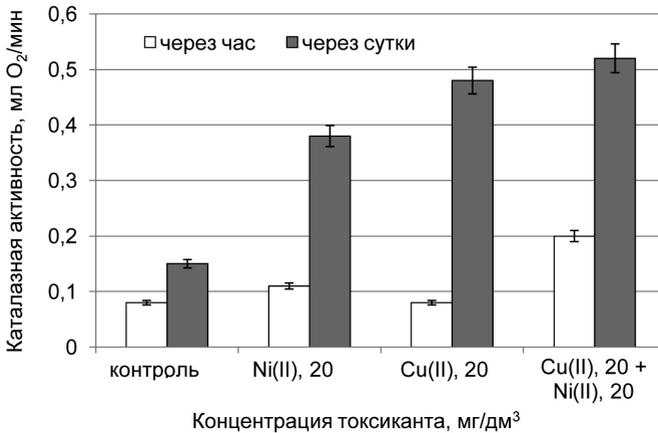


Рис. 24. Влияние ионов ТМ на каталазную активность БП с доминированием цианобактерий рода *Phormidium*.

лее раза выше, чем в контрольном варианте. Воздействие стрессовых факторов оказывает на организмы «стимулирующее» влияние; в первую очередь усиливается работа дыхательной системы. Такой ответ организма – его защитная реакция, механизм адаптации к возникшим экстремальным условиям.

Выраженный токсический эффект на культуру оказывает смесь ионов Cu^{2+} и Ni^{2+} . Уже при часовом воздействии смеси ионов ТМ каталазная активность в 2,5 раза выше, чем при воздействии ионов Cu^{2+} индивидуально. Низкую АК при часовом воздействии ионов Cu^{2+} в концентрации 20 мг/дм³ можно объяснить с двух позиций: во-первых, ионы меди (II) вызывают гибель клеток, во-вторых, медь входит в состав многих ферментов, поэтому ионы меди (II) не оказывают столь сильный токсический эффект на культуру при часовом воздействии (Фокина и др., 2014, 2015; Горностаева, 2015).

4.2.2. Изменение биохимических показателей микроорганизмов под влиянием поллютантов

Влияние поллютантов на процессы метаболизма МО проявляется и в определенных изменениях биохимического состава микробных клеток. В частности, действие ЗВ влияет на содержание хлорофилла, а также инициирует окислительные процессы в клетках ЦБ, что приводит к накоплению продукта перекисного окисления (ПОЛ) липидов – малонового диальдегида (МДА).

Установлено, например, что внесение поллютантов различной химической природы (ацетат свинца, сульфат меди, хлорид натрия, гербицид трефлан и бензин) в альгологически чистую культуру ЦБ *N. paludosum* приводит к возрастанию интенсивности ПОЛ (Огородникова и др., 2010). В большей степени отмечали увеличение уровня МДА в вариантах с медью и трефланом – в 5.9 и 3.6 раза соответственно (рис. 25). В вариантах с другими поллютантами накопление МДА было выше, чем в контроле в 1.9 раза. Значительное накопление в культуре *N. paludosum* МДА свидетельствует о том, что поллютанты инициируют процессы ПОЛ, вызывают повреждение клеточных мембран и нарушение функционирования клеток. Данные по интенсивности процессов ПОЛ коррелируют ($r = 0.61$) с результатами по оценке жизнеспособности клеток тетразольно-топографическим методом (рис. 25), где четко просматривается синхронное увеличение накопления малонового диальдегида по мере увеличения численности нежизнеспособных (мертвых) клеток *N. paludosum*.

Так, в вариантах с медью и трефланом установлено значительное накопление МДА и максимальное количество мертвых клеток ЦБ. В варианте с бензином также все клетки ЦБ были нежизнеспособны, но уровень ПОЛ был ниже, чем в вариантах с медью и трефланом. По-видимому, это связано с особенностями биотрансформации бензина, которая в основном идет по пути окислительной деструкции с поглощением активного кислорода.

Исследования, проведенные с другой культурой ЦБ – *N. linckia*, показали, что под влиянием таких токсикантов, как ионы нике-

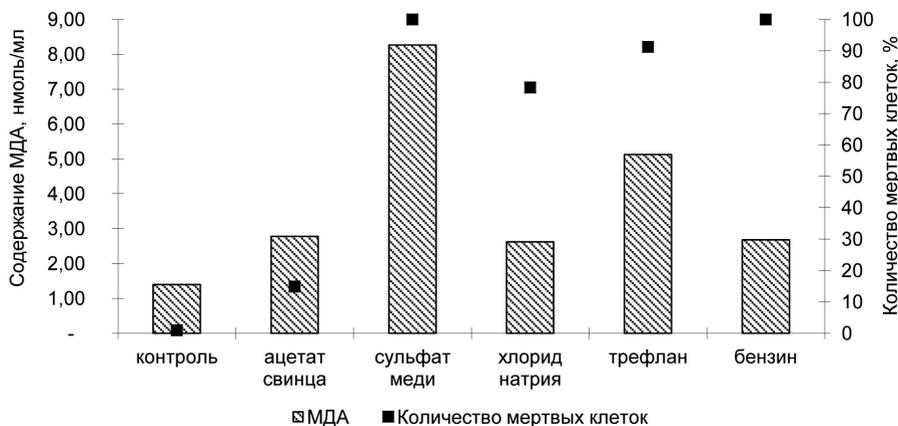


Рис. 25. Влияние токсикантов на интенсивность процессов ПОЛ и жизнеспособность клеток *Nostoc paludosum*.

ля и нефтепродукты, также происходит возрастание интенсивности ПОЛ и, следовательно, накопления МДА в клетках ЦБ (Фокина и др., 2011). В большей степени возрастание интенсивности ПОЛ вызывают нефтепродукты – до 500% по отношению к контролю при концентрации 2 мг/л и свыше 800% при концентрации 20 мг/л (рис. 26). По-видимому, это связано с особенностями химического состава нефтепродуктов и направленности процессов их биодеструкции. Так, входящие в состав нефтепродуктов углеводороды, этиленгликоль и пропиленгликоль подвергаются биотрансформации, проявляющейся, прежде всего, в процессах окисления. В ходе окислительной деструкции токсикантов образуются активные промежуточные продукты, инициирующие образование активных форм кислорода (супероксидный радикал и др.), вызывающих окислительное повреждение биологических молекул, в том числе и липидов.

При совместном действии никеля и нефтепродуктов меньшее накопление МДА по сравнению с действием только нефтепродуктов вероятно можно объяснить тем, что никель является хорошим катализатором, в присутствии которого может происходить деструкция длинных цепей алкенов на более короткие, а также и тем, что никель может выступать катализатором возможной реакции олигомеризации.

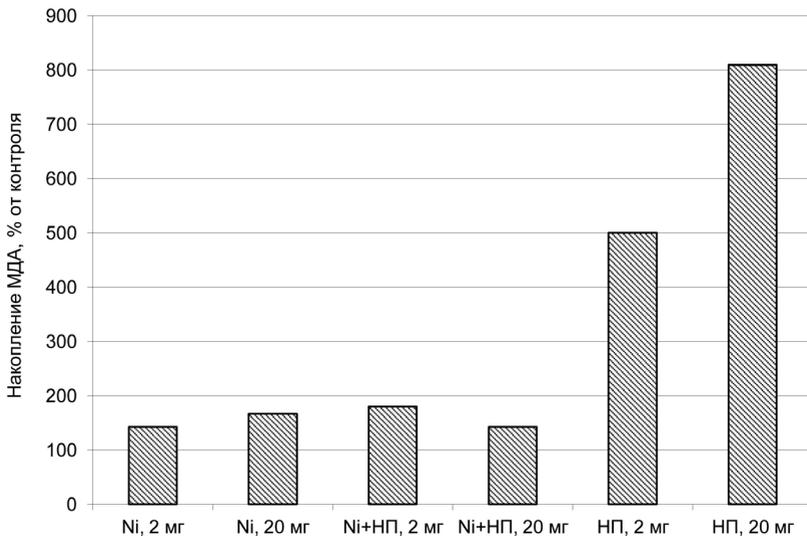


Рис. 26. Накопление МДА в культуре *N. linckia* под влиянием никеля и нефтепродуктов, % от контроля.

Таблица 42

**Влияние поллютантов на содержание малонового диальдегида
в культуре ЦБ при разном времени воздействия, нмоль/см³**

Вариант	Время воздействия, ч	
	1	24
Контроль	0.18±0.01	0.12±0.01
Cu ²⁺ , 20 мг/дм ³	0.19±0.01	0.12±0.01
Cu ²⁺ в смеси с Ni ²⁺ , 20 мг/дм ³	0.44±0.03	0.15±0.02

Изменение активности ПОЛ и концентрации хлорофилла было изучено в опытах с природными цианобактериальными БП с доминированием *Phormidium ambiguum* (Jom.) при действии на них ионов меди, а также ионов меди в присутствии ионов никеля (в концентрации 20 мг/дм³) (Фокина и др., 2015, 2017).

Соли меди и никеля усиливают ПОЛ (табл. 42). Так, при продолжительности контакта в течение часа действие катионов меди (II) в концентрации 20 мг/дм³ вызывает сравнительно небольшое усиление ПОЛ (около 5.5%), тогда как одновременное присутствие солей меди и никеля в тех же концентрациях увеличивает скорость процесса окисления примерно в 2.5 раза. Такой эффект может быть обусловлен, как минимум, двумя причинами: повышением общей концентрации поллютанта и/или их синергетическим действием. Это свидетельствует о том, что поллютанты иницируют процессы, вызывающие повреждение клеточных мембран и нарушение функционирования клеток.

Однако через сутки экспозиции интенсивность ПОЛ во всех рассмотренных вариантах снижается. Это можно объяснить с двух позиций. Во-первых, культура адаптируется к изменившимся условиям. Во-вторых, клетки ЦБ под действием ТМ гибнут и, следовательно, прекращаются биохимические процессы окисления.

Токсичность МФК для ЦБ доказана при изучении таких показателей состояния клеток, как содержание в них хлорофилла и феофитина. Пигментный комплекс является хорошим индикатором, отражающим функциональный статус фототрофных организмов. Известно, что действие токсикантов различной природы (органические и неорганические загрязнители) вызывает ингибирование процессов биосинтеза пигментов, приводит к повреждению хлоропластов, иницирует процессы гидролитического распада пигментов и индуцирует окислительную деструкцию молекул пигментов.

В первой серии модельных опытов изучена токсичность разных концентраций МФК ($1 \cdot 10^{-5}$ – $1 \cdot 10^{-1}$ моль/л) для БП ЦБ с доминированием *N. commune*. Установлено, что МФК в концентрациях $1 \cdot 10^{-1}$ –

$4 \cdot 10^{-3}$ моль/л оказывала летальное действие на ЦБ, через сутки после инкубации с токсикантом отмечали разрушение хлорофилла и гибель клеток (Коваль и др., 2015; Коваль, Огородникова, 2015). МФК вызывала снижение содержания хлорофилла *a* в клетках ЦБ (рис. 27). Под влиянием МФК в концентрациях $1 \cdot 10^{-5}$ – $2.5 \cdot 10^{-4}$ моль/л уровень хлорофилла *a* снижался в среднем на 17% по сравнению с контролем. Действие МФК в более высоких концентрациях приводило к серьезным нарушениям в пигментном комплексе, концентрация хлорофилла *a* в клетках снижалась на 30–50% по сравнению с контрольным уровнем.

Во второй серии модельных опытов изучено влияние ТМ на содержание хлорофилла *a* в клетках ЦБ. На БП ЦБ с доминированием *N. commune* воздействовали в водном растворе солями меди и никеля ($\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$ и $\text{NiSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$) с концентрациями ионов металлов в растворе 20 мг/дм³. Выбор концентраций обусловлен тем, что значение, равное 20 мг/дм³, – это усредненная концентрация ионов металлов в стоках промывных вод гальванических производств России. Изучали влияние индивидуальных растворов солей и их смесей в указанных концентрациях. Время взаимодействия культуры с токсикантами составляло одни сутки.

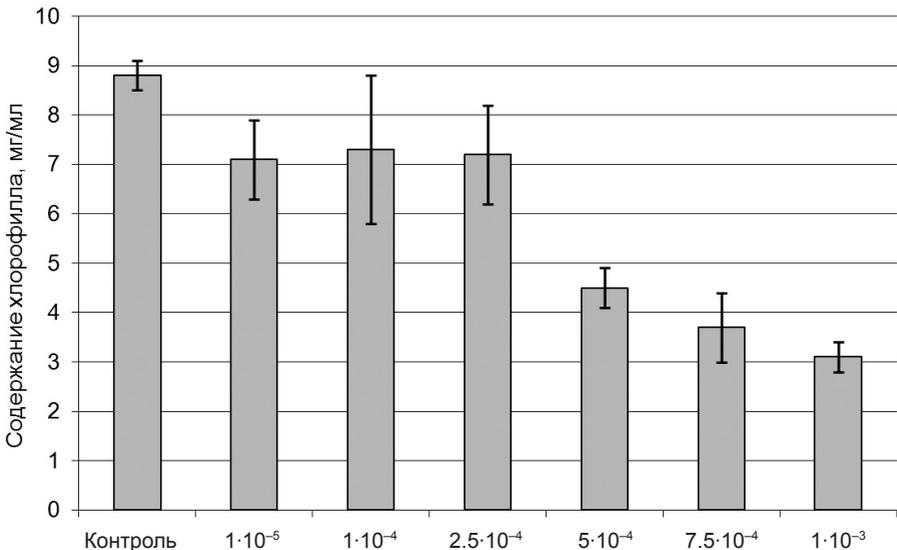


Рис. 27. Влияние метилфосфоновой кислоты (моль/л) на содержание хлорофилла *a* в клетках ЦБ.

Установлено, что ионы Ni^{2+} в изучаемой концентрации 20 мг/дм^3 не оказывают токсического действия на ЦБ, происходит накопление хлорофилла в клетках (рис. 28). Ионы Cu^{2+} , напротив, оказывали токсическое действие на ЦБ, вызывали существенное снижение уровня хлорофилла *a*. Одновременно со снижением содержания хлорофилла *a* в клетках ЦБ отмечалось возрастание количества продукта распада хлорофилла – феофитина. Совместное присутствие ионов Ni^{2+} и Cu^{2+} оказывало летальное действие на клетки ЦБ, происходило разрушение хлорофилла и накопление феофитина.

Таким образом, в модельных опытах показано, что накопление хлорофилла в клетках ЦБ может быть хорошим индикатором степени токсичности тестируемых растворов поллютантов.

В серии опытов было изучено влияние (глифосата) ГЛ в широком диапазоне концентраций на показатели жизнедеятельности БП ЦБ *N. commune* (Коваль и др., 2015; Коваль, Огородникова, 2015).

Установлено, что ГЛ ($1 \cdot 10^{-4}$ – $5 \cdot 10^{-4}$ моль/л) не оказывал летального действия на *N. commune*. При воздействии ГЛ в данных концентрациях отмечали постепенное снижение содержания хлорофилла *a* в культуре ЦБ (рис. 29). В варианте с действием ГЛ ($5 \cdot 10^{-4}$ моль/л) уровень пигмента был более чем в два раза ниже, чем в контроле. Максимальное снижение содержания хлорофилла *a* отмечали в варианте с действием самой высокой концентрации ГЛ – $5 \cdot 10^{-3}$ моль/л.

Кроме того, установлено, что снижение уровня хлорофилла *a* в культуре ЦБ сопровождалось активацией процессов ПОЛ (рис. 29). ГЛ ($1 \cdot 10^{-4}$ моль/л) не вызывал достоверных изменений интенсивности процессов ПОЛ в клетках ЦБ *N. commune*. С ростом концентрации ГЛ ($2.5 \cdot 10^{-4}$ – $5 \cdot 10^{-3}$ моль/л) отмечали существенное накопление

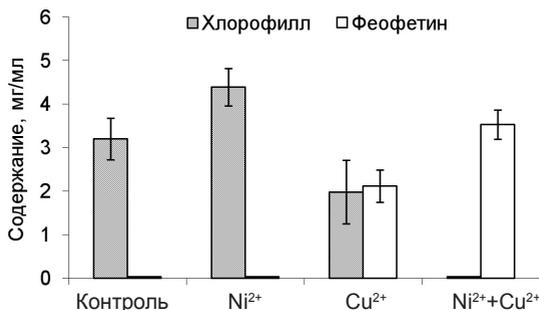


Рис. 28. Влияние ионов Ni^{2+} и Cu^{2+} на содержание хлорофилла и феофитина в БП ЦБ.

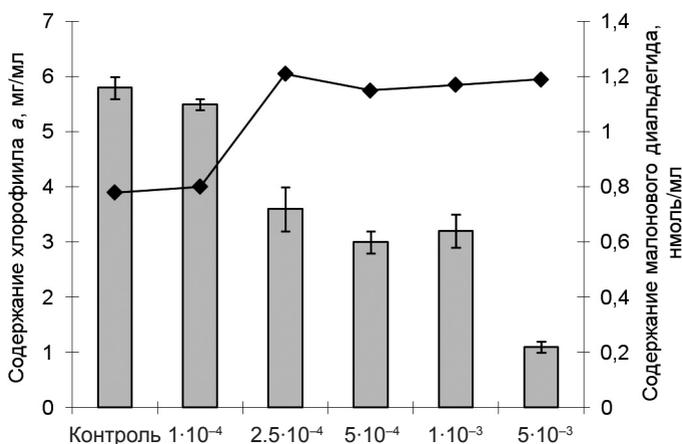


Рис. 29. Содержание хлорофилла *a* и МДА в культуре *Nostoc commune* через сутки после инкубации на растворах глифосата.

в клетках ЦБ продукта ПОЛ – МДА – в среднем 40–50% по сравнению с контролем.

Между активностью процессов ПОЛ и содержанием зеленого пигмента прослеживается тесная отрицательная корреляция ($r = -0.87$). Вероятно, в стрессовых условиях происходит окислительная деградация мембранных липидов и угнетение процессов биосинтеза хлорофилла, как следствие, – снижение содержания хлорофиллов в клетках ЦБ в присутствии МФК.

Таким образом, доказано, что ГЛ инициирует окислительные процессы в клетках ЦБ, что проявляется в снижении содержания хлорофилла *a* в клетках и росте количества МДА. С увеличением концентрации токсиканта отмечали значительное снижение уровня хлорофилла *a* и максимальное накопление продукта ПОЛ – МДА. На основе полученных ответных биохимических реакций ЦБ на действие ГЛ можно сделать вывод об их высокой чувствительности к действию фосфорорганического гербицида, что может быть использовано для разработки методов биотестирования, особенно в условиях загрязнения фосфорорганическими соединениями.

Тяжелые металлы, действуя на цианобактериальные пленки, как и в случае с МФК, изменяют концентрацию хлорофилла *a* и сопутствующего ему феофитина в клетках, что показано в опытах с двумя типами цианобактериальных пленок: ностоковых (с доминированием ГЦ форм) и формидиевых (с доминированием БЦ форм) (Фокина и др., 2015).

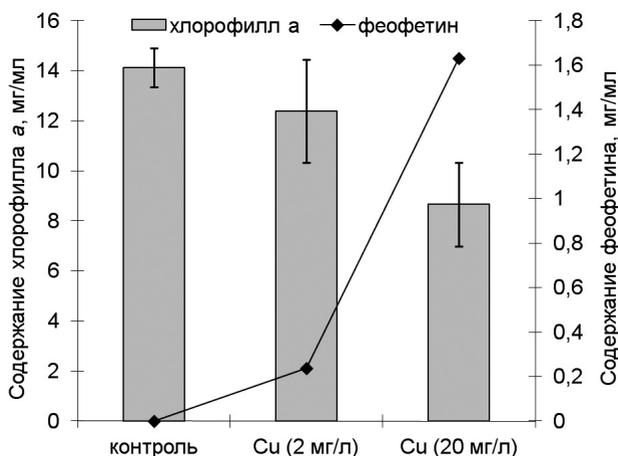


Рис. 30. Влияние ионов Cu^{2+} на содержание хлорофилла *a* и феофитина в БП с доминированием *Nostoc commune*.

Результаты исследования влияния ионов меди на содержание хлорофилла *a* и феофитина представлены на рис. 30. По мере увеличения концентрации меди происходит снижение содержания хлорофилла с одновременным увеличением концентрации феофитина в клетках ЦБС.

Видно, что в ностоковой БП в контрольном варианте (без ТМ) в растворе достаточно высокое содержание хлорофилла *a* и практически отсутствует феофитин, т.е. фотосинтетическая способность ЦБ не нарушена.

Медь вызывала снижение концентрации хлорофилла и возрастание концентрации феофитина и в БП с доминированием ЦБ р. *Phormidium* (рис. 31). Накопление феофитина в культурах ЦБ является свидетельством разрушения хлорофилла *a* под влиянием меди.

Экспериментально показано, что в условиях загрязнения среды ТМ существует тесная взаимосвязь между содержанием хлорофилла в клетках ЦБ и интенсивностью биохемилюминесценции. Биохемилюминесценция (БХЛ) – это вид хемилюминесценции. БХЛ основывается на химических процессах, при которых освобождающаяся энергия выделяется в форме света. Она возникает при многих химических реакциях, например, при рекомбинации свободных радикалов или в реакциях окисления. Молекулами эмиттерами (ответственными за люминесценцию) могут быть многие соединения, в том числе хлорофилл *a* – один из фотосинтетических пигментов и у ЦБ.

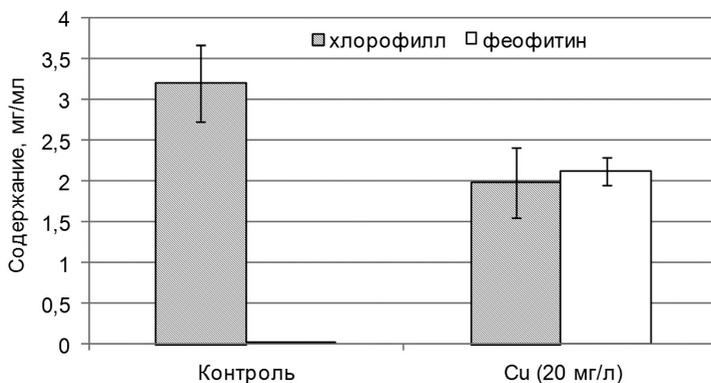


Рис. 31. Влияние ионов меди на содержание хлорофилла *a* и феофитина в БП с доминированием ЦБ рода *Phormidium* (время воздействия – 1 ч).

Интенсивность БХЛ определяли у альгологически чистой культуры ЦБ, и у цианобактериальных БП (Горностаева и др., 2013).

При работе с ЦБ *N. linckia* использовалась двухмесячная культура с титром $1.5 \cdot 10^8$ кл./мл. Токсикантом являлась соль меди (II) ($\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$). Контакт ЦБ с токсикантом продолжался 12 ч.

Результаты опыта показали, что в диапазоне концентраций меди менее 1.0 мг/дм^3 не было обнаружено четкой зависимости интенсивности БХЛ от концентрации ТМ (табл. 43).

Концентрация 0.2 мг/дм^3 оказалась более токсичной, чем более высокие концентрации ионов меди (II). При концентрации 0.4 и 1.0 мг/дм^3 наблюдали усиление БХЛ. Коэффициент корреляции между концентрацией меди и уровнем БХЛ составляет 0.42 . Видимо, в этом диапазоне концентраций хемилюминесценция ЦБ не является индикатором токсичности.

Таблица 43

**Влияние концентрации меди (II)
на биохемилюминесценцию культуры *Nostoc linckia*
(по: Горностаева и др., 2013)**

Концентрации ионов меди (II), мг/дм ³	Без токсиканта, J (мВ)	С токсикантом, J (мВ)
0.1	1869±67	1720±49
0.2		995±5
0.4		2009±14
0.8		1507±13
1.0		2021±36

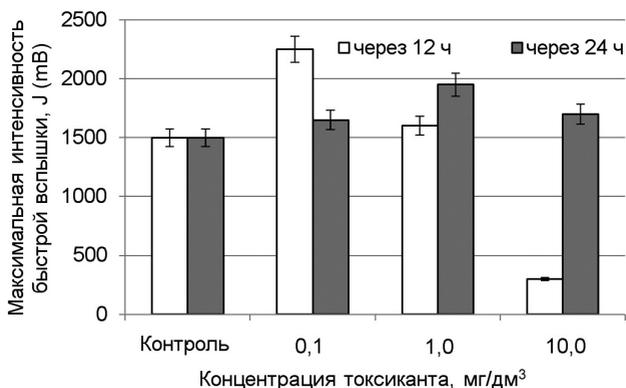


Рис. 32. Влияние продолжительности контакта с токсикантом и его концентрации на БХЛ *Nostoc linckia*.

При более высоких концентрациях ионов меди (0,1, 1,0 и 10,0 мг/дм³) наблюдается существенное снижение свечения клеток ЦБ по мере увеличения концентрации ТМ. В этом случае коэффициент корреляции был равен 0,99 (рис. 32).

Интенсивность БХЛ в БП с доминированием *N. commune* определяли с более высокими концентрациями ионов меди (2,0 и 20,0 мг/дм³), поскольку БП отобраны из местообитания с высокой концентрацией ТМ в почве (Горностаева и др., 2013). Показано, что увеличение концентрации меди приводит к резкому снижению интенсивности свечения и концентрации хлорофилла *a* в клетках ЦБ (табл. 44).

В опытах с БП с доминированием ЦБ р. *Phormidium* изучали действие меди в концентрации 20 мг/дм³ на интенсивность БХЛ при снижении плотности цианобактериальных популяций в среде (Горностаева и др., 2013; Горностаева, 2015). Для этого в контрольном варианте в раствор токсиканта объемом 100 см³ помещали БП

Таблица 44

Влияние ионов Cu²⁺ на интенсивность биогемилюминесценции и содержание хлорофилла *a* в биопленках с доминированием *Nostoc commune*

Концентрация, мг/дм ³	Интенсивность БХЛ, I _{max} (mV)	Содержание хлорофилла <i>a</i> , мг/мл
Контроль	399±25	12.05±0.59
2 Cu	110±11	11.43±1.07
20 Cu	9±2	7.06±0.00

массой 0.0241 г. В дальнейшем цианобактериальную культуру разводили в 2, 4, 8 и 16 раз.

Установлено, что БП с доминированием ЦБ р. *Phormidium* по-разному реагирует на действие испытуемого поллютанта. В контрольных вариантах с уменьшением титра максимальная интенсивность быстрой вспышки снижалась в 1.1, 1.4, 2.7 и 5.9 соответственно (табл. 45). В вариантах с ионами меди также наблюдается уменьшение свечения в 5.6, 4.0, 7.2 и 13.8 раз по мере разбавления культуры ЦБ в 2, 4, 8 и 16 раз соответственно. Однако, наиболее сильное снижение интенсивности БХЛ (20 раз) отмечали при сравнении соответствующих показателей в вариантах без меди и с токсикантом, в первую очередь, в варианте с разбавлением культуры в четыре раза.

Ингибирование БХЛ ионами металлов может быть результатом необратимого присоединения электрона. Такие взаимодействия характерны для ионов меди. Воздействие ионов меди на ферментативную биолюминесцентную систему является результатом воздействия катионов на процессы миграции электронной плотности. Миграция электронной плотности является основой всех элементарных физических и химических процессов.

Таким образом, одним из показателей угнетающего действия токсикантов на популяции ЦБ является снижение интенсивности БХЛ одновременно со снижением концентрации хлорофилла *a*.

При действии токсикантов меняются не только обменные процессы и биохимический состав клеток. Происходит изменение состава метаболитов, выделяемых в ОС в процессе экзосмоса. В ходе исследования определяли влияние ионов ТМ на состав органических веществ в культуральной жидкости цианобактериальных пленок с доминированием р. *Phormidium* (Фокина и др., 2012, 2015; Горностаева, 2015).

Таблица 45

**Влияние разбавления и ионов меди
на интенсивность биохемилюминесценции биопленок
с доминированием цианобактерий рода *Phormidium***

Разбавление культуры ЦБ	J контроль, мВ	J с ионами Cu ²⁺ , мВ	Снижение интенсивности БХЛ, разы
1	2646±40	649±9	4.07
1:2	2408±88	115±14	20.94
1:4	1845±84	163±1	11.32
1:8	986±29	90±9	10.95
1:16	451±25	47±1	11.5

В культуральной жидкости контрольного варианта было обнаружено более 35 различных соединений обширного спектра классов органических соединений. Большинство из них имеют высокую молекулярную массу, более 150: 32% по массовому содержанию приходится на гексадекановую кислоту, 25% на холеста-4,6-диен-3-ол, 13% на октадекановую кислоту.

Известно, что в процессе детоксикации ТМ у клеток ЦБ большую роль играют соединения серы и азота. Поэтому в дальнейшем исследовали влияние Cu^{2+} и Ni^{2+} на массовую долю азотсодержащих и серосодержащих соединений в массе всех органических веществ жидкости (табл. 46).

Уже через сутки экспозиции культуры ЦБ с растворами солей металлов происходит резкое увеличение доли азот- и серосодержащих соединений (табл. 46). В ряду вариантов с токсикантами наблюдается следующая закономерность: чем выше концентрация ионов меди, тем меньше доля серосодержащих веществ. К 14-м суткам вклад серосодержащих соединений значительно уменьшался, а в большинстве вариантов сводился к нулю. Доля азотсодержащих соединений уменьшалась незначительно, а в вариантах с концентрацией Cu^{2+} 20 мг/дм³ и $\text{Ni}^{2+} + \text{Cu}^{2+}$ 20 мг/дм³ существенно возрастала. Это явление можно объяснить следующим образом. При-сутствии ТМ вызывает процессы, способствующие биоразложению

Таблица 46

Влияние Cu^{2+} и Ni^{2+} на массовую долю азотсодержащих и серосодержащих соединений в общей массе всех органических веществ фильтрата (по: Горностаева, 2015)

Вариант*	Группа соединений	Массовая доля, %	
		1 сутки	14 суток
Контроль (вода)	Азотсодержащие	14.8	–
	Серосодержащие	6.7	8.0
2Ni ²⁺	Азотсодержащие	42.0	30.2
	Серосодержащие	33.0	–
2Cu ²⁺	Азотсодержащие	52.5	50.2
	Серосодержащие	20.1	–
2Ni ²⁺ + 2Cu ²⁺	Азотсодержащие	50.3	40.4
	Серосодержащие	18.8	2.0
20Ni ²⁺	Азотсодержащие	13.3	–
	Серосодержащие	13.3	–
20Cu ²⁺	Азотсодержащие	48.8	100
	Серосодержащие	13.9	–
20Ni ²⁺ + 20Cu ²⁺	Азотсодержащие	22.2	74.5
	Серосодержащие	–	–

* По содержанию токсиканта, мг/дм³; прочерк – не обнаружено.

соединений, не содержащих серу и азот или преобразование их в соединения, содержащие указанные элементы, а также экскрецию из клетки веществ, способствующих детоксикации (Гапочка, 1981). Это предположение подтверждают данные табл. 43. Преобразование в соединения, содержащие серу и азот, интенсифицирует процесс утилизации ТМ. Уменьшение серосодержащих соединений на 14-е сутки возможно связано с биоразложением углеводородного радикала и высвобождением соединения металла с кислотным остатком, содержащим серу. Химический анализ показал, что под действием ионов ТМ разнообразие соединений резко уменьшается (табл. 47).

Через сутки резко падает количество углеводов в вариантах, содержащих ионы меди, а аминов возрастает. Почти во всех вариантах с токсикантами увеличивается доля кетонов и уменьшается доля эфиров. В большинстве вариантов появляются фосфор- и серосодержащие соединения. Через две недели экспозиции с токсикантами в культуральной жидкости всех вариантов, подвергшихся воздействию ТМ, не удалось обнаружить углеводороды, кислоты и ангидриды, фосфорсодержащие соединения, однако увеличивалось содержание кетонов и эфиров по сравнению с контролем.

Таблица 47

Влияние Cu^{2+} и Ni^{2+} на вклад определенного типа функциональных групп в сумму функциональных групп смеси органических веществ, %

Основные классы функциональных групп	Вариант (по содержанию токсиканта, мг/дм ³)							
	Контроль	2Ni ⁺²	2Cu ⁺²	2Ni ⁺² + 2Cu ⁺²	20Ni ⁺²	20Cu ⁺²	20Ni ⁺² + 20Cu ⁺²	
Углеводороды	А	14.0	18.0	—	3.2	14.3	1.8	—
	Б	39.1	—	—	—	—	—	—
Спирты	А	7.3	12.6	10.4	6.2	23.8	10.8	16.7
	Б	12.3	12.5	11.0	18.0	—	—	23.8
Кетоны	А	7.3	27	16.9	12.8	4.7	24.3	16.7
	Б	—	—	33.0	18.0	50.0	20	48.0
Ангидриды и кислоты	А	7.3	1.8	1.6	3.2	10.5	1.8	8.3
	Б	16.4	—	—	—	—	—	—
Эфиры	А	48.8	23.4	14.3	19.2	23.5	6.3	37.5
	Б	20.5	62.5	11.0	36.0	50.0	60.0	—
Амины	А	14.6	12.6	40.5	33.2	9.5	39.6	20.8
	Б	—	25	44	10.2	—	20.0	28.6
Серосодержащие	А	0.4	—	13.3	16.0	14.3	8.1	—
	Б	8.6	—	—	18.0	—	—	—
Фосфорсодержащие	А	—	2.6	3.2	—	1.8	—	—
	Б	—	—	—	—	—	—	—

Примечание. Прочерк – не обнаружено; А – через сутки, Б – через 14 суток.

Разнообразие соединений в фильтрате снижается в ряду: контрольный вариант → 24-часовая экспозиция → двухнедельная экспозиция.

Таким образом, в ходе исследования выявлено, что ТМ существенно влияют на состав органических соединений в культуральной жидкости, следовательно, и на биохимические процессы в клетках. Возрастание доли серосодержащих и азотсодержащих соединений в первые сутки экспозиции с токсикантами может служить индикационным признаком на присутствие ионов ТМ.

Итак, изучение физиолого-биохимического отклика микробных клеток на действие токсикантов выявило, что в процессе взаимодействия соединений, техногенно привносимых в ОС, в клетках МО возникают изменения на уровне ферментативных реакций, активности фотосинтеза и БХЛ, а также существенно меняется состав экзометаболитов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Почвенные МО в процессе своей жизнедеятельности постоянно испытывают воздействие природных и антропогенных факторов. В зависимости от систематической принадлежности они по-разному реагируют на стрессовые ситуации в почве, что позволяет использовать их в биодиагностике ее состояния, оценивая уровень токсичности тех или иных поллютантов.

В ходе многолетних исследований, проводимых авторами данной монографии, изучались особенности развития в загрязненных средах таких групп МО, как водоросли, ЦБ, актиномицеты, микромицеты, а также многовидовых микробных комплексов, развивающихся в почвах антропогенно преобразованных территорий подзоны южной тайги европейской части России. Установлено, что под влиянием разнообразных антропогенных факторов в первую очередь происходит упрощение видовой структуры данных микробных комплексов. Причины, по которым происходит снижение видового разнообразия фототрофных и гетеротрофных микробных группировок и смена доминирующих форм, обусловлены химической и физической деградацией почвы, что приводит к коренной смене условий местообитания МО.

Изучение альго-цианобактериальных почвенных комплексов, расположенных в зоне действия промышленных предприятий, в агроценозах, на урбанизированных территориях показало, что данные сообщества проявляют высокую устойчивость к антропогенному загрязнению почвы. Установлено, что длительное воздействие поллютантов приводит к определенной стабилизации альгоценозов по таксономическому составу. Это проявляется на уровне видового обилия водорослей и ЦБ, своеобразия экологической структуры, представленной жизненными формами, количественного обилия фототрофов. При техногенном загрязнении почвы происходит изменение структуры фототрофных микробных сообществ под влиянием поллютантов. Устойчивыми к различным формам техногенного загрязнения являются *Phormidium autumnale*, *Leptolyngbia boryana*, *Calothrix elenkini*, *Trichromus variabilis*, *Cylindrospermum muscicola*, виды рода *Nostoc*. Широкое распространение в почвах ЦБ и их вы-

живание в загрязненных средах делает эти организмы перспективными объектами в разработке методов биотестирования. При интенсивном загрязнении почвы такими поллютантами, как свинец, медь, мышьяк, метилфосфоновая кислота, пиррофосфат натрия, азид натрия в альго-цианобактериальном комплексе происходит перераспределение таксонов в пользу *Cyanobacteria* (эффект цианофитизации).

Важнейшей группой почвенной биоты являются микроскопические грибы. К настоящему времени накоплен богатый фактический материал, который дает представление о характере изменений в сообществах почвенных микромицетов, обусловленных различными по виду и интенсивности антропогенными воздействиями. В частности, при рассмотрении возможного влияния городской инфраструктуры на распространение потенциально патогенных и аллергенных видов в городских почвах можно отметить связь между содержанием ТМ в почвах придорожных экотопов и накоплением в них пропагул оппортунистических грибов. Из 23 видов условно патогенных микромицетов, выделенных из образцов, отобранных на газонах вдоль оживленных трасс г. Кирова, 18 видов были изолированы из почв с повышенным содержанием подвижных форм свинца, 15 видов – с повышенным содержанием свинца, меди и цинка. В целом, долевое участие грибов, имеющих то или иное медицинское значение, увеличивалось в урбаногемах по сравнению с фоновыми зональными почвами более чем в два раза. Очевидно, что наличие в почвах города подвижных форм ТМ способствует повышению относительного обилия в сообществе микромицетов оппортунистических видов.

Накопление в городской среде оппортунистических видов грибов приводит к возрастанию дерматомикозов у домашних животных, выгул которых осуществляется в условиях города. Большая доля заболеваний кожно-волосного покрова, с которыми хозяева домашних собак и кошек обращались в ветеринарные клиники города, была обусловлена не настоящими дерматофитами, а потенциально патогенными грибами из родов *Aspergillus*, *Alternaria*, *Cladosporium*, *Paecilomyces*.

В результате анализа клинического материала (шерсть, чешуйки кожи) у 90% собак с воспалением кожи и поражением волосного покрова были выделены потенциально патогенные микромицеты. При микроскопировании образцов наблюдали развитие мицелия и образование конидий непосредственно на волосе вблизи волосной сумки и на чешуйках кожи. Патокомплекс мицелиальных микромицетов, выявленный при посеве клинического матери-

ала, был представлен видами *Alternaria alternata*, *Cladosporium herbarum*, *Aspergillus flavus*, *A. fumigates*, *A. niger*, *A. glaucus*, *Acremonium* sp., *Fusarium oxysporum*, а также дрожжами из родов *Candida*, *Cryptococcus*, *Trichosporon*. Наиболее часто из клинического материала высеивались *Alternaria alternata*, *Cladosporium herbarum* и дрожжи родов *Candida*, *Cryptococcus*. Практически у 95% обследованных животных при поражениях кожного и волосяного покрова, а также при раневых инфекциях обнаруживался вид *A. alternate* и различные виды аспергиллов.

Для некоторых оппортунистических грибов наблюдалась сезонность – в осенний период наиболее часто высеивались *A. alternate* и *C. herbarum*, в зимний – представители рода *Aspergillus*. Этот феномен можно объяснить следующим образом. Виды *Cladosporium* и *Alternaria* широко распространены в наземных биогеоценозах и встречаются на многих видах растений, в почве и подстилках. Осенью в связи с отмиранием вегетативной массы растений их численность в почве резко возрастает, что создает условия для контаминации животных во время прогулки на свежем воздухе. В зимний период, напротив, основным источником контаминации служит домашняя пыль, в которой могут накапливаться споры аспергиллов.

Изучение грибных комплексов показало, что изменения в таксономической и функциональной структуре почвенной микробиоты, вызываемые различными видами хозяйственной деятельности человека, проявляются главным образом в накоплении несвойственных зональным типам почв токсигенных, аллергенных и патогенных видов микроскопических грибов в почвах селитебных территорий, вблизи крупных промышленных предприятий и оживленных транспортных магистралей, а также в почвах, интенсивно используемых в сельском хозяйстве.

Неотъемлемым компонентом МС почвы являются актиномицеты (актинобактерии). На основе данных о кинетике роста представителей рода *Streptomyces* в присутствии ионов свинца, цинка и меди показаны различия в функциональной структуре комплексов почвенных стрептомицетов из экотопов с различной степенью загрязнения ТМ. Доказаны перспективы использования данной группы бактерий в биоремедиационном отношении. Это определяется, например, такими их возможностями, как биосорбция ТМ. Так, показана способность стрептомицетов *Streptomyces aureofaciens* и *S. bacillaris* при выращивании в жидкой среде с добавлением 9 мг/л Pb^{2+} извлекать до 99% свинца из раствора. При этом рост мицелиальной массы стрептомицетов в жидкой среде с добавлением свинца различался по интенсивности в зависимости от места выделения культур.

Накопление биомассы изолятами из почв с повышенным и умеренным загрязнением ТМ было меньше, чем в контроле, в среднем на 20.1 и 6.5% соответственно.

Поглощение токсичных ионов внутрь клетки актиномицетов и выделение хелатирующих компонентов наружу имеет исключительное значение для изменения локальных условий. Рост и развитие стрептомицетов оказывают позитивное воздействие в загрязненных почвах, снижая биодоступность металлов. Выявленные особенности почвенных стрептомицетов представляют интерес в первую очередь в связи с проблемой биоремедиации загрязненных ТМ сред и объектов, а также в связи с созданием биосенсорных систем для обнаружения металлов.

Высокую устойчивость проявляли актиномицеты и к такому токсиканту, как мышьяк. В модельных опытах реакция исследованных культур стрептомицетов на мышьяк определялась как концентрацией токсиканта, так и продолжительностью его воздействия на вегетативные клетки и споры. В малых концентрациях ($1 \cdot 10^{-2}$ моль/л) и на первых этапах (до 7–14 суток) моделируемого воздействия мышьяк стимулировал у стрептомицетов интенсивность прорастания спор, накопление биомассы, радиальную скорость роста и продукцию антифунгальных метаболитов. В концентрациях выше $1 \cdot 10^{-1}$ моль/л и при продолжительности воздействия более 7–14 суток мышьяк вызывал противоположные эффекты. Также имело значение, какая почва (фоновая или импактная) служила источником для выделения культуры стрептомицета. Штаммы, выделенные из импактной почвы, характеризовались по сравнению со штаммами, изолированными из фоновых почв, большей устойчивостью к токсиканту.

Особым случаем существования МС являются БП. Они классифицируются как пространственно и метаболически структурированные сообщества МО, расположенные на границе раздела фаз. В БП возможна коммуникация между про- и эукариотными организмами. Элементом структуры подобных БП выступает межклеточный матрикс, играющий роль интегрирующего компонента в обеспечении жизнеспособности и нормального функционирования популяций, представляющих собой полиморфные многоклеточные системы. Возникновение БП на границе раздела почва–воздух связано с массовым размножением водорослей и ЦБ, формирующих мультивидовые сообщества, в которых эдификаторами становятся фототрофы, связанные друг с другом и с партнерами других трофических уровней (сапротрофными бактериями и грибами).

Внутрипочвенный микробный пул является матричной основой для массового размножения на поверхности почвы водорослей и ЦБ до состояния «цветения» (не отделяемого от субстрата) или корочек (легко отделяемых от субстрата). Формирование БП проходит через ряд стадий альго-цианобактериальной сукцессии, включающей сопряженное развитие популяций – дифференциацию экониш – усиление роли ведущего доминанта. Структура и количественные характеристики БП в наземных экосистемах определяются триадой взаимодействующих механизмов: саморегуляцией, обусловленной изменением характера связей между фототрофными партнерами, трофической активностью почвенных беспозвоночных и контролем через физико-химические факторы, в первую очередь, через приток биогенов или поллютантов.

В результате конкурентных взаимоотношений, обостряющихся при дополнительном обогащении почвы минеральными элементами, возникает континуум наземных фототрофных МС, на одном конце которого – сообщества, полностью насыщенные видами, встречающимися в данной почве (полная реализация видового пула). В них происходят жестко контролируемые биотические взаимодействия видов. На другом конце континуума – сообщества нестабильные, не насыщенные видами, контролируемые в первую очередь не биотическими факторами, а изменением внешних условий, прежде всего, уровнем дополнительных биогенных элементов.

Особый случай развития наземных БП связан с ЦБ *N. commune*, видом-космополитом, повсеместно распространенным в почвах нашей планеты. Данный вид характеризуется ярко выраженной ксероморфностью, выдерживает сильную инсоляцию и длительное высушивание. В природе для *N. commune* характерны массовые разрастания в виде пленок и корочек на участках почвы, свободных от высших растений. При этом образуются многовидовые комплексы, эдификатором которых и является *N. commune*.

Как правило, в их состав, помимо *N. commune*, входят другие ЦБ, водоросли, микромицеты, сапротрофные бактерии. Эти БП как длительно существующие МС характеризуются не только определенным складом трофических и аллелопатических взаимодействий между партнерами, но и четким протеканием сезонных и аутогенных сукцессий в стабильных условиях среды. При изменении климатических факторов те или иные стадии сукцессии могут растягиваться или сокращаться, но без существенных изменений видового состава фототрофов.

Показано, что изменения экотопа, связанные с действием поступающих извне минеральных и органических поллютантов, при-

водят к кардинальной перестройке структуры сообщества БП. Так, под влиянием солей ТМ, мышьяка, хлорида натрия, азидов, пирифосфатов и МФК происходит резкое сокращение видового обилия водорослей и ЦБ, снижается плотность их клеток. Доминирующая роль от *N. commune* и других ГЦ ЦБ постепенно переходит к БГЦ видам ЦБ, в первую очередь, к формициумам. Снижается также численность азотфиксирующих гетеротрофных бактерий. Существенно увеличивается вклад в структуру БП микромицетов, особенно их меланизированных форм (до 98–99%).

Искусственное разрушение БП *N. commune* с последующей инокуляцией гомогената в почву приводит к сравнительно быстрой самосборке сообщества с восстановлением видовой и групповой его структуры.

При анализе состояния микробоценозов, подвергающихся действию токсикантов, как правило, сравнивают их статус с характеристиками микробных комплексов почв фоновых территорий. В развитии почвенных альгоценозов умеренной зоны выявлены определенные закономерности.

1. Полночленное фототрофное МС в почвах фоновых территорий в конце вегетационного сезона включает представителей таких отделов водорослей, как зеленые, желтозеленые, эустигматовые и диатомовые, а также ЦБ.

2. Сезонные сукцессии альгофлоры в почве и на ее поверхности при «цветении» проходят последовательно через смену доминирующих группировок. Пионерная стадия характеризуется паритетным представительством одноклеточных водорослей – зеленых, желтозеленых, эустигматовых и диатомовых (апрель–май). Затем начинается развитие нитчатых зеленых и желтозеленых водорослей (конец мая–июнь). Позднее появляются БГЦ ЦБ (конец июня–июль) и завершение сукцессии связано с размножением ГЦ ЦБ. Таким образом, в течение сезона происходит полная реализация видового и группового потенциала водорослей и ЦБ.

3. На каждом этапе сезонной сукцессии доминируют определенные виды водорослей и ЦБ, характерные для данного типа почвы и конкретной экосистемы.

4. Структура и количественные параметры альгоценозов определяются взаимодействием таких факторов, как активность альгофагов, климатические условия и поток биогенных элементов.

Действие поллютантов приводит к определенным отклонениям в развитии альго-циано-бактериальных комплексов. Это можно использовать в качестве биоиндикационных признаков. При проведении качественного и количественного анализа почвенных фото-

трофных микробных комплексов показано, что и при загрязнении почвы пестицидами продолжается активная вегетация почвенной микрофлоры. Происходит стабилизация альгоценозов на определенном уровне видового и количественного обилия. Наиболее динамичными показателями, как и в альгоценозах почв фоновых территорий, являются показатели численности и биомассы водорослевых клеток. Плотность фототрофных популяций в исследуемых почвах достаточно велика, колеблется в широких пределах – от 500 до 2500 тыс. кл./г, с показателями биомассы от 95 до 1500 кг/га, что сопоставимо с альгоценозами незагрязненных почв. Видовое разнообразие при наличии комплексного загрязнения почвы остается, как правило, высоким. Однако при монотонном загрязнении почвы, связанном с поступлением в нее какого-то одного токсиканта в возрастающих концентрациях, происходит очень резкое снижение видового обилия с монофикацией альгосообществ на уровне немногих, наиболее резистентных видов. Техногенное загрязнение почвы приводит к цианофитизации фототрофных комплексов, причем численность этой группы фототрофов в структуре популяций может достигать более 80%.

Из БГЦ ЦБ явное доминирование принадлежит представителям р. *Phormidium* (*Ph. autumnale*, *Ph. uncinatum*, *Ph. formosum*). Среди азотфиксирующих ЦБ толерантными к поллютантам в изученных экосистемах являются представители р. *Nostoc* (*N. commune*, *N. linckia*, *N. muscorum*, *N. punctiforme*).

Важным признаком патологии фототрофных микробных комплексов является нарушение хода альгосукцессий. Это проявляется в монотонности группового состава альгоценозов в течение всего вегетационного сезона без смены лидирующих группировок, ускорении или замедлении появления отдельных стадий, выпадении из состава фототрофных комплексов целых отделов.

Другим характерным признаком загрязненных почв является состояние микоценозов. Анализ структуры популяций микромицетов показывает, что в загрязненных почвах преобладают грибы с темноокрашенным мицелием при уровне меланизации микоценозов 61.4–95.7%.

Изучение физиолого-биохимического отклика альгологически чистых культур ЦБ и БП с их доминированием показывает, что на стрессовые воздействия данные группы МО отвечают резким снижением дегидрогеназной и усилением каталазной активности. Под влиянием поллютантов возрастает интенсивность перекисного окисления липидов у ЦБ, что сопровождается накоплением в культуре ЦБ малонового диальдегида. Снижение концентрации хлорофил-

ла *a* с параллельным увеличением продукта его деградации (феофитина) при воздействии на культуры ЦБ различных поллютантов свидетельствует о снижении интенсивности фотосинтеза. Биохимическая люминесценция и уровень ее активности – еще один признак, который можно учитывать при определении силы антропогенного воздействия на клетки ЦБ.

При действии токсикантов меняются не только обменные процессы и биохимический состав клеток, но и происходит изменение состава метаболитов, выделяемых в культуральную жидкость в процессе экзосмоса цианобактериальными пленками с доминированием р. *Phormidium*.

При экспозиции БП с солями меди и никеля в составе метаболитов увеличивалась доля азот- и серосодержащих соединений. Изменения массовой доли азот- и серосодержащих соединений в массе всех органических веществ культуральной жидкости может служить одним из биоиндикационных признаков.

Результаты изучения особенностей физиолого-биохимических процессов, возникающих под воздействием поллютантов у ЦБ, позволяют использовать данную группу МО не только при выявлении адаптационных механизмов, направленных на их выживание в загрязненной среде, но и использовать в качестве биотестов при определении уровня токсичности среды.

Таким образом, в результате проведенных многолетних исследований устойчивости различных групп почвенных МО была доказана их возможность использования не только в качестве тест-организмов и организмов-индикаторов, но и в качестве биоремедиационных агентов почв, загрязненных такими поллютантами, как ионы ТМ, мышьяк, пестициды.

ЛИТЕРАТУРА

Агаева А.А. Влияние кислотности и растворимого алюминия на развитие штаммов рода *Nocardia*, выделенных из Баилловских нефтезагрязненных почв // Успехи современного естествознания. 2010. № 4. С. 9–12.

Акименко Ю.В., Казеев К.Ш., Колесников С.И. Влияние антибиотиков (бензилпенициллина, фармазина, нистатина) на биологические свойства чернозема обыкновенного // Почвоведение. 2014. № 9. С. 1095–1101. doi: 10.7868/S0032180X14070028.

Александрова Л.Н. О механизме образования гумусовых веществ и процессах превращения их в почве // Гумус и биологическая аккумуляция элементов в почве. Зап. ЛСХИ. 1966. Т. 105. Вып. 1. С. 3–18.

Александрова Л.Н. Органическое вещество почвы и процессы его трансформации. Л.: Наука, 1980. 288 с.

Алексеев А.А. Подвижность цинка и кадмия в почвах: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. М., 1979. 24 с.

Алексеев Ю.В. Тяжелые металлы в почвах и растениях. М., 1987. 140 с.

Ананьева Н.Д. Микробиологические аспекты самоочищения и устойчивости почв. М.: Наука, 2003. 223 с.

Ананьева Н.Д., Демкина Т.С., Стин У.Ч. Устойчивость микробных сообществ почв при внесении пестицидов // Почвоведение. 1997. № 1. С. 69–74.

Ананьева Н.Д., Полянская Л.М., Сусьян Е.А., Васенкина И.В., Вирт С., Звягинцев Д.Г. Сравнительная оценка микробной биомассы почв, определяемой методами прямого микроскопирования и субстрат-индуцированного дыхания // Микробиология. 2008. Т. 77. № 3. С. 404–412.

Андронов Е.Е., Петрова С.Н., Чижевская Е.П., Коростик Е.В., Ахтемова Г.А., Пинаев А.Г. Влияние генетически модифицированного штамма *Sinorhizobium meliloti* АСН-5 на структуру почвенного сообщества микроорганизмов // Микробиология. 2009. Т. 78. № 4. С. 1–10.

Аравийский Р.А., Климко Н.Н., Васильев Н.В. Диагностика микозов. СПб.: СПбМАПО, 2004. 186 с.

Артамонова В.С., Бортникова С.Б., Ившина И.Б., Каменских Т.Н., Смирнова Н.В., Шапорина Н.А. Микробные комплексы почв урбанизированных территорий // Сибирский экологический журнал. 2007. № 5. С. 797–808.

Ахмед А.И. Токсическое действие соединений фенола на *Anabaena cylindrica* Lemm. и *Nostoc muscorum* Ag. в экспериментах с использованием хемостата // Альгология. 1999. Т. 9. № 4. С. 41–47.

Ашихмина Т.Я., Кондакова Л.В., Домрачева Л.И., Огородникова С.Ю. Метилфосфоновая кислота как регулятор биологических процессов в экологических системах: действие на микроорганизмы, ферментативную активность и высшие растения // Теоретическая и прикладная экология. 2007. № 2. С. 78–87. doi: 10.25750/1995-4301-2007-2-078-87.

Бабьева И.П., Левин С.В., Решетова И.С. Изменение численности микроорганизмов в почвах при загрязнении тяжелыми металлами // Тяжелые металлы в окружающей среде. М., 1980. С. 115–120.

Байрамова Л.С. Водоросли субтропических почв Азербайджана: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Баку: АН АзССР, 1965. 24 с.

Балезина Л.С. Влияние удобрений и гербицидов на развитие почвенных водорослей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Горький: ГСХИ, 1970. 21 с.

Бансал Р.Л. Содержание цинка в почве и транслокация его в растения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1982. 21 с.

Баулина О.И., Лобакова Е.С. Необычные клеточные формы с гиперпродукцией экстрацеллюлярных веществ в популяциях цианобактерий // Микробиология. 2003. Т. 72. № 6. С. 792–805.

Бежелева А.В. Сравнительный анализ применимости сорбентов для устранения нефтеразливов на грунте // Молодежь и наука: Сб. материалов VII Всерос. науч.-технической конф. студентов, аспирантов и молодых ученых. 2011.

Бекасова О.Д., Никандров В.В. Взаимодействие цианобактерий с тяжелыми металлами // Автотрофные микроорганизмы: Материалы междунар. науч. конф., посвященной 75-летию со дня рождения академика Е.Н. Кондратьевой. М., 2000. С. 19–20.

Бекасова О.Д., Никандров В.В. Минерализация *Nostoc muscorum* Ag. (Cyanophyta) в процессе аккумуляции кадмия, титана и алюминия // Альгология. 1999. Т. 9. № 2. С. 13.

Бекасова О.Д., Орлеанский В.К., Никандров В.В. Образование кристаллитов сульфида кадмия и металлического кадмия на по-

верхности цианобактерии *Nostoc muscorum* // Физиол. раст. 2000. Т. 47. № 2. С. 263–271.

Белимов А.А., Тихонович И.А. Микробиологические аспекты устойчивости и аккумуляции тяжелых металлов у растений // Сельскохозяйственная биология. 2011. № 3. С. 10–15.

Беломесяцева Д.Б., Шабашева Т.Г. Особенности видового состава почвенных микромицетов в хвойных лесах Минской возвышенности // Микология и фитопатология. 2004. Т. 38. Вып. 6. С. 1–7.

Белоусова Е.А., Мальцева Л.Г., Осипова Г.М., Загребин К.В. Мониторинг качества почв в Кировской области // Обращение с отходами: проблемы и пути их решения: Материалы межрегион. науч.-практ. конф. Киров: Обл. науч. б-ка им. А.И. Герцена, 2012. С. 13–17.

Березин Г.И. Комплексная оценка воздействия пестицидов разных поколений на микробные комплексы почв // Водоросли и цианобактерии в природных и сельскохозяйственных экосистемах. Киров, 2015. С. 54–60.

Березин Г.И., Домрачева Л.И., Помелов А.В. Пестициды как фактор регулирования развития водорослей в почве // Экология родного края: проблемы и пути их решения: Материалы Всерос. молодежной науч.-практ. конф. Киров, 2011. С. 152–154.

Березин Г.И., Елькина Т.С., Гайфутдинова А.Р., Старкова Д.Л., Домрачева Л.И. Влияние гербицидов на развитие альго-микологических комплексов под культурой лядвенца рогатого // Адаптационные реакции живых систем на стрессорные воздействия: Материалы Всерос. молодежной конф. Киров: ООО «Лобань», 2012. С. 92–95.

Березин Г.И., Кондакова Л.В., Домрачева Л.И., Дабах Е.В. Особенности микробных группировок почв в районе Кильмезского полигона захоронения ядохимикатов (Кировская область) // Принципы экологии. 2016. Т. 5. № 2. С. 4–15. doi: 10.15393/jl.art.2016.4882.

Берсенева О.А., Саловарова В.П., Приставка А.А. Почвенные микромицеты основных природных зон // Известия Иркутского государственного университета. Сер. «Биология. Экология». 2008. Т. 1. № 1. С. 3–9.

Билай В.И., Коваль Э.З. Рост грибов на углеводородах нефти. Киев: Наукова думка, 1980. 254 с.

Благодатский С.А., Благодатская Е.В., Розанова Л.Н. Кинетика и стратегия роста микроорганизмов в черноземной почве после длительного применения различных систем удобрений // Микробиология. 1994. Т. 63. Вып. 2. С. 298–307.

Богатырев Л.Г., Семенюк О.В. Некоторые аспекты устойчивости лесных почв к химическому загрязнению // Вестник Московского университета. Серия 17: Почвоведение. 1996. № 2. С. 18–26.

Божков А.И., Могиланская С.М. Адаптация *Dunaliella viridis* Теод. к различным концентрациям сернокислой меди. Роль системы экскреции ионов меди в среду // Альгология. 1996. Т. 6. № 2. С. 122–132.

Борецкая М.А., Юмына Ю.М., Коптева Ж.П., Занина В.П., Коптева А.Е., Остапчук А.Н., Козлова И.А. Особенности экзополимерного комплекса биопленки коррозионно-активных бактерий // Автотрофные микроорганизмы: Материалы Всерос. симпозиума с междунар. участием. М.: МАКС Пресс, 2010. С. 24.

Боровой М.В., Добрынин Н.Д., Абеленцев В.И. Видовой состав и биоэкологические особенности патогенных комплексов в агроценозах озимой пшеницы при разных способах обработки почвы // Достижения науки и техники АПК. 2011. № 4. С. 19–21.

Брянская А.В., Намсараев З.Б., Калашникова О.М., Бархутова Д.Д., Намсараев Б.Б., Горленко В.М. Биогеохимические процессы в альгобактериальных матах щелочного термального Уринского источника // Микробиология. 2006. Т. 75. № 5. С. 702–712.

Булавко Г.И., Наплекова Н.Н. Влияние свинца на микрофлору дерново-подзолистой почвы и чернозема выщелоченного // Изв. СО АН СССР. Сер. Биол. 1984. № 18/3. С. 36–39.

Бурукаева А.Д., Русанов А.М., Лантух В.П. Роль микроорганизмов в очистке сточных вод от тяжелых металлов. Оренбург, 1999. 53 с.

Бусыгина Е.А. Численность и состав почвенных водорослей в зависимости от водного режима торфяников // Закономерности развития почвенных микроорганизмов. Л., 1975. С. 52–59.

Бызов Б.А., Гузев В.С., Паников Н.С., Палеева М.В., Селипанов Д.Л., Вайда Й., Зенова Г.М., Лебедева Г.Ф. Микробиологические аспекты загрязнения почв пестицидами // Микроорганизмы и охрана почв. М.: Изд-во МГУ, 1989. С. 86–128.

Валагурова Е.В., Козырицкая В.Е., Иутинская Г.А. Актиномицеты рода *Streptomyces*. Описание видов и компьютерная программа их идентификации / Отв. ред. В.В. Смирнов. Киев: Наукова думка, 2003. 645 с.

Вальков В.Ф., Колесников С.И., Казеев К.Ш., Тащивев С.С. Влияние загрязнения тяжелыми металлами на микроскопические грибы и *Azotobacter* чернозема обыкновенного // Экология. 1997. № 5. С. 388–390.

Великанов Л.Л., Сидорова И.И. Роль грибов в формировании мико- и микробиоты почв естественных биоценозов // Труды Звенигородской биологической станции. М.: Изд-во МГУ, 2001. Т. 3. С. 61–72.

Веселаго И.А., Гапочка Л.Д., Левина М.З. Системно-функциональный анализ адаптивных возможностей популяции водорослей в условиях токсического воздействия // Вест. Московского университета. Серия 16. Биология. 1987. № 1. С. 61–65.

Виноградова Ю.А., Лаптева Е.М., Перминова Е.М., Анисимов С.С., Новаковский А.Б. Микробные сообщества подзолистых почв на вырубках среднетаежных еловых лесов // Известия Самарского НЦ РАН. 2014. Т. 16. № 5. С. 74–80.

Виноградский С.Н. Микробиология почвы. Проблемы и методы. Пятьдесят лет исследований. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 792 с.

Винокуров В.А., Василев Р.Г. Использование биодеструкторов для очистки территорий от нефти и нефтепродуктов: обзор // Вестник биотехнологии и физико-химической биологии им. Ю.А. Овчинникова. 2013. Т. 9. № 1. С. 51–57.

Водяницкий Ю.Н. Тяжелые металлы и металлоиды в почвах. М.: Почвенный ин-т им. В.В. Докучаева РАСХН, 2008. 164 с.

Водяницкий Ю.Н. Экотоксикологическая оценка опасности тяжелых металлов и металлоидов в почве // Агрехимия. 2012. № 2. С. 75–84.

Водяницкий Ю.Н., Добровольский В.В. Железистые минералы и тяжелые металлы в почвах. М., 1998. 216 с.

Волошко Л.Н., Гаврилова О.В. Чувствительность *Synechocystis aquatilis* Sauv. (Cyanophyta) к ионам цинка // Альгология. 1992. Т. 2. № 1. С. 77–80.

Волошко Л.Н., Титова Н.Н., Громов Б.В. Влияние ионов тяжелых металлов на движение клеток *Ochromonas ovalis* Dofl. (Chrysophyta) // Альгология. 1996. Т. 6. № 3. С. 242–249.

Воробьева Л.И., Ходжаев Е.Ю., Воробьева Н.В. Протекторное и реактивирующее действие белковых экзометаболитов на клетки, инактивированные стрессовыми факторами // Современные проблемы физиологии, экологии и биотехнологии микроорганизмов: Материалы Всерос. симпозиума с междунар. участием. М.: МАКС Пресс, 2009. С. 42.

Воронин Л.В., Колесникова И.Я. Влияние гербицидов и удобрений на микобиоту пахотной дерново-подзолистой почвы // Ярославский педагогический вестник. 2013. № 4. Т. III (Естественные науки). С. 155–160.

Выборов С.Г., Павелко А.И., Щукин В.Н., Яновская Э.В. Оценка степени опасности загрязнения почв по комплексному показателю нарушенного геохимического поля // Современные проблемы загрязнения почв. Междунар. науч. конф. М., 2004. С. 195–197.

Гайсина Л.А., Фазлутдинова А.И., Кабилов Р.Р. Популяционная альгология. Уфа: Гилем, 2008. 152 с.

Гапочка Л.Д. Об адаптации водорослей. М.: Изд-во МГУ, 1981. 80 с.

Гапочка Л.Д. Популяционные аспекты устойчивости цианобактерий и микроводорослей к токсическому фактору: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1999. 64 с.

Гарибова Л.В., Лекомцева С.Н. Морфология и систематика грибов и грибоподобных организмов. М.: ТНИ КМК, 2005. 220 с.

Герасименко В.Г. Тяжелые металлы в сельскохозяйственных растениях фоновых зон лесостепи УССР // Тяжелые металлы в окружающей среде. М., 1980. С. 98–103.

Герасименко Л.М. Актуалистическая палеонтология цианобактериальных сообществ: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2002. 70 с.

Гецен М.В. Водоросли в экосистемах Крайнего Севера (на примере Большеземельской тундры). Л.: Наука, 1985. 165 с.

Гецен М.В., Стенина А.С., Патова Е.Н. Альгофлора Большеземельской тундры в условиях антропогенного воздействия. Екатеринбург: УИФ «Наука», 1994. 148 с.

Глазко В.И., Глазко Т.Т., Иутинская Г.А., Ямборко Н.И. Изменение ферментных спектров почвенных микроорганизмов *Micrococcus luteus* ССМ248 и *Stenotrophomonas maltophilia* УКМ-257 под влиянием некоторых пестицидов // Докл. РАСХН. 2006. № 3. С. 27–31.

Глазовская М.А. Геохимия природных и техногенных ландшафтов СССР. М., 1988. 328 с.

Глуховский А.Б., Мартыненко В.М. Содержание, фитотоксичность и баланс тяжелых металлов в черноземах Кубани // Почвенно-экологическая оценка земельного фонда Краснодарского края и пути оптимизации плодородия почв. Краснодар, 1997. С. 40–53.

Головлев Е.Л. Другое состояние неспорулирующих бактерий // Микробиология. 1998. Т. 67. № 6. С. 725–735.

Головченко А.В., Полянская Л.М. Влияние нефти на численность, биомассу и жизнеспособность грибов в верховых торфяниках // Микробиология. 2001. Т. 70. № 1. С. 111–117.

Головченко А.В., Полянская Л.М. Особенности годовой динамики микроорганизмов в почвах южной тайги // Почвоведение. 2000. № 4. С. 471–477.

Головченко А.В., Полянская Л.М., Добровольская Т.Г., Васильева Л.В., Чернов И.Ю., Звягинцев Д.Г. Особенности пространственного распределения и структуры микробного комплекса болотно-лесных экосистем // Почвоведение. 1993. № 10. С. 78–89.

Голтвянский А.В. Биоаккумуляция ионов металлов клетками *Dunaliella viridis* Teod. (Chlorophyta) // Альгология. 1999. Т. 9. № 2. С. 33.

Горбатов В.С. Устойчивость и трансформация оксидов тяжелых металлов (Zn, Pb, Cd) в почвах // Почвоведение. 1988. № 1. С. 35–43.

Горбатов В.С., Обухов А.И. Динамика трансформации малорастворимых соединений цинка, свинца, кадмия в почвах // Почвоведение. 1989. № 6. С. 129–133.

Горбунова Е.В., Терехова В.А. Тяжелые металлы как фактор стресса для грибов: проявление их действия на клеточном и организменном уровнях // Микология и фитопатология. 1995. Т. 29. № 4. С. 63–69.

Горленко М.В., Кожевин П.А. Мультисубстратное тестирование природных микробных сообществ. М.: МАКС Пресс, 2005. 88 с.

Горностаева Е.А. Влияние ионов меди и никеля на почвенные цианобактерии и цианобактериальные сообщества: Дис. ... канд. биол. наук. М., 2015. 189 с.

Горностаева Е.А., Злобин С.С., Сунцова Е.С., Домрачева Л.И., Ашихмина Т.Я. Микробиологический статус почв в зоне действия Кирово-Чепецкого химического комбината // Теоретическая и прикладная экология. 2012. № 3. С. 90–95. doi: 10.25750/1995-4301-2012-3-090-095.

Горностаева Е.А., Фокина А.И., Кондакова Л.В., Огородникова С.Ю., Домрачева Л.И., Лаптев Д.С., Слестникова Е.М. Потенциал природных биопленок *Nostoc commune* как сорбентов тяжелых металлов в водной среде // Вода: химия и экология. 2013. № 1. С. 93–101.

Государственный доклад: О состоянии окружающей природной среды Российской Федерации в 1998 году // Зеленый мир, 1999.

Григорьева Е.Н., Смирнова О.Н., Смирнов В.Ф., Кряжев Д.В., Аникина Н.А. Микромицеты почвы полигона твердых бытовых отходов «Игумново» // Микология и фитопатология. 2015. Т. 49. Вып. 5. С. 286–292.

Гришина Л.А., Макаров М.И., Костенко А.В. и др. Влияние атмосферного загрязнения на свойства почв. М.: МГУ, 1990. 204 с.

Гришкан И.Б. Разложение растительного опада в основных сообществах в бассейне верховий Колымы // Экология. 1995. № 1. С. 7–10.

Гришко В.Н. Влияние загрязнения почвы фтором на структуру микробного ценоза // Почвоведение. 1996. № 12. С. 1478–1484.

Гришко В.Н. Микробоценоз почв, подверженных загрязнению фторсодержащими промышленными эмиссиями кислого характера // Микробиология. 1998. Т. 67. № 3. С. 416–421.

Грубинко В.В. Особенности адаптации одноклеточных зеленых водорослей к тяжелым металлам // Актуальные проблемы современной альгологии: Тезисы докл. IV междунар. конф. Киев, 2012. С. 83–85.

Грубинко В.В., Горда А.И., Боднар О.И., Ключенко П.Д. Метаболизм водорослей под действием ионов металлов водной среды (обзор) // Гидробиологический журнал. 2011. Т. 47. № 4. С. 80–95.

Гузев В.С., Левин С.В., Бабьева И.П. Тяжелые металлы как фактор воздействия на микробную систему почв // Экологическая роль микробных метаболитов. М., 1986. С. 82–104.

Гусакова Н.В. Химия окружающей среды. Ростов-на-Дону: Феникс, 2004. 192 с.

Гутиева Н.М. Влияние тяжелых металлов (Zn, Mn, Ni) на урожай и качество ячменя (вегетационно-полевой опыт) // Бюллетень почвенного института им. В.В. Докучаева. 1983. Вып. 35. С. 41–45.

Дабах Е.В. Особенности почв, формирующихся на техногенных отложениях в долине реки Вятки // Современные проблемы загрязнения почв: VI Междунар. науч. конф. М.: МГУ им. М.В. Ломоносова, 2013. С. 211–213.

Дабах Е.В., Кондакова Л.В., Домрачева Л.И., Злобин С.С. Альго-микологическая оценка состояния почв в зоне влияния Кирово-Чепецкого химического комбината // Почвоведение. 2013. № 2. С. 187–194. doi: 10.7868/S0032180X13020020.

Данилова А.А. Реакция микробного комплекса чернозема выщелоченного на воздействие гербицида дифезан // Сиб. вестн. с.-х. науки. 2010. № 1. С. 7–13.

Дедыш С.Н., Зенова Г.М. Специфическая зона вокруг клеток водорослей в почве // Альгология. 1992. Т. 2. № 4. С. 32–38.

Дементьев Д.В., Болсуновский А.Я. Исследование накопления гамма-излучающих радионуклидов грибами // Вестник КрасГУ. Естественные науки. 2004. № 7. С. 130–134.

Демкина Т.С., Мирчинк Т.Г. Динамика грибной биомассы в гумусово-аккумулятивных горизонтах некоторых почв // Почвоведение. 1984. № 4. С. 86–91.

Держинская И.С., Сопрунова О.Б., Шадрин О.И. Специфические формы жизни техногенных водных экосистем // Автотрофные микроорганизмы: Материалы, посвященные 75-летию со дня рождения академика Е.Н. Кондратьевой. М., 2000. С. 69–70.

Дмитриева А.Г., Филенко О.Ф., Ипатова В.И. Метод микрочистот в исследовании структуры популяции // Актуальные проблемы современной альгологии: Тезисы докл. IV междунар. конф. Киев, 2012. С. 98–99.

Добровольская Т.Г. Структура бактериальных сообществ почв. М.: ИКЦ «Академкнига», 2002. 282 с.

Добровольская Т.Г., Лысак Л.В., Звягинцев Д.Г. Почвы и микробное разнообразие // Почвоведение. 1996. № 6. С. 699–704.

Добровольский В.В. Биосферные циклы тяжелых металлов и регуляторная роль почвы // Почвоведение. 1997. № 4. С. 699–704.

Добровольский Г.В., Васильевская В.Д., Зайдельман Ф. Р., Звягинцев Д.Г., Кузнецов М.С., Куст Г.С., Орлов Д.С. Факторы и виды деградации почв // Деградация и охрана почв. М.: МГУ, 2002. 658 с.

Добровольский Г.В., Куст Г.С., Чернов И.Ю., Добровольская Т.Г., Лысак Л.В. и др. Почвы в биосфере и жизни человека / Под ред. Г.В. Добровольского, Г.С. Куста, В.Г. Санаева. М.: ФГБОУ ВПО МГУЛ, 2012. 584 с.

Домрачева Л.И. «Цветение» почвы и закономерности его развития. Сыктывкар, 2005. 336 с.

Домрачева Л.И. Использование микромицетов для индикации состояния почвы // Биологический мониторинг природно-техногенных систем. Сыктывкар, 2011. С. 111–113.

Домрачева Л.И., Ашихмина Т.Я., Кондакова Л.В., Березин Г.И. Реакция почвенной микробиоты на действие пестицидов (обзор) // Теоретическая и прикладная экология. 2012. № 3. С. 4–18. doi: 10.25750/1995-4301-2012-3-004-018.

Домрачева Л.И., Дабах Е.В., Кондакова Л.В., Вараксина А.И. Альго-микологические фитотоксические комплексы при химическом загрязнении почв // Экология и почвы: Лекции и доклады XIII Всерос. школы. Пущино, 2006. Т. 5. С. 88–98.

Домрачева Л.И., Кондакова Л.В., Пегушина О.А., Фокина А.И. Биопленки *Nostoc commune* – особая микробная сфера // Теоретическая и прикладная экология. 2007. № 1. С. 15–19.

Домрачева Л.И., Зыкова Ю.Н., Кондакова Л.В. Поллютанты как пусковой механизм сукцессий альгоценозов (модельные опыты) // Теоретическая и прикладная экология. 2009. № 3. С. 23–27. doi: 10.25750/1995-4301-2009-3-023-027.

Домрачева Л.И., Кондакова Л.В., Зыкова Ю.Н., Ефремова В.А. Цианобактерии городских почв // Принципы экологии, 2013. № 4. С. 10–27. doi: 10.15393/j1.art.2013.3101.

Домрачева Л.И., Кондакова Л.В., Дабах Е.В., Елькина Т.С. Структурные особенности альгогруппировок на начальных этапах формирования почв на техногенных илах // Водоросли в эволюции биосферы: Материалы I палеоальгологической конф. М.: ПИН РАН, 2013. С. 35–37.

Домрачева Л.И., Зыкова Ю.Н., Кондакова Л.В., Огородникова С.Ю. «Цветение» почвы парка Бахо (город Нячанг, Южный Вьетнам) // Механизмы устойчивости и адаптации биологических систем к природным и техногенным факторам: Сб. материалов Всерос. науч. конф. Киров: Изд-во ООО «Веси», 2015. С. 80–84.

Домрачева Л.И., Горностаева Е.А. Реакция альго-цианобактериальных комплексов на возрастающие концентрации ионов меди в почве под различными сельскохозяйственными культурами // Теоретическая и прикладная экология. 2016. № 1. С. 38–43. doi: 10.25750/1995-4301-2016-1-044-050.

Донкова Р. Биологична активност на почвата при употреба на хлорсулфурон // Селскостопю наука. 1997. Т. 35. № 2–3. С. 48–50.

Дорохова М.Ф. Формирование и значение группировок почвенных водорослей в условиях промышленного загрязнения (на примере угледобычи): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1989. 24 с.

Дорохова М.Ф., Кречетов П.П., Шарاپова А.В., Королева Т.В. Альго-цианобактериальные сообщества как индикаторы загрязнения почв авиационным керосином // Водоросли и цианобактерии в природных и сельскохозяйственных экосистемах. Киров, 2015. С. 118–122.

Дружинин Г.В., Лемешко А.П., Синько В.В., Ворожцова Т.А., Нечаев В.А. Загрязнение природных сред вблизи системы водоотведения Кирово-Чепецкого химического комбината // Региональные и муниципальные проблемы природопользования: Материалы IX науч.-практ. конф. Киров, 2006. С. 125–127.

Дубовик И.Е. Водоросли эродированных почв и альгологическая оценка почвозащитных мероприятий. Уфа, 1995. 156 с.

Дымов А.А., Лаптева Е.М., Калашников А.В., Денева С.В. Фоновое содержание тяжелых металлов, мышьяка и углеводов в почвах Большеземельской тундры // Теоретическая и прикладная экология. 2010. № 4. С. 43–48. doi: 10.25750/1995-4301-2010-4-043-048.

Дьяков Ю.Т. Грибы и их значение в жизни природы и человека // Соросовский образовательный журнал. 1997. № 3. С. 38–45.

Дьяков Ю.Т., Шнырева А.В., Сергеев А.Ю. Введение в генетику грибов. М.: ИЦ «Академия», 2005. 304 с.

Евграфова С.Ю., Словик Е.В. Исследование реакции микробных комплексов на техногенные выбросы КРАЗа // Исследования компонентов лесных экосистем Сибири: Материалы конф. молодых ученых, посвященной 275-летию РАН. Красноярск, 1999. С. 35–36.

Евдокимова Г.А., Мозгова Н.П. Биологическая активность почв в условиях аэротехногенного загрязнения на Крайнем Севере. М.: Наука, 1984. 121 с.

Евдокимова Г.А. Эколого-микробиологические основы охраны почв Крайнего Севера. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 1995. 272 с.

Евдокимова Г.А., Корнейкова М.В., Лебедева Е.В., Калмыкова В.В. Микромицеты в песках природного и техногенного генезиса // Микология и фитопатология. 2009. Т. 43. Вып. 2. С. 84–92.

Евдокимова Г.А., Корнейкова М.В., Мозгова Н.П. Изменения свойств почв и почвенной биоты в зоне воздействия аэротехногенных выбросов Кандалакшского алюминиевого завода // Почвоведение. 2013. № 10. С. 1274–1280. doi: 10.7868/S0032180X13100031.

Еленкин А.А. Синезеленые водоросли СССР. М.-Л., 1936. 684 с.

Ельшина Т.А. Почвенные водоросли как индикаторы некоторых видов техногенного загрязнения почвы (на примере загрязнений, связанных с нефтедобычей): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1986. 16 с.

Емнова Е.Е., Кодрян В.А. Механизм антимикробного действия пестицидов // Взаимодействия микроорганизмов с пестицидами. Кишинев, 1984. С. 31–48.

Ермаков А.А., Карпова Е.А., Малышева А.Г., Михайлова Р.И., Рыжова И.Н., Сидоренкова Н.К. Оценка аэротехногенной нагрузки тяжелых металлов на земли сельскохозяйственного назначения в Московской области // Теоретическая и прикладная экология. 2015. № 4. С. 77–83. doi: 10.25750/1995-4301-2015-4-077-083.

Ефремова М.А., Адимале Ф. Накопление As растениями амаранта из дерново-подзолистой и солонцовой почв // Известия СПбГАУ. 2010. № 19. С. 87–92.

Ефремова В.А., Кондакова Л.В., Домрачева Л.И., Елькина Т.С., Вечтомов Е.М. Специфика «цветения» почвы в техногенных зонах города (на примере города Кирова) // Теоретическая и прикладная экология. 2015. № 4. С. 85–89. doi: 10.25750/1995-4301-2012-2-085-089.

Жданова Н.Н., Василевская А.И. Меланинсодержащие грибы в экстремальных условиях. Киев: Наукова думка, 1988. 196 с.

Жданова Н.Н., Василевская А.И., Захарченко В.А. Микромицеты почв, загрязненных в результате Чернобыльской катастрофы, и их вклад в процессы миграции радионуклидов // Биоиндикация ра-

диоактивных загрязнений / Под ред. Д.А. Криволуцкого. М.: Наука, 1999. 384 с.

Заварзин Г.А. Лекции по природоведческой микробиологии. М.: Наука, 2003. 348 с.

Заварзин Г.А. Эволюция прокариотной биосферы: Микробы в круговороте жизни. 120 лет спустя // Чтение им. С.Н. Виноградского. М.: МАКС Пресс, 2011. 144 с.

Заварзин Г.А. Избранные труды. МАКС Пресс, 2015. 512 с.

Закиев В.Д. Возможные причины повышенной антибиотикорезистентности биопленок // Автотрофные микроорганизмы: Материалы Всерос. симпозиума с междунар. участием. М.: МАКС Пресс, 2010. С. 92.

Закирова З.Р. Синезеленые водоросли (цианобактерии) антропогенно нарушенных почв и их консортивные связи: Дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 2006. 208 с.

Закирова З.Р., Дубовик И.Е. Влияние нефтепродуктов на морфологическую характеристику *Nostoc commune* // Альгологические исследования: современное состояние и перспективы на будущее: Материалы I Всерос. науч.-практ. конф. Уфа. Изд-во БГПУ, 2006. С. 49–51.

Звягинцев Д.Г. Почва и микроорганизмы. М.: Изд-во МГУ, 1987. 256 с.

Звягинцев Д.Г. Строение и функционирование комплекса почвенных микроорганизмов // Структурно-функциональная роль почвы и почвенной биоты в биосфере. М.: Наука, 2003. С. 102–114.

Звягинцев Д.Г., Бабьева И.П., Зенова Г.М., Полянская Л.М. Разнообразие грибов и актиномицетов и их экологические функции // Почвоведение. 1996. № 6. С. 705–713.

Звягинцев Д.Г., Добровольская Т.Г., Полянская Л.М., Чернов И.Ю. Теоретические основы экологической оценки микробных ресурсов почв // Почвоведение. 1994. № 4. С. 65–73.

Звягинцев Д.Г., Добровольская Т.Г., Чернов И.Ю. Принципы мониторинга микробного разнообразия экосистем // Мониторинг биоразнообразия / Под ред. В.Е. Соколова. М., 1997. С. 203–207.

Звягинцев Д.Г., Зенова Г.М. Экология актиномицетов. М.: ГЕОС, 2001. 256 с.

Земля России 1995: Проблемы, цифры, комментарии. М.: Русслит, 1996. 80 с.

Зенова Г.М., Штина Э.А., Дедыш С.Н., Глаголева О.Б., Лихачева А.А., Грачева Т.А. Экологические связи водорослей в биоценозах // Микробиология. 1995. Т. 64. № 2. С. 149–164.

Зимонина Н.М. Почвенные водоросли нефтезагрязненных земель. Киров, 1998. 170 с.

Зыкова Ю.Н. Комплексы водорослей, цианобактерий и грибов городских почв и их реакции на действие поллютантов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2013. 22 с.

Иванова А.М., Кирцидели И.Ю. Комплекс микроскопических грибов в воздухе Санкт-Петербурга // Микология и фитопатология. 2007. № 5. С. 40–47.

Иващенко В.Г., Шипилова Н.П., Кирцидели И.Ю. Видовой состав грибов рода *Fusarium* в азиатской части России // Микология и фитопатология. 2000. Т. 34. Вып. 4. С. 54–58.

Ильин Б.В. Тяжелые металлы в системе почва–растение. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1991. 151 с.

Ильин В.Б., Конобаева Г.А. Мышьяк в почвах Западной Сибири в связи с региональным мониторингом окружающей среды // Почвоведение. 1995. № 5. С. 634–638.

Кабата-Пендиас А., Пендиас Х. Микроэлементы в почвах и растениях. М., 1989. 439 с.

Кабиров Р.Р. Почвенные водоросли техногенных ландшафтов: Дис. ... д-ра биол. наук. Уфа, 1991. 345 с.

Кабиров Р.Р., Минибаев Р.Г. Продуктивность водорослей в залежной и пахотной почве // Развитие и значение водорослей в почвах Нечерноземной зоны. Пермь, 1977. С. 16–17.

Казеев К.Ш., Лосева Е.С., Боровикова Л.Г., Колесников С.И. Влияние загрязнения современными пестицидами на биологическую активность // Агрехимия. 2010. № 11. С. 39–44.

Калакуцкий Л.В., Агре Н.С. Развитие актиномицетов. М.: Наука, 1977. 287 с.

Калакуцкий Л.В., Шарая Л.С. Актиномицеты и растения // Успехи микробиологии. 1990. Т. 25. С. 26–65.

Каравайко Г.И., Захарова В.И., Авакян З.А., Стрижко Л.С. Селективное извлечение благородных металлов из растворов микроорганизмами // Прикл. биохим. и микробиол. 1996. Т. 32. № 5. С. 562–566.

Каратыгин И.В. Коэволюция грибов и растений. СПб.: Гидрометеоздат, 1993. 118 с.

Келлер Б.А. Растительный мир русских степей, полупустынь и пустынь. Воронеж, 1926.

Ким К.В., Канг С.Ю. Бактериальная биосорбция микроэлементов // Микроэлементы в окружающей среде: биогеохимия, биотехнология и биоремедиация / Под ред. М.Н.В. Прасада и др. М.: ФИЗМАТЛИТ, 2009. С. 381–386.

Киреева Н.А., Галимзянова Н.Ф. Влияние загрязнения почв нефтью и нефтепродуктами на численность и видовой состав микромицетов // Почвоведение. 1995. № 2. С. 211–216.

Киреева Н.А., Галимзянова Н.Ф., Мифтахова А.М. Микромицеты почв, загрязненных нефтью, и их фитотоксичность // Микология и фитопатология. 2000. № 1. С. 36–41.

Киреева Н.А., Дубовик И.Е., Григориади А.С., Кабиров Т.Р. Оценка фитотоксичности нарушенных почв по показателям альго-микологического комплекса // Агрехимия. 2009. № 11. С. 43–49.

Киреева Н.А., Дубовик И.Е., Закирова З.Р. Консортивные связи цианобактерий типичного чернозема при загрязнении нефтью // Почвоведение. 2007. № 6. С. 749–755.

Кирейчева Л.В., Глазунова И.В. Методы детоксикации почв, загрязненных тяжелыми металлами // Почвоведение. 1995. № 7. С. 892–896.

Клевенская И.Л. Влияние тяжелых металлов (Cd, Zn, Pb) на биологическую активность почв и процесс азотфиксации // Микробоценозы почв при антропогенном воздействии. Новосибирск, 1985. С. 73–93.

Коваль Е.В., Лопатина А.Н., Огородникова С.Ю. Изучение токсического действия глифосата на культуру цианобактерии *Nostoc commune* // Механизмы устойчивости и адаптации биологических систем к природным и техногенным факторам: Материалы Всерос. науч. конф. Киров: Изд-во ООО «Веси», 2015. С. 99–101.

Коваль Е.В., Огородникова С.Ю. Действие глифосата на биохимические показатели цианобактерий // Водоросли и цианобактерии в природных и сельскохозяйственных экосистемах: Материалы II Междунар. науч.-практ. конф., посвященной 105-летию со дня рождения профессора Э.А. Штиной. Киров, 2015. С. 160–163.

Кокшарова О.А. Небелковые аминокислоты и их роль в жизни цианобактерий // Автотрофные микроорганизмы: V Всерос. симпозиум с междунар. участием. М.: МАКС Пресс, 2015. С. 15.

Колесников С.И., Казеев К.Ш. Влияние загрязнения тяжелыми металлами на ферментативную активность почв // Почва, жизнь, благосостояние: Материалы Всерос. науч. конф. Пенза, 2000. С. 120–122.

Колесников С.И., Казеев К.Ш. Влияние загрязнения тяжелыми металлами на щелочно-кислотные и окислительно-восстановительные условия в черноземе обыкновенном // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий: Материалы XIII межреспубликанской науч.-практ. конф. Краснодар, 2000. С. 175–179.

Колесникова И.Я., Воронин Л.В. Изменение количества почвенных грибов под действием различных систем обработки почвы и удобрений // Ярославский педагогический вестник. 2011. № 1. Т. 111 (Естественные науки). С. 114–118.

Колупаев А.В., Ашихмина Т.Я., Широких И.Г. Реакция почвенных микромицетов на пестицидное загрязнение // Иммунопатология, аллергология, инфектология. 2009. № 2. С. 50–51.

Колупаев А.В., Широких А.А., Широких И.Г. Реакция гриба *Trichoderma viride* на пестицидное загрязнение // Иммунопатология, аллергология, инфектология. 2010. № 1. С. 64.

Кондакова Л.В. Альго-цианобактериальная флора и особенности ее развития в антропогенно нарушенных почвах (на примере почв подзоны южной тайги европейской части России): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Сыктывкар, 2012. 34 с.

Кондакова Л.В., Домрачева Л.И. Флора Вятского края. Часть 2. Водоросли (Видовой состав, специфика водных и почвенных биоценозов). Киров: ОАО «Кировская областная типография», 2007. 192 с.

Кондакова Л.В., Домрачева Л.И. Использование водорослей для биоконтроля состояния почвы при ее химическом загрязнении // Водоросли: таксономия, экология, использование в мониторинге. Екатеринбург: УрО РАН, 2011. С. 294–299.

Кондакова Л.В., Домрачева Л.И., Огородникова С.Ю., Олькова А.С., Кудряшов Н.А., Ашихмина Т.Я. Биоиндикационные и биотестовые реакции организмов на действие метилфосфонатов и пиррофосфата натрия // Теоретическая и прикладная экология. 2014. № 4. С. 63–69. doi: 10.25750/1995-4301-2014-3-062-068.

Кононова С.В., Несмеянова М.А. Фосфонаты и их деградация микроорганизмами // Биохимия. 2002. Т. 67. № 2. С. 220–233.

Кононова С.В., Трутко С. М., Лауринавичюс К. С. Обнаружение С–Р лиазной активности в бесклеточном экстракте бактерий *Escherichia coli* // Прикладная биохимия и биотехнология. 2007. № 4. С. 437–442.

Корецкая И.И., Свистова И.Д. Биодинамика почвенных микромицетов в разных типах придорожных экосистем // Современная микология в России. Материалы III Международ. микологического форума. М.: Нац. акад. микол. 2015. Т. 4. С. 207–209.

Коробова Л.Н. Адаптации мицелиальных грибов к стрессам в агросистемах // Современные проблемы физиологии, экологии и биотехнологии микроорганизмов: Материалы Всерос. симпозиума с междунар. участием. М.: МАКС Пресс, 2009. С. 93.

Костюк К.В., Грубинко В.В. Ионы Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} как регуляторные факторы мультипликации клеточных мембран у водорослей и водных растений // Актуальные проблемы современной альгологии: Тезисы докл. IV Междунар. конф. Киев, 2012. С. 151–152.

Кравцов И.С., Янов С.Н., Дармов И.В., Ковтун А.Л. Выделение из окружающей среды микроорганизмов, способных разлагать фосфонаты // Журнал химической и биологической безопасности. 2006. № 6 (30). С. 3–9.

Красильников Н.А. О неклеточных формах у микроорганизмов // Успехи современной биологии. 1954. Т. 54. Вып. 6. С. 22–32.

Кривенко М.С., Дмитриева А.Г., Артюхова В.И. Формирование структуры альгоценозов модельных экосистем при токсическом воздействии // Альгология. 1999. Т. 9. № 2. С. 66.

Круглов Ю.В. Микрофлора почвы и пестициды. М.: Агропромиздат, 1991. 128 с.

Круглов Ю.В., Михайлова Е.И. Изменение альгофлоры дерново-подзолистых почв под влиянием систематического применения гербицидов // Развитие и значение водорослей в почвах Нечерноземной зоны. Пермь, 1977. С. 74–75.

Кузнецова Е.М., Чмиль В.Д. Глифосат: поведение в окружающей среде и уровни остатков // Современные проблемы токсикологии. 2010. № 1. С. 87–95.

Кузяхметов Г.Г. Водоросли зональных почв степи и лесостепи. Уфа: РИО БашГУ, 2006. 286 с.

Куимова Н.Г., Шумилова Л.П. Условно-патогенные грибы как показатель санитарного состояния городской среды // Известия Самарского НЦ РАН. Т. 11. № 1(6). 2009. С. 1160–1163.

Куликова Р.М. Сообщества водорослей мелиорированных торфяных почв и их изменение при окультуривании: Дис. ... канд. биол. наук. Киров, 1965. 272 с.

Кулматов Р.А. Закономерности распределения и миграции токсичных элементов в окружающей среде аридной зоны СССР: Автореф. дис. ... д-ра физ.-мат. наук. Ташкент, 1988. 32 с.

Кулько А.Б., Марфенина О.Е. Распространение микроскопических грибов в придорожных зонах городских автомагистралей // Микробиология. 2001. Т. 70. № 5. С. 709–713.

Кураков А.В., Звягинцев Д.Г., Филип З. Изменение комплекса гетеротрофных микроорганизмов при загрязнении дерново-подзолистой почвы свинцом // Почвоведение. 2000. № 12. С. 1448–1456.

Кутузова Р.С., Воробьев Н.И., Круглов Ю.В. Структура микробного комплекса ризосферы пшеницы в условиях гербицидного стресса // Почвоведение. 2006. № 2. С. 220–227.

Лебедева А.Ф., Саванина Я.В., Барский Е.Л., Гусев М.В. Устойчивость цианобактерий и микроводорослей к действию тяжелых металлов: роль металлсвязывающих белков // Вест. МГУ. Сер. 16. 1998. № 2. С. 42–49.

Лебедева Е.В., Канивец Т.В. Микромитеты почв, подверженных влиянию горно-металлургического комбината // Микология и фитопатология. 1991. Вып. 2. Т. 25. С. 111–116.

Левин С.В., Гузев В.С., Асеева И.А., Бабьева И.П., Марфенина О.Е., Умаров М.М. Тяжелые металлы как фактор антропогенного воздействия на почвенную микрофлору // Микроорганизмы и охрана почв. М.: Изд-во МГУ, 1989. С. 5–46.

Липницкая Г.П., Круглов Ю.В. Влияние триазиновых гербицидов на почвенные водоросли // Современное состояние и перспективы изучения почвенных водорослей в СССР. Киров, 1967. С. 222–226.

Лиханова И.А., Хабибуллина Ф.М., Кураков А.В. Характеристика растительности и почв, формирующихся на рекультивируемых песчаных пустошах Усинского нефтяного месторождения // Почвоведение. 2008. № 9. С. 1101–1112.

Лось С.И. Влияние диурона на фикобилиновый комплекс представителей рода *Nostoc* Vauch. **Ex Born. Et Flah.** // Вопросы мед. химии. 1998. Т. 44. № 1. С. 63–68.

Лысак Л.В. Бактериальные сообщества городских почв: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2010. 46 с.

Лысак Л.В., Лапыгина Е.В., Конова И.А., Звягинцев Д.Г. Численность и таксономический состав наноформ бактерий в некоторых почвах России // Почвоведение. 2010. № 7. С. 819–824.

Лысак Л.В., Трошин Д.В., Чернов И.Ю. Бактериальные сообщества солончаков // Микробиология. 1994. Т. 63. № 4. С. 721–729.

Малиновська І.М., Домброська В.Ю., Літвін Ю.І. Мікробіологічні процеси у забрудненому іонами важких металів сірому лісовому ґрунті // Агроекологічний журнал. 2013. № 2. С. 29–34.

Мамаева И.Ю., Яковлев В.И. Пигменты микроорганизмов // Биотехнология в ФЦП «Интеграция»: Тезисы докладов. Заочная научно-практическая конференция. СПб., 1999. С. 60–62.

Мартюшов В.В., Спиринов Д.А., Базылев В.В., Федорова Т.А., Мартюшов В.З., Панова Л.А. Состояние радионуклидов в почвах Восточно-Уральского радиоактивного следа // Экология. 1995. № 2. С. 110–113.

Марфенина О.Е. Антропогенная экология почвенных грибов. М.: Медицина для всех, 2005. 196 с.

Марфенина О.Е., Каравайко Н.М., Иванова А.Е. Особенности комплексов микроскопических грибов урбанизированных территорий // Микробиология. 1996. Т. 65. № 1. С. 119–124.

Марфенина О.Е., Кулько А.Б., Иванова А.Е., Согонов М.В. Микроскопические грибы во внешней среде города // Микология и фитопатология. 2002. Т. 36. Вып. 4. С. 22–32.

Марьина-Чермных О.Г., Марьин Г.С., Апаева Н.Н., Манишкин С.Г., Петухов А.С., Марьин С.Г. Влияние интенсивного антропогенного воздействия на формирование микромицетных сообществ и фитотоксичность почвы // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. 2012. № 10 (96). С. 72–77.

Мельников Н.Н., Новожилов К.В., Белан С.Р. Пестициды и регуляторы роста растений: справочник. М.: Химия, 1995. 575 с.

Метелева Н.Ю. Изучение влияния тяжелых металлов и пестицида на содержание пигментов фитоперифитона в эксперименте // Эколого-физиологические исследования водорослей и их значение для оценки состояния природных вод. 1996. С. 157–158.

Методические указания по оценке степени опасности загрязнения почвы химическими веществами. Утверждены зам. главного санитарного врача СССР 13 марта 1987 г. № 4266-87.

Микроорганизмы и охрана почв. М.: МГУ, 1989. 206 с.

Минкина Т.М., Мотузова Г.В., Назаренко О.Г. Состав соединений тяжелых металлов в почвах. Ростов-на-Дону: Изд-во «Эверест», 2009. 208 с.

Мирчинк Т.Г. Почвенная микология. М.: Изд-во МГУ. 1988. 220 с.

Мирчинк Т.Г., Озерская С.М., Марфенина О.Е. Выявление комплекса микроскопических почвенных грибов по их структуре // Науч. докл. высшей школы. Биологические науки. 1982. № 11. С. 61–66.

Митрофанова Е.Ю., Третьякова Е.И. Тератологические формы диатомовых водорослей в альгофлоре Телецкого озера (Русский Алтай) // Вода: химия и экология. 2013. № 10. С. 112–119.

Мишустин Е.Н. Ассоциации почвенных микроорганизмов. М.: Наука, 1975. 114 с.

Мишустин Е.Н., Емцев В.Т. Почвенные азотфиксирующие бактерии рода *Clostridium*. М., 1974. 251 с.

Морарь С.Н. Особенности развития водорослей на рисовых полях Кубани: Дис. ... канд. биол. наук. Краснодар. 1973. 158 с.

Морозов А.И. О почве и почвоведении (взгляд со стороны). М.: ГЕОС, 2007. 286 с.

Мотузова Г.В., Карпова Е.А. Химическое загрязнение биосферы и его экологические последствия. Учебник. М.: Изд-во МГУ, 2013. 304 с.

Набокова О.С. Совершенствование экологического мониторинга почв при техногенном воздействии соединений мышьяка для объектов уничтожения химического оружия // Вестник Удмуртского университета. 2012. Вып. 4. С. 59–62.

Неганова Л.Б., Шилова И.И. Альгофлора техногенных ландшафтов нефтегазодобывающих районов Среднего Приобья // Развитие и значение водорослей в почвах Нечерноземной зоны. Пермь, 1977. С. 43–44.

Неганова Л.Б., Шилова И.И., Штина Э.А. Альгофлора техногенных песков нефтегазодобывающих районов Среднего Приобья и влияние на нее нефтяного загрязнения // Экология. 1978. № 3. С. 29–33.

Некрасова К.А. Опыт изучения почвенных водорослей как индикаторов обеспеченности почвы элементами минерального питания растений: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1971. 26 с.

Некрасова К.А., Домрачева Л.И. Значение изучения почвенных животных при количественном учете почвенных водорослей // Методы изучения и практического использования почвенных водорослей: Труды Кировского сельхозинститута. Киров, 1972. С. 175–181.

Нелидов С.Н. Микробиологическая характеристика затопляемых почв рисовников // Почвоведение. 1993. № 4. С. 721–729.

Николаев Ю.А., Плакунов В.К. Биопленка – «город микробов» или аналог многоклеточного организма? // Микробиология. 2007. Т. 76. № 2. С. 149–163.

Нифантьев Э.Е. Фосфорорганические соединения // Соросовский образовательный журнал. 1996. № 7. С. 39–46.

Нифонтова М.Г. Содержание долгоживущих радионуклидов в моховом покрове зоны Восточно-Уральского радиоактивного следа // Экология. 1995. № 4. С. 326–329.

Новаковская И.В., Патова Е.Н. Почвенные водоросли еловых лесов и их изменения в условиях аэротехногенного загрязнения. Сыктывкар, 2011. 128 с.

Ножевникова А.Н., Бочкова Е.А., Плакунов В.К. Мультивидовые биопленки в экологии, медицине и биотехнологии // Микробиология. 2015. Т. 84. № 6. С. 623–644. doi: 10.7868/S0026365615060117.

О санитарно-эпидемиологической обстановке в Российской Федерации в 1998 году: Государственный доклад. М.: Федеральный центр Госэпиднадзора Минздрава России, 1999. 222 с.

О санитарно-эпидемиологической обстановке в Российской Федерации в 2010 году: Государственный доклад. М.: Федеральный центр гигиены и эпидемиологии Роспотребнадзора, 2011. 431 с.

О состоянии санитарно-эпидемиологического благополучия населения в Российской Федерации в 2012 году: Государственный доклад. М.: Федеральная служба по надзору в сфере защиты прав потребителей и благополучия человека, 2013. 176 с.

О состоянии санитарно-эпидемиологического благополучия населения в Российской Федерации в 2017 году: Государственный доклад. М.: Федеральная служба по надзору в сфере защиты прав потребителей и благополучия человека, 2018. 268 с.

Огородникова С.Ю., Домрачева Л.И., Кондакова Л.В., Фокина А.И., Ашихмина Т.Я., Олькова А.С. Защитная роль *Nostoc commune* для семян сельскохозяйственных культур при действии токсикантов (модельные опыты) // Проблемы региональной экологии. 2008. № 2. С. 96–100.

Огородникова С.Ю., Зыкова Ю.Н., Березин Г.И., Домрачева Л.И., Калинин А.А. Комплексная оценка состояния цианобактерий *Nostoc paludosum* Kutz при воздействии различных поллютантов // Теоретическая и прикладная экология. 2010. № 3. С. 47–51. doi: 10.25750/1995-4301-2010-3-047-051.

Одум Ю. Экология. М., 1986. 325 с.

Озерская С.М., Иванушкина Н.Е., Кочкина Г.А. Микроскопические грибы в связи с проблемами биологической безопасности (обзор) // Проблемы медицинской микологии. 2011. Т. 13. № 3. С. 3–12.

Олескин А.И., Шишов В.И. Микробные биопленки как сетевые системы // Современные проблемы физиологии, экологии и биотехнологии микроорганизмов: Материалы Всерос. симпозиума с междунар. участием. М.: МАКС Пресс, 2009. С. 139.

Орлеанский В.К., Колотилова Н.Н. Особенности роста осцилляториевых цианобактерий // Современные проблемы физиологии, экологии и биотехнологии микроорганизмов: Материалы Всерос. симпозиума с междунар. участием. М.: МАКС Пресс, 2009. С. 140.

Орлов Д.С., Малинина М.С., Мотузова Г.В., Садовникова Л.К., Соколова Т.А. Химическое загрязнение почв и их охрана. М., 1991. 303 с.

Особенности урбоэкосистем подзоны южной тайги европейского Северо-Востока / Под ред. Т.Я. Ашихминой, Л.И. Домрачевой. Киров: Изд-во ВятГГУ, 2012. 282 с.

Панин А.Л., Богумильчик Е.А., Шаров А.Н., Власов Д.Ю., Зеленская М.С., Толстиков А.В., Тешебаев Ш.Б., Ценева Г.И., Краева Л.А., Сбойчаков В.Б., Болехан В.Н. Цианобактериальные маты как объекты мониторинга антарктических экосистем // Вестн. С.-Петербург. ун-та. Сер. 3. 2013. С. 3–11.

Панин М.С., Мынбаева Б.Н. Изменение метаболических спектров бактериальных сообществ почв города Алматы, загрязненных тяжелыми металлами // Современные проблемы науки и образования. 2011. № 3. URL: <http://www.science-education.ru/ru/article/view?id=4653> (дата обращения: 02.01.2016).

Панкратова Е.М. Роль азотфиксирующих синезеленых водорослей (цианобактерий) в накоплении азота и повышении плодородия почвы: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1981. 39 с.

Панкратова Е.М. Участие цианобактерий в круговороте азота в почве и создании ее плодородия // Успехи микробиологии. М.: Наука, 1987. Т. 21. С. 212–242.

Панкратова Е.М. Почвенные цианобактерии в прошлом Земли и их экологическая роль в настоящем и возможная в будущем // Экология и почвы. Пущино. 2001. С. 84–104.

Панфилова И.В., Бородина Н.В., Ашихмина Т.Я. Изучение воздействия различных концентраций метилфосфоновой кислоты на *Chlorella vulgaris* // Экология родного края: проблемы и пути их решения: Материалы I обл. науч.-практ. конф. молодежи. Киров: «Старая Вятка», 2006. С. 157.

Патент на изобретение № 2501745 «Способ очистки водного раствора, содержащего соль меди, от ионов меди». Заявка № 2012109029. Приоритет изобретения 11 марта 2012 года. Зарегистрировано в Государственном реестре изобретений РФ 20 декабря 2013 г.

Патент РФ. 2216525 «Способ микробиологической очистки сточных вод промышленных предприятий от ионов тяжелых металлов: цинка, кадмия и свинца».

Патент РФ. 2521653 «Способ очистки водного раствора, содержащего соль никеля, от ионов никеля».

Патова Е.Н., Сивков М.Д., Гецен М.В. Аккумуляция металлов почвенной азотфиксирующей водорослью *Nostoc commune* в условиях Восточно-Европейских тундр // Альгология. 2000. Т. 10. № 3. С. 250–256.

Пейве Я.В. Биохимия почв. М.: Гос. изд-во с/х литература, 1961. 424 с.

Першина Е.В., Андронов Е.Е., Пинаев А.Г., Ахтемова Г.А., Думова В.А., Проворов Н.А. Анализ полиморфизма длин рестрикционных фрагментов ДНК для изучения динамики почвенных микробных сообществ в условиях воздействия ксенобиотиков // Сельскохозяйственная биология. 2011. № 3. С. 81–87.

Петренчук Е.В., Горожанина Е.В., Басова Е.Е., Тимофеева Е.Р., Рублева И.М. Изучение действия тяжелых металлов на микроводоросли // Современные проблемы естествознания. 1997. С. 79–80.

Петров С.С., Корякин Ю.Н., Холстов В.И., Завьялова Н.В. Биотехнология в решении проблемы уничтожения химического оружия // Российский химический журнал. 1995. Т. 39. № 4. С. 18–20.

Пешкур Т.А. Оптимальные условия эффективного извлечения цезия бактериями рода *Rhodococcus* // Охрана природы и здоровья человека. Оренбург, 2000. С. 50–52.

Платонова В.П. Действие 2,4-Д симазина и прометрина на почвенные водоросли // Современное состояние и перспективы изучения почвенных водорослей в СССР. Киров, 1967. С. 215–221.

Плеханов С.Е., Братковская Л.Б. Фотосинтетическая активность водоросли *Chlorella pyrenoidosa* в оценке первичных эффектов действия пентахлофенола // Водоросли и цианобактерии в природных и сельскохозяйственных экосистемах: Материалы II Междунар. науч.-практ. конф., посвященной 105-летию со дня рождения профессора Э.А. Штиной. Киров: Вятская ГСХА, 2015. С. 218–221.

Плотникова Е.Г., Ястребова О.В., Ананьина Л.Н., Дорофеева Л.В., Лысанская В.Я., Демаков В.А. Галотолерантные бактерии рода *Arthrobacter* – деструкторы полициклических ароматических углеводородов // Экология. 2011. № 6. С. 459–466.

Покровская С.Ф. Загрязнение почв тяжелыми металлами и его влияние на сельскохозяйственное производство. М., 1986. 57 с.

Полянская Л.М., Гейдебрехт В.В., Степанов А.Л., Звягинцев Д.Г. Распределение численности и биомассы микроорганизмов по профилям зональных типов почв // Почвоведение. 1995. № 3. С. 323–327.

Полянская Л.М., Головченко А.В., Звягинцев Д.Г. Определение жизнеспособности спор и мицелия грибов в почве // Микробиология. 1998. Т. 67. № 6. С. 82–83.

Полянская Л.М., Никонов В.В., Лукина Н.В., Паникова А.Н., Звягинцев Д.Г. Микроорганизмы Al-Fe-гумусовых подзолов сосняков лишайниковых в условиях аэротехногенного загрязнения // Почвоведение. 2001. № 2. С. 215–226.

Помелов А.В., Березин Г.И., Домрачева Л.И. Адаптационные резервы высшего растения и почвенной альгофлоры при действии пестицидов // Теоретическая и прикладная экология. 2011. № 3. С. 87–93. doi: 10.25750/1995-4301-2011-3-087-093.

Помелова Г.И. Динамика почвенных водорослей в севообороте: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь, 1971. 21 с.

Работнов Т.А. Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1978. 384 с.

Раилкин А.И. Процессы колонизации и защита от биообрастания. СПб.: Изд-во СПб. ун-та, 1994. 272 с.

Рихтер А., Орлова Н. Опыт учета флоры водорослей в почвах города Саратова // Научно-агрономический журнал. 1928. № 5–6.

Ровбель Н.М., Гочарова И.А., Бабицкая В.Г., Соколова Т.В., Томсон А.Э. Биосорбция ионов тяжелых металлов грибами *Alternaria*

ria alternata и *Aspergillus carbonarius* // Микробиология и биотехнология на рубеже XXI столетия: Материалы Междунар. конф. Минск, 2000. С. 78–79.

Романова Ю.М., Смирнова Т.А., Андреев А.Л., Ильина Т.С., Диденко Л.В., Гинцбург А.Л. Образование биопленок – пример социального поведения бактерий // Микробиология. 2006. Т. 75. № 4. С. 556–661.

Роуз Э. Химическая микробиология. М.: Мир, 1971. 291 с.

Рублева И.М., Жарова О.А., Светлова А.Э., Ульданова А.И. Устойчивость низших растений к действию тяжелых металлов // Эколого-биологические проблемы Волжского региона и Северного Прикаспия: Материалы V-й Всерос. науч. конф. Астрахань, 2002. С. 165–167.

Рублева И.М., Ирбе И.К., Горожанина Е.В., Басова Е.Е., Мерещанова А.Ю. Функциональная активность микроводорослей под действием тяжелых металлов // Эколого-физиологические исследования водорослей и их значение для оценки состояния природных вод. Ярославль, 1996. С. 165–166.

Рыбальченко О.В. Токсинообразующие микроскопические грибы. 29.08.2012//[электронный ресурс] <http://webpticeprom.ru/ru/articles-veterinary.html?pageID=1346217921>.

Сабунчи А.А., Ислам М. Загрязнение водных источников в сельских районах развивающихся стран и их влияние на здоровье населения // Российский медицинский журнал. 2011. № 4. С. 6–9.

Савельев И.Б., Селях И.О. Влияние ионов цинка на морфологию и ультраструктуру клеток цианобактерий // Автотрофные микроорганизмы: Материалы Междунар. науч. конф. М.: МАКС Пресс, 2000. С. 159–160.

Савельева Е.И., Зенкевич И.Г., Кузнецова Т.А., Радилев А.С., Пшеничная Г.В. Исследование продуктов превращений фосфорорганических отравляющих веществ методом газовой хроматографии-масс-спектрометрии // Российский химический журнал. 2002. Т. XLVI. № 6. С. 83–91.

Садовникова Л.К. Тяжелые металлы // Почвенно-экологический мониторинг и охрана почв. М.: МГУ, 1994. С. 105–126.

Саев Ю.Е., Ревич Б.А., Янин Е.П. и др. Геохимия окружающей среды. М.: Недра, 1990. 335 с.

Сакевич А.И. Влияние фосфорсодержащих пестицидов на функциональную активность водорослей // Гидробиологический журнал. 2010. Т. 46. № 1. С. 75–87.

Саттон Д., Фотергилл А., Ринальди М. Определитель патогенных и условно патогенных грибов. М.: Мир, 2001. 486 с.

Свешникова А.А., Полянская Л.М., Лукин С.М. Влияние окультуривания и мезорельефа на структуру микробной биомассы почв // Микробиология. 2001б. Т. 70. № 4. С. 558–566.

Свешникова А.А., Полянская Л.М., Лукин С.М. Микробные комплексы почв различных угодий Владимирской области // Почвоведение. 2001а. № 4. С. 461–468.

Свиридов А.В. Ферментные системы катаболизма органофосфонатов у почвенных бактерий *Achromobacter* sp. и *Ochrobactrum anthropi* ГРК 3: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пущино: ИБФМ им. Г.К. Скрябина, 2012. 22 с.

Свистова И.Д., Корецкая И.И. Накопление опасных для человека почвенных микромицетов в зоне влияния автомагистрали «Дон» // Проблемы медицинской микологии. 2014. Т. 16. № 4. С. 38–40.

Свистова И.Д., Корецкая И.И., Щербаков А.П. Стрессовая реакция мицелиальных микроорганизмов чернозема на автотранспортное загрязнение // IV Научные чтения памяти профессора В.В. Стачинского. Смоленск, 2004. Вып. 4. С. 756–760.

Селивановская С.Ю., Киямова С.Н., Латыпова В.З. Влияние осадков сточных вод, содержащих металлы, на микробные сообщества серой лесной почвы // Почвоведение. 2002. № 5. С. 588–594.

Семенов А.М. Законы микробной экологии. Практическая значимость теоретических исследований // Современные проблемы физиологии, экологии и биотехнологии микроорганизмов: Материалы Всерос. симпозиума с междунар. участием. М.: МАКС Пресс, 2009. С. 165.

Семенова И.Н., Ильбулова Г.Р., Суюндуков Я.Т. Функциональная активность микробных сообществ черноземов Башкирского Зауралья в условиях техногенного загрязнения // Поволжский экологический журнал. 2012. № 3. С. 311–318.

Скугорева С.Г., Ашихмина Т.Я., Фокина А.И., Лялина Е.И. Химические основы токсического действия тяжелых металлов (обзор) // Теоретическая и прикладная экология. 2016. № 1. С. 4–13. doi: 10.25750/1995-4301-2016-1-014-019.

Скугорева С.Г., Огородникова С.Ю., Головки Т.К., Ашихмина Т.Я. Фитотоксичность фосфорорганических соединений и ртути. Екатеринбург: УрО РАН, 2008. 154 с.

Скугорева С.Г., Фокина А.И., Домрачева Л.И. Токсичность тяжелых металлов для растений ячменя, почвенной и ризосферной микрофлоры // Теоретическая и прикладная экология. 2016. № 2. С. 32–45. doi: 10.25750/1995-4301-2016-2-032-045.

Смирнова Г.Ф. Распространение бактерий, устойчивых к кислородосодержащим ксенобиотикам // Микробиологічний журнал. 2005. Т. 67. № 5. С. 11–18.

Смирнова Т.А., Диденко Л.В., Азизбекян Р.Р., Романова Ю.М. Структурно-функциональная характеристика бактериальных биопленок // Микробиология. 2010. Т. 79. № 4. С. 435–446.

Соколова И.Е. Некоторые физико-химические свойства внеклеточных литических эндопептидаз *Streptomyces recifensis* var. *lyticus* 2435 // Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology. Ecology. 2001. V. 9. № 1. P. 90–97.

Солдатенков А.Т., Колядина Н.М., Туан А. Ле. Пестициды и регуляторы роста: прикладная органическая химия. М.: БИНОМ. Лаборатория знаний, 2010. 223 с.

Соловьева Е.С., Березин Г.И., Широких И.Г. Сорбционные возможности культур стрептомицетов в отношении тяжелых металлов // Актуальные проблемы региональной экологии и биодиагностика живых систем: Материалы XIII Всерос. науч.-практ. конф. с международ. участием. Киров: Изд-во «Веси», 2015. Кн. 1. С. 281–284.

Сорокина Т.А., Писарчук Е.Н., Мишустин Е.Н., Квасников Е.И. Распространение бактерий рода *Arthrobacter* в почвах разных типов // Известия АН СССР, сер. биол. 1983. № 1. С. 136–141.

Сумина Е.Л. Явление неустойчивой дифференцировки сообщества синезеленых водорослей // Водные экосистемы и организмы: Материалы науч. конф. М., 2001. Т. 5. С. 104.

Суханова Н.В. Цианобактериально-водорослевые ценозы почв урбанизированных территорий Южно-Уральского региона: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Уфа, 2016. 34 с.

Сухаревич В.И., Кузикова И.Л., Медведева Н.Г. Влияние фунгицидов различной химической природы на физиолого-биохимические свойства микромицетов // Биотехнология. 2005. № 5. С. 70–76.

Сушкина Н.Н. Эколого-географическое распространение азотобактера в почвах СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1949. 250 с.

Сыщикова О.В., Гришко В.Н. Действие тяжелых металлов на количественный состав микробоценоза чернозема обыкновенного // Экология и биология почв. 2004. С. 275–279.

Тарчевский В.В., Штина Э.А. Развитие водорослей на промышленных отвалах // Современное состояние и перспективы изучения почвенных водорослей в СССР. Киров, 1967. С. 146–150.

Терехова В.А. Микромицеты в экологической оценке водных и наземных экосистем. М.: Наука, 2007. 215 с.

Тихомиров Ф.А., Рерих В.И., Зырин Н.Г. Накопление растениями природного и внесенного кобальта и цинка // Агрехимия. 1979. № 6. С. 96–103.

Товстик Е.В., Огородникова С.Ю., Ашихмина Т.Я., Широких И.Г. Влияние мегилфосфоновой кислоты на реакцию почвенных актиномицетов // *Агрохимия*. 2016. № 5. 47–54.

Травникова Л.С., Кахнович З.Н., Большаков В.А., Когут Б.М., Сорокин С.Е., Исмагилова Н.Х., Титова Н.А. Значение анализа органоминеральных фракций для оценки загрязнения дерново-подзолистой почвы тяжелыми металлами // *Почвоведение*. 2000. № 1. С. 92–101.

Третьякова А.Н., Балезина Л.С. О действии минеральных удобрений на микробное состояние дерново-подзолистой почвы // *Повышение эффективности применения удобрений в хозяйствах Уральской зоны*. Пермь, 1983. С. 43–49.

Третьякова А.Н., Некрасова К.А. Реакция водорослей на формы и дозы минеральных удобрений // *Труды Кировского сельхозинститута*. 1971. Т. 23. Вып. 55. С. 214–220.

Трибис Л.И. Фитоэкстракция никеля и меди и респирометрические показатели состояния микробных сообществ в техногенных грунтах и почвах, загрязненных тяжелыми металлами: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2016. 24 с.

Трухницкая С.М., Хижняк С.В., Сеницына И. Изменение состояния диатомовых и зеленых водорослей под воздействием пестицидов // *Водоросли и цианобактерии в природных и сельскохозяйственных экосистемах*. Киров, 2015. С. 267–273.

Тульская Е.М. Тейхоевые кислоты и гликополимеры актиномицетов: разнообразие структур, таксономические и экологические аспекты: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 48 с.

Фазлутдинова А.И. Влияние солей тяжелых металлов на состояние комплекса почвенных Bacillariophyta // *Проблемы ботаники на рубеже XX–XXI веков*. 1998. С. 119–120.

Фазлутдинова А.И., Кабиров Р.Р. Почвенные диатомовые водоросли Южного Урала. Уфа: Гилем, 2013. 128 с.

Федоров Л.А., Яблоков А.В. Пестициды – токсический удар по биосфере и человеку. М.: Наука, 1999. 462 с.

Фокина А.И., Злобин С.С., Березин Г.И., Зыкова Ю.Н., Огородникова С.Ю., Домрачева Л.И., Ковина А.Л., Горностаева Е.А. Состояние цианобактерии *Nostoc linckia* в условиях загрязнения среды никелем и нефтепродуктами и перспективы ее использования в качестве биосорбента // *Теоретическая и прикладная экология*. 2011. № 1. С. 69–75. doi: 10.25750/1995-4301-2011-1-069-075.

Фокина А.И., Домрачева Л.И., Зыкова Ю.Н., Березин Г.И., Злобин С.С. Микроорганизмы как сорбенты поллютантов // *Особенности урбоэкосистем подзоны южной тайги европейского Северо-Востока*. Киров: Изд-во ВятГГУ, 2012. С. 212–252.

Фокина А.И., Ашихмина Т.Я., Домрачева Л.И., Горностаева Е.А., Огородникова С.Ю. Тяжелые металлы как фактор изменения метаболизма у микроорганизмов (обзор) // Теоретическая и прикладная экология. 2015. № 2. С. 5–18. doi: 10.25750/1995-4301-2015-2-005-018.

Фокина А.И., Дабах Е.В., Домрачева Л.И., Скугорева С.Г., Лялина Е.И., Ашихмина Т.Я., Зыкова Ю.Н., Леонова К.А. Методические подходы к химико-биологической диагностике состояния почв техногенно преобразованных территорий // Почвоведение. 2018. № 5. С. 589–600. doi: 10.7868/S0032180X18050088.

Фокина А.И., Домрачева Л.И., Олькова А.С., Скугорева С.Г., Лялина Е.И., Березин Г.И., Даровских Л.В. Исследование токсичности проб урбаноземов, загрязненных тяжелыми металлами // Известия Самарского НЦ РАН. 2016. Т. 18. № 2 (2). С. 544–550.

Фокина А.И., Огородникова С.Ю., Домрачева Л.И., Лялина Е.И., Горностаева Е.А., Ашихмина Т.Я., Кондакова Л.В. Цианобактерии как тест-организмы и биосорбенты // Почвоведение. 2017. № 1. С. 77–85. doi: 10.7868/S0032180X16110034.

Фокина А.И., Черезова К.О., Кузнецова Е.О., Лялина Е.И. Тактика исследования трансформации соединений меди и никеля в клетках почвенных цианобактерий // Закономерности функционирования природных и антропогенно трансформированных экосистем: Материалы Всерос. науч. конф. Киров, 2014. С. 305–309.

Фокина А.И., Горностаева Е.А., Огородникова С.Ю., Зыкова Ю.Н., Домрачева Л.И., Кондакова Л.В. Адаптационные резервы природных биопленок с доминированием цианобактерий рода *Phormidium* // Сибирский экологический журнал. 2015. Т. 22. № 6. С. 842–851. doi: 10.15372/SEJ20150604.

Фокина А.И., Скугорева С.Г., Кугувалова М.А., Зыкова Ю.Н., Домрачева Л.И. Влияние ионов свинца (II) и меди (II) на ферментативную активность *Bacillus mesentericus* // Современные научные исследования и их разработки. 2017. Вып. 2. С. 425–427.

Фомин Г.С., Фомин А.Г. Влияние нефтяного загрязнения на плодородие почв. М.: Изд-во стандартов, 1999. 520 с.

Фомин Г.С., Фомин А.Г. Почва. Контроль качества и экологической безопасности по международным стандартам. Справочник. М.: Изд-во «Протектор», 2001. 304 с.

Функционирование почв в меняющихся условиях окружающей среды / Под ред. В.А. Терехова, С.А. Шоба. М.: ГЕОС, 2015. 164 с.

Хабибуллина Ф.М., Забоева И.В. и др. Микологическая характеристика подзолистых и болотно-подзолистых почв // Структурно-функциональная организация почв и почвенного покрова европейского Северо-Востока. СПб.: Наука, 2001. 224 с.

Хабибуллина Ф.М., Кузнецова Е.Г., Евдокимова Т.В. Почвенные микромицеты нарушенных выпасом тундровых биогеоценозов Воркутинского района // Освоение Севера и проблемы природовосстановления. Сыктывкар, 2002. С. 138–145.

Харечко А.Т., Мягких В.И., Корякин Ю.И. Оценка влияния микроорганизмов на динамику разложения зомана в почве // Российский химический журнал. 1995. Т. 39. № 4. С. 104–107.

Хасанова Л.А., Иванов А.Ю., Полякова Л.Р., Яппарова Э.Н., Хасанова З.М. Изучение устойчивости клеток *Anacystis nidulans* Drouet (Cyanophyta) к ионам меди // Альгология. 1999. Т. 9. № 2. С. 150.

Холопов Ю.А. Изучение реакции микроорганизмов почв лесных ценозов на внесение солей свинца и кадмия в условиях модельного опыта // Известия Самарского НЦ РАН. 2013. Т. 15. № 3. С. 260–267.

Худякова Ю.В., Пивкин М.В. Влияние антропогенной нагрузки на частоту встречаемости меланинсодержащих грибов в аквапочвах прибрежных акваторий южной части побережья Приморского края (Японское море) // Проблемы устойчивого функционирования водных и наземных экосистем: Материалы Междунар. науч. конф. Ростов-на-Дону, 2006. С. 445–448.

Чернов И.Ю., Добровольская Т.Г., Лысак Л.В. Проблемы и перспективы изучения биоразнообразия почв // Почвы в биосфере и жизни человека. М.: ФГБОУ МГУЛ, 2012. С. 35–69.

Черных Н.А. Закономерности поведения тяжелых металлов в системе почва–растение при различной антропогенной нагрузке: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М.: ВНИИ УА, 1995. 40 с.

Чикарев В.И., Елисеев Ю.Ю., Тихомирова Е.И. Влияние продуктов дегазации химического оружия на рост и развитие почвенных микроорганизмов // Экономика природопользования и природоохраны – 2000: III Междунар. науч.-практ. конф. Пенза, 2000. С. 129–131.

Шавырина О.Б. Влияние фильтратов культур *Scenedesmus quadricauda* на устойчивость лабораторной культуры водорослей к токсическому действию меди // Автотрофные микроорганизмы: V Всерос. симпозиум с междунар. участием. М.: МАКС Пресс, 2015. С. 75.

Шавырина О.Б., Гапочка Л.Д. Устойчивость *Scenedesmus quadricauda* к воздействию меди в зависимости от фазы роста и плотности // Гидробиотаника-2000: V Всерос. конф. по водным растениям. Борок, 2000. С. 91–92.

Шарипова М.Ю. Водоросли экотонных сообществ. Уфа: РИО БашГУ, 2006. 182 с.

Шарипова М.Ю. Формирование структуры сообщества водорослей в модельных альгоценозах при загрязнении свинцом // Экология. 1997. № 3. С. 221–223.

Шебалова Н.М., Залесов С.В. Микромицеты лесных почв сосновых насаждений, произрастающих в зоне техногенного загрязнения // Изв. вузов. «Лесной журнал». 2006. № 1. С. 28–33.

Шералиев А.Ш., Бухаров К., Холмурабдов Ч. Распространение грибов рода *Fusarium* в почвах Чаткальского горнолесного заповедника // Микробиологический журнал. 2002. № 3. С. 38–41.

Широких А.А., Огородников А.Н. Потенциально патогенные микромицеты при дерматомикозах домашних животных // Успехи медицинской микологии: Материалы V Всерос. конгресса по медицинской микологии. М., 2007. Т. 9. С. 330–332.

Широких А.А., Плетенева Т.В. Состав и динамика алюмотолерантных микроорганизмов в микробном сообществе кислой дерново-подзолистой почвы // Докл. РАСХН. 2000. № 2. С. 30–33.

Широких А.А., Широких И.Г., Полянская Л.М. Профильное распределение численности и биомассы микроорганизмов в дерново-подзолистых почвах Кировской области // Почвоведение. 2001. № 7. С. 845–851.

Широких И.Г., Широких А.А. Микробные сообщества кислых почв Кировской области. Киров: НИИСХ Северо-Востока, 2004. 332 с.

Широких И.Г., Шешегова Т.К., Мерзаева О.В. Влияние предпосевного протравливания семян на структуру комплексов мицелиальных микроорганизмов в ризосфере озимой ржи // Агрехимия. 2005. № 9. С. 51–55.

Широких И.Г., Шешегова Т.К. Комплекс почвенных микромицетов озимой ржи и его изменение под воздействием фузариозной инфекции // Почвоведение. 2005. № 8. С. 988–993.

Широких А.А., Широких И.Г., Устюжанин И.А., Колупаев А.В. Микроскопические грибы в городских почвах, загрязненных тяжелыми металлами // Теоретическая и прикладная экология. 2009. № 4. С. 39–44. doi: 10.25750/1995-4301-2009-4-039-044.

Широких И.Г., Ашихмина Т.Я., Широких А.А. Особенности актиномицетных комплексов в урбаногемах города Киров // Почвоведение. 2011. № 2. С. 199–205.

Широких И.Г., Соловьева Е.С., Ашихмина Т.Я. Комплексы актиномицетов в почвах промышленной и селитебной зон Кирова // Почвоведение. 2014. № 2. С. 203–209. doi: 10.7868/S0032180X13100122.

Широких И.Г., Товстик Е.В., Ашихмина Т.Я., Широких А.А. Реакция почвенных актиномицетов на загрязнение почвы мышьяком // *Агрохимия*. 2014. № 1. С. 82–89.

Широких И.Г., Соловьева Е.С., Ашихмина Т.Я. Особенности функциональной структуры комплексов стрептомицетов, выделенных из почв с различным уровнем загрязнения тяжелыми металлами // *Сибирский экологический журнал*. 2015. № 1. С. 154–162.

Шихова Л.Н., Егошина Т.Л. Тяжелые металлы в почвах и растениях таежной зоны северо-востока европейской России. Киров: Зональный НИИСХ Северо-Востока, 2004. 264 с.

Школьник М.Я. Микроэлементы в жизни растений. Л.: Наука, 1974. 324 с.

Штина Э.А. Водоросли дерново-подзолистых почв Кировской области // *Труды Ботанического института АН СССР*. 1959. Сер. 2. Вып. 2. С. 36–141.

Штина Э.А. Водоросли как экологические индикаторы // *Водная токсикология и радиоэкология*. 1990. Т. 26. № 5. С. 93–96.

Штина Э.А. Микроскопические водоросли как индикаторы загрязнения почвы токсическими веществами // *Труды ВНИИСХ Микробиологии*. Л., 1987. С. 45–46.

Штина Э.А. Водоросли в зарастании выработанных торфяников // *Гидроморфные почвы – генезис, мелиорация и использование: Тезисы докл. Всерос. науч.-практ. конф.* М.: МГУ, 2002. С. 131.

Штина Э.А., Голлербах М.М. Экология почвенных водорослей. М.: Наука, 1976. 143 с.

Штина Э.А., Голлербах М.М. Принципы и методы использования почвенных водорослей для биоиндикации // *Проблемы и методы биологической диагностики и индикации почв*. М., 1980. С. 75–84.

Штина Э.А., Неганова Л.Б., Ельшина Т.А., Шилова И.И., Андропова М.Ф. Особенности почвенной альгофлоры в условиях техногенного загрязнения // *Почвоведение*. 1985. № 10. С. 97–106.

Шумилова М.А., Набокова О.С., Петров В.Г., Фризоргер Г.Г. О некоторых особенностях поведения соединений мышьяка при мониторинге объекта по уничтожению люизита // *Вестник Удмуртского университета*. 2011. Вып. 1. С. 125–129.

Шушуева М.Г. Формирование водорослевых группировок на отвалах угольных разработок в Кузбассе: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1977. 24 с.

Щербаков А.П., Свистова И.Д., Малыхина Н.В. Агроэкологический биомониторинг: влияние удобрений на структуру комплекса микромицетов чернозема // *Вестник ВГУ. Серия химия, биология*. 2001. № 2. С. 168–171.

Яблоков А.В., Юсуфов А.Г. Эволюционное учение. М.: Высшая школа, 1989. 335 с.

Яковлева Е.В., Хабибуллина Ф.М., Виноградова Ю.А., Безноси-ков В.А., Кондратенко Б.М. Микробиологическая активность почв, загрязненных бенз(а)пиреном // *Агрехимия*. 2010. № 11. С. 63–69.

Якушев А.В. Экофизиологическая характеристика природных микробных сообществ новым комплексным методом // *Автотроф-ные микроорганизмы: Материалы V Всерос. симпозиума с между-нар. участием*. М.: МАКС Пресс, 2015. С. 165–165.

Янева О.Д. Механизмы устойчивости бактерий к ионам тяже-лых металлов // *Микробиол. журн.* 2009. Т. 71. № 6. С. 54–65.

Янников И.М., Габричидзе Т.Г., Зубко Т.Л., Козловская Н.В. Выявление спектра травянистых растений, перспективных в каче-стве фитомелиорантов при загрязнении почвы мышьяковистыми со-единениями // *Вест. ИжГТУ*. 2007. № 2. С. 138–140.

Abbas A., Edwards C. Effects of metals on a range of *Streptomyces* species // *Appl Environ Microbiol.* 1989. V. 55. P. 2030–2035.

Abou-Shanab R.A., Ghozlan H., Ghamen K., Moawad H. Behavior of bacterial populations isolated from rhizosphere of *Diplachne fusca* dominant in industrial sites // *World J. Microbiol. and Biotechnol.* 2005. V. 21. № 6–7. P. 1095–1101. : <https://doi.org/10.1007/s11274-004-0005-6>.

Abreu I., Orus I., Botanos L., Bonilla I. The interaction of boron with glycolipids is required to increase tolerance to stresses in *Anabaena* PCC 7120 // *Phytochemistry*. 2014. V. 106. P. 55–60. doi: 10.1016/j.phytochem.2014.07.017.

Acea M.J., Diz N., Prieto-Fernandez A. Microbial populations in heated soils inoculated with cyanobacteria // *Biology and fertility of soils (Biol. Fertile. Soils)*. 2001. V. 33(2). P. 118–125. <https://doi.org/10.1007/s003740000298>.

Acheampong M.A., Meulepas R.J.W., Lens P.N.L. Removal of heavy metals and cyanide from gold mine wastewater // *J. Chem Technol Biotechnol.* 2009. V. 85. P. 590–613. doi 10.1002/jctb.2358.

Aira M., Brandyn M. G., Lazcano C., Baath E., Dominguez J. Plant genotype strongly modifies the structure and growth of maize rhizosphere microbial communities // *Soil Biol. Biochem.* 2010. V. 42. P. 2276–2281. doi 10.1016 / j.soilbio.2010.08.029.

Albarracin V.H., Avila A.L., Amoroso M.J., Abate C.M. Copper removal ability by *Streptomyces* strains with dissimilar growth patterns and endowed with cupric reductase activity // *FEMS Microbiology Letters*. 2008. V. 288. P. 141–148. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1574-6968.2008.01335.x>.

Aldredge A.L. The potential role of particulate diatom exudates in forming nuisance mucilaginous scums // *Ann. Ist. Super. Sanita.* 1999. V. 35. № 3. P. 397–400.

Alvarez A., Catalano S.A., Amoroso M.J. Heavy metal resistant strains are widespread along *Streptomyces* phylogeny // *Mol. Phylogenet. Evol.* 2013. P. 1083–1088. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2012.11.025>.

Amann R.I., Ludwig W., Schleifer K.H. Phylogenetic identification and in situ detection of individual microbial cells without cultivation // *Microbiol. Rev.* 1995. V. 59. № 1. P. 143–169.

Anderson C.W.N., Brooks R.R., Chiarucci A., LaCoste C.J., Leblanc M., Robinson B.H., Simcocr R., Stewart R.B. Phytomining for nickel, thallium and gold // *Journal of geochemical exploration.* 1999. V. 67. P. 407–415. doi 10.1016/S0375-6742(99)00055-2.

Aris A., Leblanc S. Maternal and Fetal Exposure to Pesticides Associated to Genetically Modified Foods in Eastern Townships of Quebec, Canada // *Reproductive Toxicology.* 2011. V. 31. P. 528–533. doi: 10.1016/j.reprotox.2011.02.004.

Aristilde L., Xu Y., Morel F. M. M. Weak Organic Ligands Enhance Zinc Uptake in Marine Phytoplankton // *Environ. Sci. Technol.* 2012. V. 46 (10). P. 5438–5445. doi 10.1021/es300335u.

Avery S.V., Howlett N.G., Radice S. Copper toxicity towards *Saccharomyces cerevisiae*: Dependence on plasma membrane fatty acid composition // *Appl. and Environ. Microbiol.* 1996. V. 62. № 11. P. 3960–3966.

Azam F., Fonda U.S., Funari E. Significance of bacteria in the mucilage phenomenon in the northern Adriaticsea // *Ann. Ist. super. Sanita.* 1999. V. 35. № 3. P. 411–419.

Bachofen R. Mikrobennatten – wir betrachten Mikroorganismen ohne Mikroskop // *Labolife.* 1996. V. 5. № 5. P. 35–36.

Badri D.V., Weir T.L., Lelie D.V., Vivanco J.M. Rhizosphere chemicals dialogues: plant–microbe interaction // *Curr. Opin. Biotechnol.* 2009. V. 20 (6). P. 642–650. doi: 10.1016/j.copbio.2009.09.014.

Basnakova G., Macaskie L.E. Accumulation of zirconium and nickel by *Citrobacter* sp. // *J. Chem. Technol. Biotechnol.* 1999. V. 74. P. 509–514. doi: 10.1002/(SICI)1097-4660(199906)74:63.0.CO;2-D.

Bassler B.L. Tiny conspiracies: cell-to-cell communication allows bacteria to coordinate their activity// *Natur. Hist.* 2001. V. 110. № 5. P. 16–22.

Bentley S.D., Chater K.F., Cerdeno-Tarraga A.M., Challis G.L., Thomson N.R., James K.D., Harris D.E., Quail M.A., Kieser H., Harper D., Bateman A., Brown S., Chandra G., Chen C.W., Collins M., Cronin A., Fraser A., Goble A., Hidalgo J., Hornsby T., Howarth S.,

Huang C.H., Kieser T., Larke L., Murphy L., Oliver K., O'Neil S., Rabbinowitsch E., Rajandream M.A., Rutherford K., Rutter S., Seeger K., Saunders D., Sharp S., Squares R., Squares S., Taylor K., Warren T., Wietzorrek A., Woodward J., Barrell B.G., Parkhill J., Hopwood D.A. Complete genome sequence of the model actinomycete *Streptomyces coelicolor* A3(2) // *Nature*. 2002. Vol. 417. P. 141–147. doi: 10.1038/417141a.

Berard A., Pelte T. Les herbicides inhibiteurs du photo-système II, effets sur les communautés algales et leur dynamique // *Rev. sci. eau*. 1999. V. 12. № 2. P. 333–361. <https://doi.org/10.7202/705355ar>.

Bernat P., Gajewska E., Szewczyk R., Staba M. Tributyltin (TBT) induces oxidative stress and modifies lipid profile in the filamentous fungus *Cunninghamella elegans* // *Environ. Sci. and Pollut. Res.* 2014. V. 21. № 6. P. 4228–4235. <https://doi.org/10.1007/s11356-013-2375-5>.

Beveridge T.I., Fyfe W.S. Metal fixation by bacterial cell walls // *Can. J. Earth Sci.* 1985. V. 22. P. 1893–1898. doi.org/10.1139/e85-204.

Beveridge T.J. Role cellular design in bacterial metal accumulation and mineralization // *Ann. Rev. Microbiol.* 1989. V. 43. P. 147–171. doi: 10.1146/annurev.mi.43.100189.001051.

Bowker M.A., Maestre F. T., Eldrige D., Belnap J. Biological soil crusts (biocrusts) as a model system in community, landscape and ecosystem ecology // *Biodivers. and Conserv.* 2014. V. 23. № 7. P. 1619–1637. doi.org/10.1007/s10531-014-0658-x.

Brain R.A., Arnie J.R., Porch J.R., Hosmer A.J. Recovery of photosynthesis and growth rate in green, blue-green, and diatom algae after exposure to atrazine // *Environ. Toxicol. and Chem.* 2012. V. 31. № 11. P. 2572–2581. doi: 10.1002/etc.1988.

Bristol-Roach B.M. On the algae some normal English soils // *J. Agric. Sci.* 1927. V. 17. № 4. <https://doi.org/10.1017/S0021859600018839>.

Brooks R.R., Chambers M.F., Nicks L., Robinson B.H. Phytomining // *Trends in Plant Science*. 1998. V. 3. P. 359–362. doi:10.1016/S1360-1385(98)01283-7.

Brown R., Malcolm J., Larsen D.A., Bold H.C. Airborne algae: their abundance and heterogeneity // *Science*. 1964. Vol. 143. № 3606. P. 583–583. doi: 10.1126/science.143.3606.583.

Brummer G.W., Tiller K.G., Herms U., Clayton P.M. Adsorption-desorption and/or precipitation-dissolution processes of zinc in soil // *Geoderma*. 1983. V. 31. № 4. P. 337–354. doi.org/10.1016/0016-7061(83)90045-9.

Brusa T., Del Puppo E. Microbial degradation of the sulfonylurea herbicides // *Current knowledge*, 1995. V. 45. № 2. P. 321–330.

Buckley D.H., Schmidt T.M. The structure of microbial communities and the lasting impact of cultivation // *Microbiol. ecology*. 2001. V. 42. P. 11–21. <https://doi.org/10.1007/s002480000108>.

Büdel B., Colesie C., Green T.G.A., Grube M. Improved appreciation of the functioning and importance of biological soil crusts in Europe // *Biodivers and Conserv*. 2014. V. 23. № 7. P. 1639–1658. <https://doi.org/10.1007/s10531-014-0645-2>.

Burhenn M., Deml G. Biotests mit Bodenalgeln zur Okotoxikologie von Schwermetallen und zur Bewertung von Pflanzenschutzmitteln // *Mitt. Biol. Bundesanst. Land- und Forstwirtschaft*. Berlin-Dahlem. 1996. № 321. P. 130.

Burmolle M., Webb J.S., Rao D., Hansen L.H., Sorensen J., Kjelleberg S. Enhanced biofilm formation and increased resistance to antimicrobial agents and bacterial invasion are caused by synergistic interaction in multispecies biofilms // *Appl. and Environ. Microbiol*. 2006. V. 72. № 6. P. 3916–3923. doi: 10.1128/AEM.03022-05.

Cao X., Ma L.Q., Tu C. Antioxidative responses to arsenic in the arsenic-hyperaccumulator Chinese brake fern (*Pteris vittata* L.) // *Environmental pollution*. 2004. V. 128. P. 317–325. doi:10.1016/j.envpol.2003.09.018.

Chalam A.V., Sasikata C., Ramana C.V., Uma N.R., Rao P.R. Effect of pesticides on the diazotrophic growth and nitrogenase activity of purple nonsulfur bacteria // *Bull. Environ. Contam. and Toxicol*. 1997. V. 58. № 3. P. 463–468. doi: 10.1007/s001289900357.

Chander K., Dyckmans J., Hoepfer H., Joergensen R.G., Raubach M. Long-term effects on soil microbial properties of heavy metals from industrial exhaust deposition // *J. Plant. Nutrit. Soil Sc*. 2001. V. 164. № 6. P. 657–663. [https://doi.org/10.1002/1522-2624\(200112\)164:6<657:AID-JPLN657>3.0.CO;2-J](https://doi.org/10.1002/1522-2624(200112)164:6<657:AID-JPLN657>3.0.CO;2-J).

Chang F.C., Simcik M.F., Capel P.D. Occurrence and Fate of the Herbicide Glyphosate and Its Degradate Aminomethylphosphonic Acid in the Atmosphere // *Environmental Toxicology and Chemistry*. 2011. V. 30. P. 548–555. <https://doi.org/10.1002/etc.431>.

Chaudhry V., Dang H. Q., Tran N.Q., Mishra A., Chauhan P. S., Gill S.S., Nautiyal C. S., Tuteja N. Impact of salinity-tolerant MCM6 transgenic tobacco on soil enzymatic activities and the functional diversity of rhizosphere microbial communities // *Research in Microbiology*. 2012. V. 163. P. 511–517. doi: 10.1016/j.resmic.2012.08.004.

Christensen B.E. The role of extracellular polysaccharides in biofilms // *J. Biotechnol*. 1989. V. 10. P. 181–202. [https://doi.org/10.1016/0168-1656\(89\)90064-3](https://doi.org/10.1016/0168-1656(89)90064-3).

Concostrina-Zubiri L., Pescador D. S., Martinez I., Escudero A. Climate and small scale factors determine functional diversity shifts

of biological soil crusts in Iberian drylands // *Biodivers. And Conserv.* 2014. V. 23. № 7. P. 1757–1770. doi: <https://doi.org/10.1007/s10531-014-0683-9>.

Costerton J.W. Microbial interaction in biofilms // *Microb. Physiol. and Gene Regul.: Emerg. Princ. and Appl.* 1995. P. 20–21.

Coupe R.H., Kalkhoff S.J., Capel P.D., Gregoire C. Fate and Transport of Glyphosate and Aminomethylphosphonic Acid in Surface Waters of Agricultural Basins. *Pest. // Management Science.* 2012. V. 68. P. 16–30. doi: 10.1002 / ps.2212.

Croome R.L. Nitrogen fixation in the Algal Mats on Marion Island // *S. Afr. Tydskrif vir Antarktiese Navorsing.* 1973. № 3. P. 64–67.

Davey M.E., O'Toole G.A. Microbial biofilms: from ecology to molecular genetics // *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 2000. V. 64. P. 847–867. doi: *Microbiol. Mol. Biol. Rev.*

De Gabrieli R., Irato P., Piccinni E. Detoxifying mechanisms in *Astasia longa* // *J. Eukaryot. Microbiol.* 1996. V. 43. № 1. P. 22.

De J., Ramaiah N., Mesquita A., Verlekar X.N. Tolerance to various toxicants by marine bacteria highly resistant to mercury // *Mar. Biotechnol.* 2003. V. 5. № 2. P. 185–193. <https://doi.org/10.1007/s10126-002-0061-6>.

DeLorenzo M.E., Scott G.I., Ross P.E. Effects of the agricultural pesticides atrazine, deethylatrazine, endosulfan and chlorpyrifos on an estuarine microbial food web // *Environ. Toxicol. and Chem.* 1999. V. 18. № 12. P. 2824–2835. <https://doi.org/10.1002/etc.5620181224>.

Demain A., Fang La. The natural functions of secondary metabolites // *Adv. Biochem. Eng. Biotechnology. Microbiology.* 2000. V. 40. № 1. P. 24–27.

Derry A.M., Staddon W.J., Kevan P.G., Trevors J.T. Functional diversity and community structure of microorganisms in three arctic soils as determined by sole carbon source utilization // *J. of Biochem.* 2004. V. 8. P. 205–221. <https://doi.org/10.1023/A:1008893826597>.

Digrak M., Ozelik S. Effect of some pesticides on soil microorganisms // *Bull. Environ. Contam. and Toxicol.* 1998. V. 60. № 6. P. 916–922. <https://doi.org/10.1007/s001289900715>.

Dittman E., Glaub Y., Hisbergues M., Marsac N., Borner T. Microcystin – a cyanobacterial toxin with intercellular signaling function? // *Euresco conf. Bacterial neural networks. Abstr. Overnai.* 2002. P. 30.

Downing H.F., Delorenzo M.E., Fulton M.H., Scott G.I., Madden C.J., Kuklick J.R. Effects of the agricultural pesticides atrazine, chlorothonil and endosulfan on South Florida microbial assemblages // *Eco-toxicology.* 2004. V. 13. № 3. P. 245–260. <https://doi.org/10.1023/B:ECTX.0000023569.46544.9f>.

Drewniak L., Matlakowska R., Sklodowska A. Microbial impact on arsenic mobilization in Zloty Stok gold mine // *Advanced Materials Research*. 2009. V. 71–73. P. 121–124. <https://doi.org/10.4028/www.scientific.net/AMR.71-73.121>.

Drewniak L., Styczek A., Majder-Lopatka M., Sklodowska A. Bacteria, hypertolerant to arsenic in the rocks of an ancient goldmine, and their potential role in dissemination of arsenic pollution // *Environ. Pollut.* 2008. V. 156 (3). P. 1069–1074. doi: 10.1016/j.envpol.2008.04.019.

Elliott D.R., Thomas A.D., Hoon S.R., Sen R. Niche partitioning of bacterial communities in biological crusts and soil under grasses, shrubs and trees in the Kalahari // *Biodivers. and Conserv.* 2014. V. 23. № 7. P. 1709–1733. <https://doi.org/10.1007/s10531-014-0684-8>.

Evdokimova G.A., Mozgova N.P. Restoration of properties of cultivated soils polluted by copper and nickel // *J. of Environmental Monitoring*. 2003. V. 5. № 4. P. 667–670. doi: 10.1039/B210278C.

Falcini L., Sparvoli E., Tomaselli L. Effect of Nostoc (cyanobacteria) on the structure and stability of clay soil // *Biol. fertile. soils*, 1996. Vol. 23(3). P. 346–352. <https://doi.org/10.1007/BF00335965>.

Fan J., Ho L., Hobson P., Brookes J. Evaluation the effectiveness of copper sulfate, chlorine, potassium permanganate, hydrogenate peroxide and ozone on cyanobacterial cell integrity // *Water Res.* 2013. V. 47. № 14. P. 5153–5164. doi: 10.1016 / j.watres.2013.05.057.

Feng Y., Minard R.D., Bollag J.-M. Photolytic and microbial degradation of 3,5,6-trichloro-2-pyridinol // *Environ. Toxicol. and Chem.* 1998. V. 17. № 5. P. 814–819. <https://doi.org/10.1002/etc.5620170508>.

Ferrier C., Rasselzdegan F. Density-dependent effects of protozoans on specific growth rates in pico- and nanoplanktonic assemblages // *Limnol. Oceanogr.* 1991. Vol. 36 № 4. P. 657–669. <https://doi.org/10.4319/lo.1991.36.4.0657>.

Flemming H. C. Sorption sites in biofilms // *Water Sci. Tech.* 1995. V. 32. P. 27–33. [https://doi.org/10.1016/0273-1223\(96\)00004-2](https://doi.org/10.1016/0273-1223(96)00004-2).

Flechner V.R., Rainer N., Jahansen J.R., Sheri A. Algal diversity in North American desert soils // *Conference on Astrobiology and Planetary Mission, San Diego, Calif. 31 July-2 Aug. 2005. Proc. Spie.* 2005. P. 590–602. doi: 10.1117/12.623189.

Fritsch F.E. The role of algae growth in the colonization of new ground and in the determination of scenery // *The geographical Journal*. 1907. V. 30. № 5. P. 531–548. doi: 10.2307/1778061.

Furczak J., Koscielicka D. Saprofityczne mikrogrzyby oraz aktywnosc biochemiczna gleby brunatnej traktowanej eksperymentalnym fungicydem (IPO–12160) // *Pestycydy*. 1996. № 2. P. 13–33.

Gadd G.M. Heavy metal accumulation by bacteria and other microorganisms // *Experientia*. 1990. V. 46. P. 834–840. <https://doi.org/10.1007/BF01935534>.

Gadd G.M. Metals and microorganisms: A problem of definition // *FEMS Microbiol. Lett.* 1992. V. 100. P. 197–204. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6968.1992.tb14040.x>.

Gerard V.A., Dunham S.E., Rosenberg G. Nitrogen-fixation by cyanobacteria associated with *Codium fragile* (Chlorophyta): environmental effects and transfer of fixed nitrogen // *Marine Biology*. 1990. V. 105. P. 1–8. doi: 10.1007/BF01344264.

Ghabbour S.I., El-Ayouty E.Y., Khadr M.S., El-Tonsi A.M.S. Grazing by microfauna and productivity of heterocystous nitrogen-fixing blue-green algae in desert soils // *Oikos*. 1980. V. 34. № 2. P. 209–218. doi: 10.2307/3544185.

Gigliotti C., Allievi L., Salardi C., Ferrari F., Farini A. Microbial ecotoxicity and persistence in soil of the herbicide bensulfuron-methyl // *J. Environ., Sci. and Health*. 1998. V. 33. № 4. P. 381–398. doi: 10.1080/03601239809373152.

Goulder R. Grazing by the Ciliated Protozoon *Loxodes Magnus* on the Alga *Scenedesmus* in a Eutrophic Pond // *Oikos*. 1972. V. 23. № 1. P. 109–115. doi: 10.2307/3543931.

Grimm N.B. Role of macroinvertebrates in nitrogen dynamics of desert stream // *Ecology*. 1988. V. 69. № 6. P. 1884–1893. <https://doi.org/10.2307/1941165>.

Gross M. All together now // *Chem. Brit.* 2002. V. 38. № 9. P. 22.

Guo J.K., Lin Y.B., Zhao M.L., Ran Sun, Wang T.T., Tang M., Wei G.H. *Streptomyces plumbiresistens* sp. nov., a leadresistant actinomycete isolated from lead polluted soil in north-west China // *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. 2009. V. 59. P. 1326–1330. doi: 10.1099/ijs.0.004713-0.

Haferburg G., Kothe E. Microbes and metals: interactions in the environment // *J. Basic Microbiol.* 2007. V. 47. P. 453–467. doi: 10.1002/jobm.200700275.

Hammel W., Steubing L., Debus R. Assessment of the ecotoxic potential of soil contaminants by using a soil-algae test // *Ecotoxicol. and Environ. Safety*. 1998. V. 40. № 1–2. P. 173–176. doi: 10.1006/eesa.1998.1659.

Han F.X., Su Y., Monts D.L., Plondinec M.J., Banin A., Triplett G.E. As sesment of global industrialage antropogenic arsenic contamination // *Naturwissenschaften*. 2003. V. 90. P. 395–401. <https://doi.org/10.1007/s00114-003-0451-2>.

Hanel B.F., Krugel H., Fiedler G. Arsenical Resistance of Growth and Phosphate Control of Antibiotic Biosynthesis in *Streptomyces* //

J. of General Microbiology. 1989. V. 135. P. 583–591. doi: 10.1099/00221287-135-3-583.

Harel Y., Ohad I., Kaplan A. Activation of photosynthesis and resistance to photoinhibition in cyanobacteria within biological desert crust // Plant Physiol. 2004. V. 136. № 2. P. 3070–3079. doi: 10.1104/pp.104.047712.

Hartig C., Planer-Friedrich B. Thioarsenate Transformation by Filamentous Microbial Mats Thriving in an Alkaline, Sulfidic Hot Spring // Environ. Sci. Technol. 2012. 46 (8). P. 4348–4356. doi: 10.1021/es204277j.

Hattori T. Distribution and movement of Protozoa within and among soil aggregates // Bull. Jap. Soc. Microbial. Ecol. 1992. V. 7. № 2. P. 69–74.

Hawes J., Howard W.C., Vincent W.F. Desiccation and recovery of Antarctic cyanobacterial mats // Polar. Biol. 1992. V. 12. № 6–7. P. 587–594. <https://doi.org/10.1007/BF00236981>.

Hemida S.K., Omar S.A., Abdel-Mallek A.Y. Microbial populations and enzyme activity in soil treated with heavy metals // Water, Air and Soil. Pollut. 1997. V. 96. № 1–4. P. 13–22. <https://doi.org/10.1007/BF02406152>.

Henriksson E. Physiological Aspects on Blue-green Algae in Association with other Plants in Soil // Advances in Cyanophyta Research. 1978. P. 7–13.

Hirsh P.R. Release of transgenic bacterial inoculants – rhizobia as a case study // Plant and Soil. 2004. V. 266. P. 1–10. <https://doi.org/10.1007/s11104-005-4992-3>.

Ho T.-Y. Nickel limitation of nitrogen fixation in *Trichodesmium* // Limnol. and Oceanogr. 2013. V. 58. № 1. P. 112–120. <https://doi.org/10.1007/s10531-014-0684-8>.

Hopwood D.A. *Streptomyces* in Nature and Medicine: The Antibiotic Makers. Oxford University Press Inc.: New York, 2007. 250 p.

Hu Chuniang, Liu Yongoling. Algae colonization and succession in desert soil // 14 Inter. Conference on the Origin of Life, Beijng, 19–24 June 2005. Orig. Life and Evol. Bios, 2006. V. 36. № 3. P. 318–319.

Hudson-Edward K.A., Houghton S.L., Osborn A. Extraction and analysis of arsenic in soils and sediments // Trends in analytical chemistry. 2004. V. 23 (10–11). P. 745–752. doi:10.1016/j.trac.2004.07.010.

Hultberg M., Asp H., Marttila S., Bergstrand K.-J. Biofilm Formation by *Chlorella vulgaris* is Affected by Light Quality // Curr. Microbiol. 2014. V. 69. № 5. P. 699–702. doi: 10.1007/s00284-014-0645-1.

Icoz I., Saxena D., Andow D.A., Zwahlen C., Stotzky G. Microbial populations and enzyme activities in soil in situ under transgenic

corn expressing Cry proteins from *Bacillus thuringiensis* // J. Environ. Qual. 2008. V. 37. P. 647–662. doi:10.2134/jeq2007.0352.

Iglesia R., Castro D., Ginocchio R., Lelie D., Gonzalez B. Factors influencing the composition of bacterial communities at abandoned copper-tailings dumps // J. Appl. Microbiol. 2006. V. 100. № 3. P. 537–544. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2672.2005.02793.x>.

Ismail B.S., Goh K.M., Kader J. Effects of metsulfuron–methyl on microbial biomass and population in soils // J. Environ. Sci. and Health. 1996. V. 31. № 5. P. 987–999. doi: 10.1080/03601239609373049.

Isola D., Selbmann L., Hoog G. S., Fenice M. Isolation and Screening of Black Fungi as Degraders of Volatile Aromatic Hydrocarbons // Mycopathologia. 2013. V. 175. № 5–6. P. 369–379. <https://doi.org/10.1007/s11046-013-9635-2>.

Jaya M.R., Rangaswamy V. Effect of selected insecticides on population and nitrogen fixing efficiency of *Azospirillum* sp. in groundnut soils // J. Ecotoxicol. and Environ. Monit. 2006. V. 16. № 2. P. 147–169.

Jayasumana C., Gunatilake S., Senanayake P. Glyphosate, Hard Water and Nephrotoxic Metals: Are They the Culprits behind the Epidemic of Chronic Kidney Disease of Unknown Etiology in Sri Lanka? // International Journal. 2014. № 11(2). P. 2125–2147. <https://doi.org/10.3390/ijerph110202125>.

Jonkers H.V., Zosgornik H. Interactions between cyanobacteria and aerobic heterotrophic bacteria in hypersaline microbial mats // 10th Int. Symp. Phototroph. Prokaryotes, Barcelona, Aug. 26–31, 2000. P. 125.

Jorgensen B.B., Cohen Y., Reosbech N.P. Photosynthetic Potential and Light-Dependent Oxygen Consumption in a Benthic Cyanobacterial Mat // Appl. and Environmental Microbiology. 1988. V. 54. № 1. P. 176–182.

Kanazawa S., Mori K. Isolation of cadmium-resistant bacteria and their resistance mechanism // Soil Sci. and Plant Nutr. 1996. V. 42. № 4. P. 725–730. <https://doi.org/10.1080/00380768.1996.10416619>.

Kang S.Y., Lee J.U., Kim K.W. Selective biosorption of chromium (III) from wastewater by *Pseudomonas aeruginosa* // The 227th American Chemical Society National Meeting, Anaheim Division of Environmental Chemistry. 2004. ENVR. 91.

Kapur M., Bhatia R., Pandey G., Pandey J., Paul D., Jain R.K. A case study for assessment of microbial community dynamics in genetically modified Bt cotton crop fields // Curr. Microbiol. 2010. V. 61. P. 118–124. <https://doi.org/10.1007/s00284-010-9585-6>.

Katoh H., Furukawa J., Tomita-Yokotani K., Nishi Y. Isolation and purification of an axenic diazotrophic drought-tolerant cyanobacterium,

Nostoc commune, from natural cyanobacterial crusts and its utilization for field research on soils polluted with radioisotopes // *Biochim. et biophys. acta. Bioenerg.* 2012. V. 1817. № 8. P. 1499–1505. <https://doi.org/10.1016/j.bbabi.2012.02.039>.

Kayser G., Koeckritz T., Markert B. Bioleaching zur Reinigung schwermetallbelasteter Boden mit *Thiobacillus* spp. // *Wasser und Boden.* 2001. V. 53. № 1–2. P. 54–58.

Khalit Z. Toxicological response of a cyanobacterium *Phormidium fragile* to mercury // *Water, Air, and Soil Pollut.* 1997. V. 98. № 1–2. P. 179–185. <https://doi.org/10.1023/A:1026470529839>.

Kirk J.L., Beaudette L.A., Hart M., Moutoglis P., Klironomos J.N., Lee H., Trevors J.T. Methods of studying soil microbial diversity // *J. of Microbiological Methods.* 2004. V. 58. P. 169–188. doi: 10.1016/j.mimet.2004.04.006.

Koch G., Nadal-Jimenez P., Cool R.H., Quax W.J. *Deinococcus radiodurans* can interfere with quorum sensing by producing an AHL-acylase and an AHL-lactonase // *Microbiol. Lett.* 2014. V. 356. № 1. P. 62–70. <https://doi.org/10.1111/1574-6968.12479>.

Kothe E., Bergman H., Bochel G. Molecular mechanisms in bio-geo-interactions: from a case study to general mechanisms // *Geochemistry.* 2005. V. 65. P. 7–27. <https://doi.org/10.1016/j.chemer.2005.06.005>.

Kotrba P., Ruml T. Bioremediation of heavy metal pollution exploiting constituents, metabolites and metabolic pathways of living // *Collect. Czech. Chem. Commun.* 2000. V. 65. P. 1205–1247. doi: 10.1135/cccc20001205.

Kruger G.H.J., Eloff J.M. The effect of physico-chemical factors on growth relevant to the mass culture of axenic *Microcystis* // *Water Environment. Environmental Science Research.* Springer, Boston, MA. 1981. P. 193–229. https://doi.org/10.1007/978-1-4613-3267-1_15.

Kruger M., Schledorn P., Schrod W., Hoppe H.W., Lutz W., Shehata A.A. Detection of Glyphosate Residues in Animals and Humans // *J. of Environmental and Analytical Toxicology.* 2014. V. 4. P. 2. doi: 10.4172 / 2161-0525.1000210.

Kuyucak N., Volesky B. Accumulation of cobalt by marine alga // *Biotechnol. Bioeng.* 1989. Part 33. P. 809–814.

Lanaro R., Costa J.L., Cazenave S.O., Zanolli-Filho L.A., Tavares M.F., Chasin A.A. Determination of Herbicides Paraquat, Glyphosate and Aminomethylphosphonic Acid in Marijuana Samples by Capillary Electrophoresis // *J. of Forensic Sciences.* 2015. V. 60. P. 241–247.

Lange O.L., Kidron J., Budel B., Meyr A., Kilian E., Aleliovich A. Taxonomic composition and photosynthetic characteristics of the biological soil crusts covering sand dunes in the western Negev Desert // *Functional Ecology.* 1992. № 6. P. 519–527.

Langenheder S., Lindstrom E.S., Travník L.J. Structure and function of bacterial communities emerging from different sources under identical conditions // *Appl. and Environ. Microbiol.* 2006. V. 72. № 1. P. 212–220. doi: 10.1128/aem.72.1.212-220.2006.

Lazar D.A. The influence of simazine and metribuzine herbicides on some physiological processes in *Botryococcus braunii* // *Bulg. J. Plant Physiol.* 1998. P. 312.

Ledin M. Accumulation of metals by microorganisms – process and importance for soil systems // *Eath Sci. Rev.* 2000. V. 51. P. 1–31. [https://doi.org/10.1016/S0012-8252\(00\)00008-8](https://doi.org/10.1016/S0012-8252(00)00008-8).

Ledin M., Krantz-Rulcker C., Allard B. Microorganisms as metal sorbents. Comparison with other soil constituents in multi-compartment systems // *Soil Biol. and Biochem.* 1999. V. 31. № 12. P. 1639–1648. doi: 10.1016/S0038-0717(99)00073-5.

Lee Y.E., Yang S.H., Bae T.W., Kang H.G., Lim P.O., Lee H.Y. Effects of field-grown genetically modified *Zoysia grass* on bacterial community structure // *J. Microbiol. Biotechnol.* 2011. V. 21. P. 333–340. doi: 10.4014/jmb.1010.10004.

Lelong A., Jolley D., Soudant P., Hegaret H. Impact of copper exposure on *Pseudo-nitzschia* spp. Physiology and domoic acid production // *Aquat. Toxicol.* 2012. V. 118–119. P. 37–47. doi: 10.1016/j.aquatox.2012.03.010.

Levit G.S., Gorbuchina A.A., Krumbein W.E. Geophysiology of cyanobacterial biofilms and the «dissymmetry» principle // *Bull. Inst. ocnogr.* 1999. P. 175–196.

Li X.R., Zhang P., Su Y.G., Jia R.L. Carbon fixation by biological soil crusts following revegetation of sand dunes in arid desert regions of China: A four-year field study // *Catena.* 2012. V. 97. P. 119–126. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2012.05.009>.

Lin Y.B., Wang X.Y., Li H.F., Wang N.N., Wang H.X., Tang M., Wei G.H. *Streptomyces zinciresistens* sp. nov., a zinc-resistant actinomycete isolated from soil from a copper and zinc mine // *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology.* 2011. V. 61. P. 616–620. doi: 10.1099/IJS no.0.024018-0.

Loaec M., Olier R., Guezennec J. G. Uptake of lead, cadmium and zinc by a novel bacterial exopolysaccharide // *Water Res.* 1997. V. 31. P. 1171–1179. [https://doi.org/10.1016/S0043-1354\(96\)00375-2](https://doi.org/10.1016/S0043-1354(96)00375-2).

Lopez-Maury L., Garcia-Dominguez M., Florencio F.J., Reyes J.C. A two component signal transduction system involved in nickel sensing in the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803 // *Mol. Microbiol.* 2002. V. 43. P. 247–256. doi: 10.1046/j.1365-2958.2002.02741.x.

Lukow T., Dunfield P.F., Liesack W. Use of the T-RFLP technique to assess spatial and temporal changes in the bacterial community

structure within an agricultural soil planted with transgenic and non-transgenic potato plants // *FEMS Microbiol. Ecol.* 2000. V. 32. P. 241–247. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2000.tb00717.x>.

Ma J., Liang W., Xu L., Wang S., Wei Y., Lu J. Acute toxicity of 33 herbicides to the green alga *Chlorella pyrenoidosa* // *Bull. Environ. Contam. and Toxicol.* 2001. V. 66. № 4. P. 536–541. <https://doi.org/10.1007/s001280040>.

Majewski M.S., Coupe R.H., Foreman W.T., Capel P.D. Pesticides in Mississippi Air and Rain: A Comparison between 1995 and 2007 // *Environmental Toxicology and Chemistry.* 2014. V. 33. P. 1283–1293. <https://doi.org/10.1002/etc.2550>.

Majzlik P., Strasky A., Adam V., Nemeč M., Trnkova L., Zehnalek J., Hubalek J., Provazník I., Kizek R. Influence of Zinc (II) and Copper (II) Ions on *Streptomyces* Bacteria Revealed by Electrochemistry // *Int. J. Electrochem. Sci.* 2011. N 6. P. 2171–2191.

Malam I.O., Le Bissonnais Y., Defarge C., Trichet J. Role of a cyanobacterial cover on structural stability of sandy soils in Sahelian part of western Niger // *Geoderma.* 2001. V. 101. № 3–4. P. 15–30. [https://doi.org/10.1016/S0016-7061\(00\)00093-8](https://doi.org/10.1016/S0016-7061(00)00093-8).

Malam I.O., Stal L.J., Defarge C., Conte A., Trichet J. Nitrogen fixation by microbial crusts from desiccated Sahelian soils (Niger) // *Soil. Biol. Biochem.* 2001. V. 33(10). P. 1425–1428. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(01\)00046-3](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(01)00046-3).

Marqus R. X., Simon-Pujol D.M., Fuste M. C., Congregado F. Uranium accumulation by *Pseudomonas* sp. EPS-5028 // *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 1991. V. 35. P. 406–410. <https://doi.org/10.1007/BF00172734>.

Marrs T.C., Maynard R. L., Sidell F. R. *Chemical Warfare Agents: Toxicology and Treatment.* Chichester: John Wiley & Sons, 1996. 243 p.

Matera V., Le Hecho I. Arsenic behavior in contaminated soils: mobility and speciation // *Heavy metals release in soils* / Ed. H. M. Selim, D. L. Sparks. CRC Press. Boca Raton, FL. 2001. P. 207–235. doi: 10.1201/9781420032611.ch10.

Mercurio P., Flores F., Mueller J.F., Carter S., Negri A.P. Glyphosate Persistence in Seawater // *Marine Pollution Bulletin.* 2014. V. 85. P. 385–390. doi: 10.1016/j.marpolbul.2014.01.021}.

Microbial biodegradation of phosphonates // Пат. 7001758, СИИА (2006).

Munro N.B., Talmage S.S., Griffin G.D., Waters L.C., Watson A.P., King J.F., Hauschild V. The sources, fate, and toxicity of chemical warfare agent degradation products // *Environ. Health Perspect.* 1999. V. 107(12). P. 933–974. doi: 10.1289/ehp.99107933.

Nagarkar S., Williams G.A., Subramanian G., Saha S. Cyanobacteria-dominated biofilms: a high quality food resource for intertidal grazers // *Hydrobiologia*, 2004. V. 512. № 1. P. 89–95. https://doi.org/10.1007/978-94-007-0944-7_12.

Narusaka Y., Narusaka M., Kobayashi H., Satoh K. The herbicide-resistant species of the cyanobacterial D-1 protein obtained by thorough and random in vitro mutagenesis // *Plant and Cell Physiol.* 1998. V. 39. № 6. P. 620–626. doi: 10.1093/oxfordjournals.pcp.a029413.

Nedossekina A.G. The estimation of insecticide influence on the green microalgae // *Водные экосистемы и организмы*. 2000. № 2. С. 19.

Nelson K.J., Hoagland K.D., Siegfried B.D. Chronic effects of atrazine on tolerance of a benthic diatom // *Environ. Toxicol. and Chem.* 1999. V. 18. № 5. P. 1038–1045. <https://doi.org/10.1002/etc.5620180531>.

Neuhaus W., Pallutt B. Eucaryotische Bodenalgae – Indikatoren für Auswirkungen von Herbiziden in Landwirtschaftlich genutzten Boden // *Mitt. Biol. Bundesanst. Land und Forstwirtschaft. Berlin-Dahlem*. 1998. № 357. P. 392.

Noel-Georis I., Vallaeys T., Chauvaux R., Monchy S., Falmagne P., Mergey M., Wattiey R. Global analysis of the *Ralstonia metallidurans* proteome: prelude for the large-scale study of heavy metal response // *Proteomics*. 2004. V. 4. P. 151–179. doi: 10.1002 / pmic.200300551.

Nordstrom D. K. Worldwide occurrences of arsenic in groundwater. *Science*. 2002. V. 296 (5576). P. 2143–2145. doi: 10.1126/science.1072375.

Nourbakhsh M.N., Kilicarslan S., Ilhan S., Ozdag H. Biosorption of Cr⁶⁺, Pb²⁺, Cu²⁺ ions in industrial waste water on *Bacillus* sp. // *Chem. Eng. J.* V. 85. 2002. P. 351–355. [https://doi.org/10.1016/S1385-8947\(01\)00227-3](https://doi.org/10.1016/S1385-8947(01)00227-3).

Nystrom B., Bjornsater B., Blank H. Effects of sulfonylurea herbicides on non-target aquatic microorganisms // *Aquat. Toxicol.* 1999. V. 47. № 1. P. 9–22. doi: 10.1126/наука.1072375.

Ogram A. Soil molecular ecology at age 20: methodological challenges for the future // *Soil Biol. Biochem.* 2000. V. 32. P. 1499–1504. doi: 10.1016/S0038-0717(00)00088-2.

Oliveira A.P., Pampulha M.E., Bennett J.P. A two year field study with transgenic *Bacillus thuringiensis* maize: effects on soil microorganisms // *Sci. Total Environ.* 2008. V. 405. P. 351–357. doi: 10.1016 / j.scitotenv.2008.05.046.

Osamura N., Murata K., Kimura A. Cytosolic C–P bond cleavage activity in bacterial cells isolated from soil // *Journal of Fermentation and Bioengineering*. 1991. V. 71(2). P. 128–130. [https://doi.org/10.1016/0922-338X\(91\)90238-C](https://doi.org/10.1016/0922-338X(91)90238-C).

Paperi R., Micheletti E., De Phillippis R. Optimization of copper sorbing-desorbing cycles with confined cultures of the exopolysaccharide-producing cyanobacterium *Cyanospira capsulate* // J. Appl. Microbiol. 2006. V. 101. № 6. P. 1351–1356. doi: 10.1016/0922-338X(91)90238-C.

Parker D.L., Michalick J.E., Plude J.L., Plude M.J., Clark T.P., Egan L., Flom J.J., Rauli L.C., Kumar H.D. Sorption of metals by extracellular polymers from the cyanobacterium *Mycrocystis aeruginosa* f. *flos-aquae* strain C3-40 // J. Appl. Phycol. 2000. V. 12. № 3–5. P. 219–224. doi: 10.1023 / A: 1008195312218.

Patton L.E., Shuler M.L., Lion L.W. Behavior of lead in a model microbial predator-prey system // Environ. Toxicol. and Chem. 2005. V. 24. № 11. P. 2734–2741. doi:10.1897/04-663R.1.

Pawlic-Skowronska B., Skowronski T. Sinice I ich interkeje z metalami ciezkimi // Wiad. Bot. 1996. V. 40. P. 17–30. № 3–4. P. 17–30.

Pinchasov Y., Berner T., Dubinsky Z. The effect of lead on photosynthesis, as determined by photoacoutics in *Synechococcus leopoliensis* (cyanobacteria) // Water, Air, and Soil Pollut. 2006. V. 175. № 1–4. P. 117–125. <https://doi.org/10.1007/s11270-006-9116-z>.

Pipke R., Amrhein N. Degradation of the phosphonate herbicide glyphosate by *Arthrobacter atrocyaneus* ATCC 13752 // Appl. Environ. Microb. 1988. V. 54(5). P. 1293–1296.

Pócs T. Cyanobacterial crust types, as strategies for survival in extremal habitats // Acta bot. hung. 2009. V. 51. № 1–2. P. 147–178. doi: 10.1556/ABot.51.2009.1-2.16.

Qian Haifeng, Chen Wei, Li Jingjing, Wang Jui, Zhou Zhen, Lui Weiping, Fu Zhegwei. The effect of exogenous nitric oxide on alleviating herbicide damage in *Clorella vulgaris* // Aquat. Toxicol. 2009. V. 82. № 4. P. 250–257. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2009.02.008>.

Quigg A., Chin W.C., Chen C.S., Zhang S., Jiang Y., Miao A.J., Schwehr K.A., Xu C., Santschi P.H. Direct and Indirect Toxic Effects of Engineered Nanoparticles on Algae: Role of Natural Organic Matter // ACS Sustainable Chem. Eng. 2013. V. 1 (7). P. 686–702. doi: 10.1021/sc400103x.

Quintelas C., Tavares T. Lead and Iron removal from aqueous solution: Biosorption by a bacterial biofilm // Resour. and Environ. Biotechnol. 2002. V. 3. № 4. P. 193–202.

Raggio J., Pintado A., Vivas M., Sancho L.G. Continuous chlorophyll fluorescence, gas exchange and microclimate monitoring in a natural soil crust habitat in Tabernas badlands, Almeria, Spain: progressing towards a model to understand productivity // Biodivers. and Conserv. 2014. V. 23. № 7. P. 1809–1826. <https://doi.org/10.1007/s10531-014-0692-8>.

Rao C.R.N., Lyengar L., Venkobachar C. Sorption of copper (II) from aqueous phase by waste biomass // *J. Environ. Eng.* 1993. V. 119. P. 369–377. [https://doi.org/10.1061/\(ASCE\)0733-9372\(1993\)119:2\(369\)](https://doi.org/10.1061/(ASCE)0733-9372(1993)119:2(369)).

Ravel J., Schrempf H., Hill R. T. Mercury Resistance Is Encoded by Transferable Giant Linear Plasmids in Two Chesapeake Bay *Streptomyces* Strains // *Applied and environmental microbiology*. 1998. T. 64. №. 9. С. 3383–3388.

Raytapadar S., Datta R., Paul A.K. Effects of some heavy metals on growth, pigment and antibiotic production by *Streptomyces galbus* // *Acta Microbiol. Immunol. Hung.* 1995. V. 42. P. 171–177.

Renaut J., Sasson A., Parson H.W., Stewart W.D. P. Nitrogen-fixing alga in Morocco // *Nitrogen fixation by free-living microorganisms*. Cambridge, 1975. P. 229–246.

Rho J., Kim J. Heavy Metal Biosorption and its Significance to Metal Tolerance of *Streptomyces* // *J. Microbiol.* 2002. V. 40. P. 51–54.

Rioboo C., O'Connor J.E., Prado R., Herrero C., Cid A. Cell proliferation alteration in *Clorella* cells under stress conditions // *Aquat. Toxicol.* 2009. V. 94. № 3. P. 229–237. doi: 10.1016/j.aquatox.2009.07.009.

Riva M.C., Lopez D., Fabian L. Toxicidad de plaguicidas organofosforados en microalgas acuáticas // *Bol. Intexte.* 1998. № 113. P. 25–29.

Robinson N.J., Whitehall S.K., Cavet J.S. Microbial metallothioneins // *Adv. Microbiol. Physiol.* 2001. V. 44. P. 173–213. doi: 10.1016/S0065-2911(01)44014-8.

Saenz M.E., Di Marzio W.D., Alberdi J.L., del Carmen T.M. Effects of technical grade and a commercial formulation of glyphosate on algal population growth // *Bull. Environ. Contam. and Toxicol.* 1997. V. 59. № 4. P. 638–640. <https://doi.org/10.1007/s001289900527>.

Sajbidor J., Lamacka M., Balaz L., Huong L.M., Ciesarova Z. Influence of new fenpropimorph fungicides on the growth and sterol composition in *Saccharomyces cerevisiae*: Relationship between structure and activity // *J. Pharm. and Pharmacol.* 1998. V. 50. № 3. P. 297–301. doi: 10.1111/j.2042-7158.1998.tb06864.x.

Sancho E., Sanchez M., Ferrando M.D., Andreu-Moliner E. Effects of thiobencarb herbicide to an alga (*Nannochloris oculata*) and the cladocera (*Daphnia magna*) // *J. Environ. Sci. and Health.* 2001. V. 36. № 1. P. 55–65. doi: 10.1081/PFC-100000916.

Saygideger S. Bioaccumulation and toxicity of zinc in *Spirogyra fluviatilis* Hilse (Chlorophyta) // *Water, Air and Soil Pollut.* 1998. V. 101. № 1–4. P. 323–331. doi: 10.1023/A:1004994206276.

Schmidt A., Haferburg G., Schmidt A., Lischke U., Merten D., Ghergel F., Buchel G., Kothe E. Heavy metal resistance to the extreme: *Streptomyces* strains from a former uranium mining area // *Chem Erde-Geochem.* 2009. V. 69. P. 35–44. doi: 10.1016/j.chemer.2007.11.002.

Schmidt A., Hagen M., Schutze E., Schmidt A., Kothe E. In silico prediction of potential metallothioneins and metallothistins in actinobacteria // *J Basic Microbiol.* 2010. V. 50. P. 562–569. <https://doi.org/10.1002/jobm.201000055>.

Schmidt A., Haferburg G., Sineriz M., Merten D., Buchel G., Kothe E. Heavy metal resistance mechanisms in actinobacteria for survival in AMD contaminated soils // *Geochemistry.* 2005. V. 65. P. 131–144. <https://doi.org/10.1016/j.chemer.2005.06.006>.

Schotze E., Kothe E. Heavy Metal-Resistant *Streptomyces* in Soil. In: *Bio-Geo Interactions in Metal Contaminated Soils* // *Soil Biology.* 2012. V. 31. P. 163–182. https://doi.org/10.1007/978-3-642-23327-2_9.

Scribner E.A., Battaglin W.A., Gilliom R.J., Meyer M.T. Concentrations of Glyphosate, Its Degradation Product, Aminomethylphosphonic Acid, and Glufosinate in Ground- and Surface Water, Rainfall, and Soil Samples Collected in the United States, 2001–06 // *Geological Survey Scientific Investigations Report.* 2007.

Senef S., Swanson N., Li C., Koenig G. Death as a Drug Side Effect in FAERS: Is Glyphosate Contamination a Factor? // *Agricultural Sciences.* 2015. V. 6. P. 1472–1501. doi: 10.4236/as.2015.612143.

Shen Jianying, Luo Wei Effects of monosulfuron on growth, photosynthesis, and nitrogenase activity of three nitrogen-fixing cyanobacteria // *Arch. Environ. Contam. and Toxicol.* 2011. V. 60. № 1. P. 34–43. <https://doi.org/10.1007/s00244-010-9534-1>.

Silver S., Rosen B., Misarat P. DNA sequencing analysis of mercuric and arsenic resistance operons of plasmids from Gram-negative and Gram-positive bacteria // *Genetics of Industrial Microorganisms* / Ed. by M. Alacevic, D. Hranueli, Z. Toman. Zagreb, Yugoslavia: Pli-va. 1987. P. 357–371.

Smylla A., Mroczkowska-Badner E. Influence of cadmium ions on *Streptomyces* strains // *Acta Microbiol. Pol.* 1991. V. 40. P. 51–58.

So N.W., Rho J.Y., Lee S.Y., Hancock I.C., Kim J.H. A lead-absorbing protein with superoxide dismutase activity from *Streptomyces subruttilus* // *FEMS Microbiol. Lett.* 2001. V. 194. P. 93–98.

Soares E.V., Durate A.P., Boaventura R.A., Soares H.M. Viability and release of complexing compounds during accumulation of heavy metals by brewers yeast // *Appl. Microbiol. and Biotechnol.* 2002. V. 58. № 6. P. 836–841. <https://doi.org/10.1007/s00253-002-0947-2>.

- Song X.Y., Song Y.F., Sun T.H., Zhou Q. Biodegradation of aromatic hydrocarbons and dynamics of microbe growth in soils contaminated with mineral oil // *Huan Jing Ke Xue*. V. 25 (3). P. 115–119.
- Stachowski-Haberkorn S., Jerome M., Rouxel J., Khelifi C. Multigenerational exposit of the microalga *Tetraseimis suecica* to diuron leads to spontaneous long-term strain adaptation // *Toxicol.* 2013. V. 140–141. P. 380–388. doi:10.1016/j.aquatox.2013.06.016.
- Stal L.J., Krumbein W. E. Isolation and characterization of cyanobacteria from a marine microbial mat // *Bot. Mar.* 1985. V. 28. P. 351–365. doi: <https://doi.org/10.1515/botm.1985.28.8.351>.
- Stanley N.R., Lazazzera B.A. Environmental signals and regulatory pathways that influence biofilm formation // *Mol. Microbiol.* 2004. V. 52. № 4. P. 917–924. doi: 10.1111/j.1365-2958.2004.04036.x.
- Steven B., Gallegos-Graves L.V., Yeager C.M., Belnap J., Evans R.D., Kuske C.R. Dryland biological soil crust cyanobacteria show unexpected decreases in abundance under long-term elevated CO₂ // *Environ. Microbiol.* 2012. V. 14. № 12. P. 32–58. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.12011>.
- Stoiber T.L., Shafer M.M., Armstrong D.E. Differential effects of copper and cadmium exposure on toxicity endpoints and gene expression in *Chlamydomonas reinhardtii* // *Environ. Toxicol. and Chem.* 2010, V. 29. № 1. P. 191–200. doi: 10.1002/etc.6.
- Strauss E. A symphony of bacterial voices // *Science*. 1999. V. 284. № 5418. P. 1302–1304. doi: 10.1126/science.284.5418.1302.
- Strohl W.R. Antimicrobials // *Bull. A.T. (Ed.), Microbial Diversity and Bioprocessing*. American Society for Microbiology, Washington DC. 2004. P. 336–355. doi: 10.1128/9781555817770.ch31.
- Surette M.G. Interaction and communication in mixed microbial communities // *Euresco conf. Bacterial neural networks*. 2002. P. 14.
- Sutherland I.W. A natural terrestrial biofilms // *J. Ind. Microbiol. Biotechnol.* 1996. V. 17 (3/4). P. 281–283. <https://doi.org/10.1007/BF01574702>.
- Sutherland I.W. Biofilms-formation, structure and interactions // *Euresco conf. Bacterial neural networks*. 2002. P. 4.
- Szomolay B., Klapper I., Dockery J., Stewart P.S. Adaptive responses to antimicrobial agents in biofilms // *Environ Microbiol.* 2005. V. 7. № 8. P. 1186–1191. doi: 10.1111/j.1462-2920.2005.00797.x.
- Tadanier C.J., Schreiber M.E., Roller J.W. Arsenic Mobilization through Microbially Mediated Deflocculation of Ferrihydrite // *Environ. Sci. Technol.* 2005. V. 39. P. 3061–3068. doi: 10.1021/es048206d.
- Tang J., Hoagland K.D., Siegfried B.D. Uptake and bioconcentration of atrazine by selected freshwater algae // *Environ. Toxicol. and Chem.* 1998. V. 17. № 6. P. 1085–1090. <https://doi.org/10.1002/etc.5620170614>.

Tang J.-X., Hoagland K.D., Siegfried B.D. Different toxicity of atrazine to selected freshwater algae // *Bull. Environ. Contam. and Toxicol.* 1997. V. 59. № 4. P. 631–637. doi: 10.1007/s001289900526.

Titah H.S., Sheikh Abdullah S.R., Anuar N., Idris M., Basri H., Mukhlisin M. Isolation and screening of arsenic resistant rhizobacteria of *Ludwigia octovalvis* // *African Journal of Biotechnology.* 2011. V. 10(81). P. 18695–18703. doi: 10.5897/AJB11.2740.

Tobor-Kaplon M.A., Bloem J., De Ruyter P.C. Functional stability of microbial communities from long-term stressed soils to additional disturbance // *Environ. Toxicol. and Chem.* 2006. V. 25. № 8. P. 1993–1999. <https://doi.org/10.1897/05-398R1.1>.

Tomioka N., Uchiyama H., Yagi O. Cesium accumulation and growth characteristics of *Rhodococcus erythropolis* CS98 and *Rhodococcus* sp. strain CS402 // *Appl. Env. Microbiol.* 1994. V. 14, 2. P. 283–290.

Torsvik V., Sorheim R., Goksoyr J. Total bacterial diversity in soil and sediment communities: a review // *J. Indust. Microbiol.* 1996. V. 17. P. 170–178. <https://doi.org/10.1007/BF01574690>.

Tripathi V.N., Strivastova S. Ni²⁺-uptake in *Pseudomonas putida* strain S4: A possible role of Mg²⁺-uptake pump // *J. Biosci.* 2006. V. 31. № 1. P. 61–67. <https://doi.org/10.1007/BF02705236>.

Tsai S., Singh S., Chen W. Arsenic metabolism by microbes in nature and the impact on arsenic remediation // *Curr. Opin. Biotechnol.* 2009. V. 20 (6). P. 659–667. doi 10.1016/j.copbio.2009.09.013.

Tsezos M., Volesky B. Biosorption of uranium and thorium // *Bio-technol. Bioeng.* 1981. V. 23. P. 583–604. <https://doi.org/10.1002/bit.260230309>.

Tu C.V. Effect of selected herbicides on activities of microorganisms in soils // *J. Environ. Sci. and Health.* 1996. V. 31. № 6. P. 1201–1214. <https://doi.org/10.1080/03601239609373062>.

Ueno A., Ito Y., Yamamoto Y., Yumoto I., Okuyama H. Bacterial community changes in diesel-oil-contaminated soil microcosms biostimulated with LURIA-BERTANI medium or bioaugmented with a petroleum-degrading bacterium, *Pseudomonas aeruginosa* strain WatG // *J. Basic. Microbiol.* 2006. V. 46. № 4. P. 310–317. doi: 10.1002/jobm.200510116.

Vadkertiova R., Slavikova E. Metal tolerance of yeast isolated from water, soil and plant // *J. Basic Microbiol.* 2006. V. 46. № 2. P. 145–152. doi: 10.1002/jobm.200510609.

Vails M., de Lorenzo V. Exploiting the genetic and biochemical capacities of bacteria for the remediation of heavy metal pollution // *FEMS Microbiol. Rev.* 2002. V. 26. P. 327–338. doi: 10.1016/S0168-6445(02)00114-6.

Veglio F., Beolchini F. Removal of metals by sorption: a review // Hydrometallurgy. 1997. V. 44. P. 301–316. [https://doi.org/10.1016/S0304-386X\(96\)00059-X](https://doi.org/10.1016/S0304-386X(96)00059-X).

Veluci R.M., Neher D.A., Weicht T.R. Nitrogen fixation and leaching of biological soil crust communities in mesic temperate soils // Microbial. Ecol. 2006. V. 51. № 2. P. 189–196. doi: 10.1007/s00248-005-0121-3 &.

Villbraudt M., Stal L.J., Krumbein W. Interactions between nitrogen fixation and oxygenic photosynthesis in marine cyanobacterial mat // FEMS Microbiol Ecol. 1990. V. 74. № 1. P. 59–72. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6968.1990.tb04052.x>.

Volesky B. Detoxification of metal-bearing effluents: biosorption for the next century // Hydrometallurgy. 2001. V. 59. P. 203–216. doi: 10.1016 / S0304-386X(00)00160-2}.

Wang Meng-Jiao, Wang Wen-Xiong. Cadmium in Three marine phytoplankton: Accumulation, subcellular fate and thiol induction // Aquat. Toxicol. 2009. V. 95. № 2. P. 99–107. doi: 10.1016/j.aquatox.2009.08.006.

Waters C.M., Bassler B.L. Quorum sensing: Cell-to-cell communication in bacteria // Annual Review of Cell and Developmental Biology. 2005. V. 21. P. 319–346. doi: 10.1146/annurev.cellbio.21.012704.131001.

Watt R.K., Ludden P.W. Ni²⁺ transport and accumulation in *Rhodospirillum rubrum* // J. Bacteriol. 1999. V. 181. P. 4554–4560.

Wei L., Yu H., Fen S., Wang L. The effect of three sulfonylurea herbicides and their degradation products on the green algae *Chlorella pyrenoidosa* // Chemosphere. 1998. V. 37. № 4. P. 747–751. [https://doi.org/10.1016/S0045-6535\(98\)00076-9](https://doi.org/10.1016/S0045-6535(98)00076-9).

Weinberg E.D. Roles of trace metals in transcriptional control of microbial secondary metabolism // Biological Metals. 1990. V. 2. P. 191–196. <https://doi.org/10.1007/BF01141358>.

Weiner R., Kovach J., Chang E., Walch M. Influence of microbial biofilms on the cycling and impact of heavy metals // 37th Conf. Int. Assoc. Great Lakes Res. and Estuarine Res. Fed., Windsor, June 5–9 1994. 1994. P. 99.

White C., Wilkinson S. C., Gadd G.M. The role of microorganisms in biosorption of toxic metals and radionuclides // Int. Biodegrad. Biodegr. 1995. V. 35. P. 17–40. [https://doi.org/10.1016/0964-8305\(95\)00036-5](https://doi.org/10.1016/0964-8305(95)00036-5).

Xu Bujin, Zhang Yongxi, Zhu Nanwen, Ming Hong, Chen Meici, Zao Yuhua. Effects of methamidophos on soil microbial activity // Environ. Behav. Crop. Prot. Chem. 1997. P. 489–494.

Yong P., Macaskie L.E. Effect of substrate concentration and nitrate inhibition on product release and heavy metal removal by a *Citrobacter* sp. // Biotechnol. and Bioeng. 1997. V. 55. № 6. P. 821–830. doi: 10.1002/(SICI)1097-0290(19970920)55:6<821::AID-BIT1>3.0.CO;2-I.

Zaccaro M.M.C., Zulpa C.G., Storni C.M., Palma R.M., Colombo K. Effect of cyanobacterial inoculation and fertilizers on rice seedlings and postharvest soil structure // Commun. Soil Sci. and Plant Anal., 1999. V. 30. № 1–2. P. 97–107. <https://doi.org/10.1080/00103629909370187>.

Zhang Weiguo, Liu Min, Zhang Peitiang, Yu Fugen. Effects of Paraquat on Photosynthetic Pigments, Antioxidant Enzymes, and Gene Expression in *Chlorella pyrenoidosa* under Mixotrophic Compared with Autrophic Conditions // Arch. Environ. Contam. and Toxicol. 2014. V. 67. № 4. P. 593–600. doi: 10.1007/s00244-014-0067-x.

Zhou Guang-Cu, Peng Fu-Qiang, Zhang Li-Juan, Ying Guang-Guo. Biosorption of zinc and copper from aqueous solutions by two freshwater green microalgae *Chlorella pyrenoidosa* and *Scenedesmus obliquus* // Environ. Sci. and Pollut. Res. 2012. V. 19. № 7. P. 2918–2929. doi: 10.1007/s11356-012-0800-9.

Zhou Shiqing, Shao Yisheng, Gao Naiyun, Deng Yang. Effect of different algae on the photosynthetic capacity, cell integrity and microcystin-LR release of *Microcystis aeruginosa* // Sci. Total Environ. 2013. V. 463–464. P. 111–119. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2013.05.064>.

Zhu Y.G., Rosen B.P. Perspectives for genetic engineering for the phytoremediation of arsenic-contaminated environments: from imagination to reality? // Curr Opin Biotechnol. 2009. V. 20. P. 220–224. doi: 10.1016/j.copbio.2009.02.011.

Zsolt S., Katai J., Nagy P.T., Zsuposne A.O. The effect of different herbicides on some factors of carbon cycle in a chernozem // Bul. Univ. Agr. Sci. and Vet. Med. 2007. V. 63–64. P. 340.

Научное издание

**УСТОЙЧИВОСТЬ МИКРОБНЫХ КОМПЛЕКСОВ ПОЧВЫ
К АНТРОПОГЕННЫМ ФАКТОРАМ СРЕДЫ**

*Рекомендовано к изданию Ученым советом
ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН*

Оригинал-макет и корректура – Е.А. Волкова

Издание электронное. DOI: 10.31140/book-2018-05