

Российская академия наук
Уральское отделение
Коми научный центр
Институт биологии

Вятский государственный гуманитарный университет

**БИОЛОГИЧЕСКИЙ
МОНИТОРИНГ
ПРИРОДНО-ТЕХНОГЕННЫХ СИСТЕМ**

Под редакцией *Т.Я. Ашихминой, Н.М. Алалыкиной*

Сыктывкар 2011

УДК 504.064
ББК 20.1(2Р-4Ки)
Б 63

Коллектив авторов. **Биологический мониторинг природно-техногенных систем** / Под общ. ред. Т.Я. Ашихминой, Н.М. Алалыкиной. – Сыктывкар, 2011. – 388 с. (Коми научный центр УрО РАН).

Представлены многолетние данные исследований ученых лаборатории биомониторинга Института биологии Коми НЦ УрО РАН и Вятского государственного гуманитарного университета по диагностике состояния окружающей природной среды и техногенно-нарушенных территорий Кировской области. Особое внимание уделено наиболее эффективным и информативным методам биоиндикации и биотестирования. В Федеральный государственный реестр методик, допущенных для целей государственного экологического контроля, внесена новая «Биодиагностика состояния почвы с использованием водорослей, цианобактерий и микромицетов», разработанная в лаборатории биомониторинга.

Описаны механизмы адаптации, выживания и устойчивости организмов в загрязненной среде, а также приемы использования биологических объектов в ремедиации техногенных территорий.

Биологические методы изучения состояния различных сред обитания (воздух, почва, вода) апробированы при исследовании территорий Киров – Кирово-Чепецкой промышленной агломерации, полигона хранения пестицидов, территории в районе расположения объектов по хранению и уничтожению химического оружия, а также в районе объектов хранения радиоактивных отходов.

Ил. 41. Табл. 54 + приложение. Библиогр. 971.

Авторы: Т.Я. Ашихмина, Н.М. Алалыкина, Л.И. Домрачева, И.Г. Широких, С.Ю. Огородникова, Г.Я. Кантор, Е.В. Дабах, С.Г. Скугорева, А.И. Видякин, С.В. Пестов, Т.К. Головко, Л.В. Кондакова, Н.В. Бородина, Е.А. Домнина, А.А. Широких, Л.Г. Тselishcheva, Т.И. Кочурова, Т.А. Адамович, А.В. Колупаев, С.В. Кондрухова, А.С. Олькова, И.В. Панфилова, В.М. Тимонюк, А.И. Фокина, Н.А. Шулятьева

Authors: T.Ya. Ashikhmina, N.M. Alalikina, L.I. Domracheva, I.G. Shirokikh, S.Yu. Ogorodnikova, G.Ya. Kantor, E.V. Dabakh, S.G. Skugoreva, A.I. Vidyakin, S.V. Pestov, T.K. Golovko, L.V. Kondakova, N.V. Borodina, E.A. Domnina, A.A. Shirokikh, L.G. Tselishcheva, T.I. Kochurova, T.A. Adamovich, A.V. Kolupayev, S.V. Kondrukhoval, A.S. Olkova, I.V. Panfilova, V.M. Timonuk, A.I. Phokina, N.A. Shulyatyeva

Коллектив авторов. **Biological Monitoring of Natural Technogenic Systems** / Under the editorship of. Т.Я. Ашихмина, Н.М. Алалыкина.

Рецензенты:

доктор биологических наук, профессор,
заслуженный деятель науки Российской Федерации Г.П. Дудин;
доктор географических наук, профессор Б.И. Кочуров

ISBN 978-5-89606-434-3

© Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, 2011
© Коми научный центр УрО РАН, 2011
© Вятский государственный
гуманитарный университет, 2011

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение. Биологический мониторинг – составная, приоритетная часть экологического мониторинга (<i>Т.Я. Ашихмина</i>)	5
Глава 1. Организмы в биомониторинге экосистем	9
1.1. Микроорганизмы в биомониторинге (<i>Л.И. Домрачева</i>)	9
1.2. Микробная детоксикация тяжелых металлов (<i>Л.И. Домрачева, И.Г. Широких, Л.В. Кондакова</i>)	19
1.3. Биоремедиационные возможности почвенных цианобактерий (<i>Л.И. Домрачева, Л.В. Кондакова</i>)	26
1.4. Использование грибов в биомониторинге экосистем (<i>А.А. Широких</i>)	38
1.5. Использование лишайников в биомониторинге экосистем (<i>Е.А. Домнина</i>)	50
1.6. Биоиндикация с использованием высших растений (<i>Л.В. Кондакова</i>)	62
1.7. Использование животных в биомониторинге экосистем (<i>С.В. Пестов, Н.М. Алалыкина</i>)	66
Глава 2. Научно-методическое обеспечение биологического мониторинга в оценке состояния техногенных территорий (<i>Т.Я. Ашихмина</i>)	88
2.1. Микробиологические методы биоиндикации экосистем, подвергнутых техногенному загрязнению (<i>А.А. Широких, А.В. Колупаев</i>)	96
2.2. Использование цианобактерий в биоиндикации состояния почв (<i>Л.И. Домрачева</i>)	105
2.3. Использование микромицетов для индикации загрязнения почвы (<i>Л.И. Домрачева</i>)	111
2.4. Применение тетразолюно-топографического метода определения дегидрогеназной активности цианобактерий в загрязненных средах (<i>Л.И. Домрачева, Л.В. Кондакова, С.Ю. Огородникова, А.С. Олькова, А.И. Фокина</i>)	113
2.5. Индикация состояния среды по пыльце древесных и травянистых растений (<i>Л.В. Кондакова, Г.Я. Кантор</i>)	120
2.6. <i>Pinus sylvestris</i> – биоиндикатор загрязнения воздушной среды (<i>Л.В. Кондакова, В.М. Тимонюк</i>)	126
2.7. Биотестирование с помощью тест-культуры <i>Chlorella vulgaris</i> Beijer (<i>Н.В. Бородина, И.В. Панфилова, Г.Я. Кантор</i>)	129
2.8. Биотестирование с помощью культуры культуры <i>Paramecium caudatum</i> Ehrenberg (<i>И.В. Панфилова, Н.А. Шулятьева</i>)	139

2.9. Биотестирование с использованием тест-системы «Эколюм» (<i>И.В. Панфилова, Н.А. Шулятьева</i>)	144
2.10. Использование черенков древесных растений в экотоксикологических исследованиях (<i>С.Ю. Огородникова</i>)	147
2.11. Биоиндикация состояния водотоков и водоемов по зообентосу (<i>Т.И. Кочурова, Г.Я. Кантор</i>)	152
2.12. Использование организмов и биосистем в ремедиации территорий (<i>Л.И. Домрачева, И.Г. Широких</i>)	160
Глава 3. Биомониторинг природных сред и объектов	177
3.1. Мониторинг фоновых территорий (<i>Т.Я. Ашихмина</i>)	177
3.2. Календарь природы в Государственном природном заповеднике «Нургуш» (<i>Л.Г. Целищева</i>)	178
3.3. Мониторинг летнего населения птиц государственного природного заповедника «Нургуш» (<i>С.В. Кондрухова</i>)	184
3.4. Мониторинг почв (<i>Е.В. Дабах</i>)	193
3.5. Мониторинг лесов (<i>А.И. Видякин</i>)	196
3.6. Мониторинг агроэкосистем (<i>И.Г. Широких</i>)	211
Глава 4. Биомониторинг техногенных и урбанизированных территорий	220
4.1. Механизмы адаптации микроорганизмов к повышенной почвенной кислотности и токсичности алюминия (<i>И.Г. Широких</i>)	220
4.2. Механизмы устойчивости растений к тяжелым металлам (<i>С.Г. Скугорева, Т.К. Головки</i>)	237
4.3. Ответные реакции растений на действие стресс-фактора (на примере тяжелых металлов) (<i>С.Г. Скугорева</i>)	245
4.4. Содержание радионуклидов в растениях (<i>Т.А. Адамович</i>)	253
4.5. Особенности актиномицетных комплексов в городских почвах и урбаноземах, загрязненных тяжелыми металлами (<i>И.Г. Широких</i>)	259
4.6. Специфика альго-микологических комплексов городских почв (<i>Л.В. Кондакова, Л.И. Домрачева</i>)	267
Глава 5. Методологические подходы к разработке программы и созданию подсистемы биологического мониторинга фоновых и техногенных территорий (<i>Т.Я. Ашихмина, Г.Я. Кантор</i>)	288
Заключение (<i>Т.Я. Ашихмина</i>)	316
Литература	318
Приложение	378
Рекомендуемый перечень методов биоиндикации для оценки показателей качества объектов природной среды (Таблица 1а)	378
Зооиндикация (Таблица 1б)	381
Рекомендуемый перечень методов биотестирования для оценки показателей качества объектов природной среды (Таблица 2)	384

Введение

БИОЛОГИЧЕСКИЙ МОНИТОРИНГ – СОСТАВНАЯ, ПРИОРИТЕТНАЯ ЧАСТЬ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО МОНИТОРИНГА

Настало время, когда человек осознал необходимость заботы об окружающей природной среде как основе развития общества. Забота об экологической обстановке коснулась многих регионов России, в том числе и Кировской области.

Кировская область – достаточно типичный регион России, где часть территории относится по ряду показателей к фоновым. В то же время определенные зоны проявляют себя как очаги экологической напряженности, и состояние их характеризуется как предкризисное. Здесь имеется ряд специфических экологических проблем, связанных с источниками загрязнения, – арсеналами хранения химического оружия, полигонами захоронения пестицидов, промышленных, сельскохозяйственных и бытовых отходов, а также радиохимических производств и др.

Кроме того, происходят значительные изменения в экологической обстановке под воздействием таких антропогенных факторов, как рубка леса, лесовосстановительные работы, лесные пожары, лесомелиоративные мероприятия, выпас скота, сенокошение, отчуждение земель для разного рода строительства, отвод земель под добычу полезных ископаемых, под свалки твердых бытовых отходов, внесение минеральных удобрений и ядохимикатов, задымление и загазованность, сброс сточных вод и пр. «Чуждые для экосистем вещества наносят вред многим наземным и водным обитателям, часто становятся причиной гибели популяций наиболее чувствительных видов как животных, так и растений» (Копысов, 2001). В связи с этим существенно возрастает роль экологического мониторинга, который позволяет выявлять причины и следствия в изменении окружающей среды, получать экспертную оценку с применением различных методов биологического мониторинга.

Оценка качества среды и состояния природных объектов оказывается узловой задачей многих мероприятий в области охраны природы и природопользования. Без данной оценки невозможно правильное решение ни одной из частных или общих проблем, даже тех, которые, на первый взгляд, не имеют к этому прямого отношения.

При всей важности проведения интегральной оценки состояния окружающей среды с применением различных подходов (включая физические, химические, социальные и другие аспекты), необходимым представляется оценка компонентов природной среды методами биомониторинга (биоиндикации и биотестирования). Именно биологическая оценка эффективна по трем причинам: во-первых, только она дает возможность интегральной характеристики качества среды, находящейся при всем многообразии воздействий; во-вторых, такая оценка дает характеристику здоровья среды, ее пригодности для жизни человека; в-третьих, дешевле и эффективнее сначала провести биологическую индикацию, так как физико-химический анализ соединений сложен и дорог, и всегда остается шанс, что какое-то неучтенное воздействие может оказаться губительным для живых существ и человека.

В практике исследования состояния природных и природно-техногенных систем региона учеными лаборатории биомониторинга Института биологии Коми НЦ УрО РАН и ВятГГУ используются следующие методы и объекты биологического мониторинга (рис. 1).

Практика работы с биотест-системами в России имеется, но она значительно уступает зарубежному опыту, где для оценки состояния природных сред и объектов используется более сотни методов биотестирования и биоиндикации. Широко применяемые и утвержденные методики для оценки токсичности по биотест-объектам природных и сточных вод, водных вытяжек из почвы, атмосферных осадков, отходов производства узко специфичны и отражают токсичность среды по содержанию в ней, в основном, тяжелых металлов и нефтепродуктов. В Федеральный государственный реестр методик, допущенных для целей государственного экологического контроля, внесены лишь методики биотестирования по изменению уровня флуоресценции хлорофилла и численности клеток зеленых водорослей; изменению оптической плотности зеленых водорослей; снижению прироста количества простейших; смертности и изменению плодовитости ракообразных, гибели рыб, хемотаксической реакции простейших. Это свидетельствует о том, что унифицированных методик, используемых в практике экологического контроля и мониторинга, пока крайне мало, требуется их научная разработка и утверждение. В 2009 г. под авторством профессора лаборатории биомониторинга Института биологии Коми НЦ УрО РАН и ВятГГУ Л.И. Домрачевой разработана и внесена в Федеральный государственный реестр методик, допущенных для целей государственного экологического контроля, новая методика определения токсичности проб почв методом биоиндикации по соотношению микромицетов с окрашенным и бесцветным мицелием (Свидетельство № 224.03.13.048/2009 от 07.07.2009).

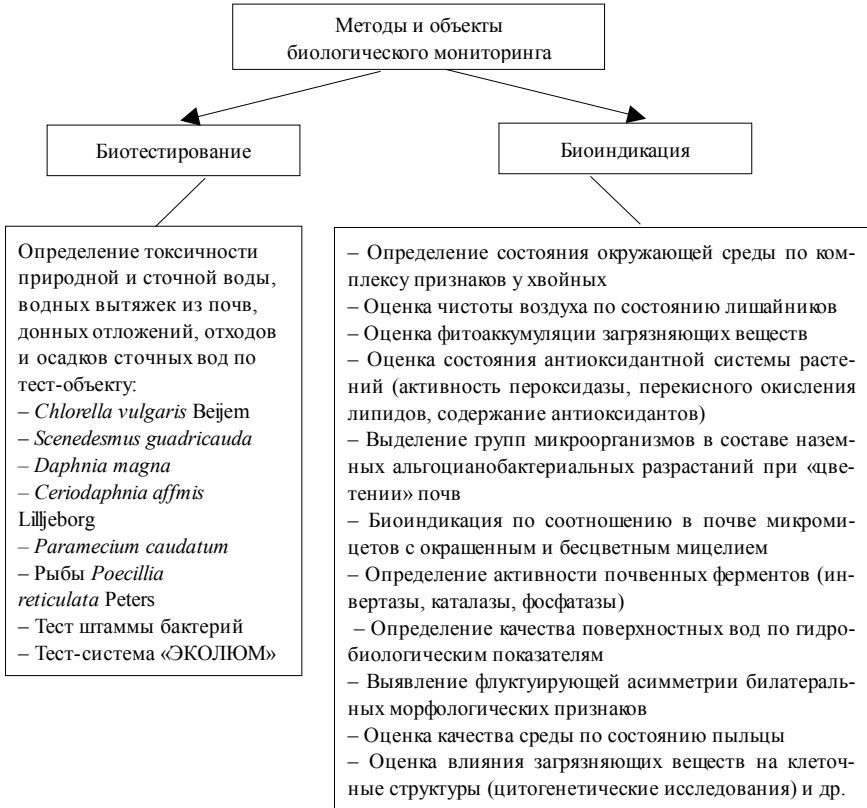


Рис. 1. Методы и объекты биологического мониторинга.

В данной монографии представлены результаты многолетних научных исследований (более 20 лет) ученых лаборатории биомониторинга Института биологии Коми НЦ УрО РАН и ВятГГУ по диагностике состояния окружающей природной среды и техногенно-нарушенных территорий Кировской области. Биологические методы изучения состояния различных сред обитания (воздух, почва, вода) коллективом лаборатории биомониторинга апробированы при исследовании техногенных, урбанизированных территорий Киров – Кирово-Чепецкой промышленной агломерации, полигона хранения пестицидов, территории в районе расположения объектов по хранению и уничтожению химического оружия, а также в районе объектов хранения радиоактивных отходов. В исследованиях использовано большое разнообразие природных объектов: микробный комплекс, водоросли, грибы, лишайники,

высшие (сосудистые) растения, беспозвоночные и позвоночные животные. Особое внимание уделено наиболее эффективным и информативным методам биоиндикации и биотестирования – важнейшей составляющей экологического мониторинга, описаны механизмы адаптации, выживания и устойчивости организмов в загрязненной среде, а также приемы использования биологических объектов в ремедиации техногенных территорий. В основу методологии данных исследований в области биомониторинга и его направлений (биоиндикация и биотестирование) положены многочисленные труды В.И. Вернадского, М.С. Гилярова, В.М. Захарова, Н.Ф. Реймерса, Д.А. Криволуцкого, Е.Л. Воробейчика, Б.М. Миркина, Г.С. Розенберга, Э.А. Штиной, В.В. Снакина и многих других ведущих ученых.

Глава 1 ОРГАНИЗМЫ В БИОМОНИТОРИНГЕ ЭКОСИСТЕМ

1.1. Микроорганизмы в биомониторинге

В биомониторинге окружающей среды используют организмы, включающие про- и эукариотные, фото- и гетеротрофные формы.

Среди организмов, применяемых в целях мониторинга, выделяют три группы: организмы-индикаторы, тест-организмы и организмы-мониторы (Бурдин, 1985). *Организмы-индикаторы* используются для идентификации изменений в окружающей среде, обусловленной действием смеси загрязнителей. Присутствие толерантных индикаторных организмов или отсутствие чувствительных популяций могут служить показателями загрязнений. Использование организмов ограничено из-за недостатка знаний о флуктуации численности отдельных видов в естественных сообществах.

Организмы-мониторы могут использоваться для количественного определения относительных уровней загрязнения путем измерения концентрации загрязняющих веществ в их тканях.

По реакции *тест-организмов* дают биологическую оценку качества среды, в которую их помещают. Они должны удовлетворять следующим требованиям: быть легко доступными в течение года и иметь определенное экологическое значение.

Особую роль в биомониторинге в последние годы отводят так называемым биосенсорам, которые включают в себя биологически активный материал и физический преобразователь сигнала. В качестве первого элемента в составе биосенсоров большими преимуществами обладают неповрежденные клетки микроорганизмов. Они отличаются устойчивостью, легкостью воспроизводства в чистой культуре, возможностью длительного хранения (при лиофильном высушивании), способностью быть измененными путем генетических манипуляций и дешевизной. Для контроля различных химических веществ в окружающей среде на основе микробных клеток опробовано более 100 биосенсоров (Данилов, 2000).

В условиях хронических антропогенных нагрузок «живые индикаторы» могут реагировать даже на относительно слабые нагрузки вследствие эффекта кумуляции доз (Кривоулицкий, 1994).

Биотическая концепция контроля среды опирается на оценку экологического состояния по шкале норма – патология, которая должна проводиться по комплексу биотических показателей, а не уровню абиотических факторов (Левич, 1995). Биотическая концепция предполагает существование причинной связи между уровнями воздействия на биоту и откликом биоты. А именно: определенные уровни воздействия обеспечивают нормальное функционирование экосистемы, другие же уровни закономерно приводят к патологическому состоянию.

Существуют попытки создания теоретической и экспериментальной базы для обоснования критериев оценки степени нарушения нормального функционирования экосистем. Первый биогеоценотический уровень экосистем – микроценозы. Именно они как основной компонент почвенной биоты являются важнейшим объектом агроэкологического мониторинга. В частности, в концептуальной модели влияния любого загрязнения на микробную систему почвы (Гузев и др., 1980) выдвигается положение об отсутствии специфичности в ответной реакции микробной системы почв на первых стадиях нарушения, что делает поиск индикаторных форм микроорганизмов для ранней диагностики загрязнения бесперспективным. Изменения зафиксированных микробиологических показателей – это следствие общего ухудшения экологической обстановки, вызванного опосредованным действием загрязнителя.

Выдвинута идея микробиологического мониторинга наземных экосистем, где в качестве индикаторной биосистемы предложено использовать сообщество микроорганизмов (Никитина, 1991), их реакция на изменение факторов окружающей среды на ценотическом уровне выражается в изменении количественного, а чаще качественного состава сообщества. При перемене условий обитания одни виды исчезают, другие появляются. Эта ответная реакция микробного сообщества в некоторых случаях настолько тесно сопряжена с изменением экологической обстановки, что их отдельные виды или природные закономерные сочетания могут рассматриваться как индикаторы состояния окружающей среды.

Одним из показателей состояния микроорганизмов в природной среде предложено считать показатели общей и относительной поверхности клеток. В неблагоприятных условиях относительная поверхность клеток увеличивается. В бактериальной биомассе доминируют мелкие клетки, происходит увеличение площади контакта клеток микроорганизмов со средой обитания. В оптимальных условиях этот показатель снижается, поскольку в бактериальной биомассе начинают доминировать крупные палочковидные клетки. Следовательно, относительную поверхность бактериальных клеток в естественных ненарушенных экосистемах можно

использовать как экологический тест на обеспеченность среды обитания микроорганизмов элементами питания.

Совокупность параметров для почвенного мониторинга предлагают разделить на показатели ранней, средней и долгосрочной диагностики (Гришина и др., 1991). Показателями ранней диагностики служат параметры биологической активности почвы (ферментативная активность, скорость нитрификации, денитрификации, трансформации органических веществ, выделение CO_2 с поверхности почвы, численность и биомасса микроорганизмов и беспозвоночных животных).

Предложен метод иницированного микробного сообщества для оценки состояния почвы и прогнозирования его изменения под влиянием различных антропогенных воздействий (Гузев и др., 1980). Показателями состояния микробного сообщества является структура доминирования и соотношение отдельных групп микроорганизмов, взаимоотношения и взаимодействия между отдельными популяциями микроорганизмов в сообществе, биологические особенности доминирующих микроорганизмов, соотношение между активными и покоящимися формами, скорость и характер роста отдельных популяций и их сукцессии. Обеднение видового разнообразия микробного сообщества и появление в качестве доминантов микроорганизмов-токсинообразователей свидетельствуют об ухудшении микробиологического состояния почвы и ее свойств в целом.

В результате изучения изменчивости микробной системы почвы при антропогенных воздействиях предложен подход к микробиологической индикации состояния почвы, основанный на сочетании методов градиентного анализа и иницированного микробного сообщества (Гузев и др., 1984; Гузев и др., 1985; Гузев, Левин, 1991). Показано, что независимо от природы поллютанта изменение микробиоты почвы в ответ на возрастающие антропогенные нагрузки выражается в последовательности четырех адаптивных зон, которые являются отражением различных уровней загрязнения почвы: гомеостаза, стресса, микробного токсикоза и репрессии.

Выделение адаптивных зон помогает установить предельно допустимую нагрузку на данную почву и объясняет, например, токсическое последствие внесения в почву высоких доз азотных удобрений. Оно сводится к тому, что преимущественное развитие получают микробы-токсинообразователи за счет увеличившейся ранее численности, так как в этих условиях имеет место конкуренция по типу неустойчивого равновесия.

В систему микробиологических и биохимических показателей для мониторинга почвенного покрова предлагается включить сле-

дующие элементы: структуру и видовое разнообразие микробного комплекса, величину микробного пула, а также показатели биохимической активности ряда процессов, осуществляемых микроорганизмами (Евдокимова, 1990; Ницэ, 1995). Например, под влиянием загрязнения тяжелыми металлами (ТМ) резко изменяется биохимическая активность почвенных бактерий, происходит нарушение таких ферментных систем, как протеазы, амилазы, нитратредуктазы (Довлетярова, 2004). Изучение устойчивости аутохтонных почвенных бактерий к шоковым биоцидным воздействиям (насыщенные растворы минеральных солей, 96% -ный этанол, 1N HCl и NaOH) показало, что высокой устойчивостью отличаются бактерии актиномицетной линии и бациллы, а наиболее чувствительны к биоцидным обработкам протеобактерии и цитофаги (Лапыгина и др., 2006). При воздействии такого специфического шокового биоцидана на почвенный микробocenoz, как ипритно-люизитная смесь, наиболее чувствительным тест-объектом оказалась кишечная палочка (Демидова и др., 2006). Определение микробиологического разнообразия включает анализ содержания нуклеиновых кислот и жирных кислот фосфолипидов (Turco et al., 1992). Один из вариантов микробиотестирования общей токсичности почвы основан на получении из нее водных вытяжек и количественной оценке в них токсикантов по степени ингибирования одной из ключевых ферментных систем – люциферазной, что регистрируется биолюминометром (Пшеничников и др., 1995).

Однако сложность заключается в том, что биосистемы обладают специфичностью реакций. У организмов эти реакции носят индивидуально-групповой характер: биохимические и физиологические параметры регистрируют реакцию отдельных организмов. Реакции популяций на внешние воздействия на качественном уровне, как правило, неспецифичны, они выражаются в изменении количественных соотношений между различными параметрами. Ценотические реакции специфичны, многообразны и носят качественно-количественный характер (Заугольнова и др., 1993; Заугольнова и др., 2000). В почвенной экотоксикологии очевиден переход от тестирования токсичности тех или иных веществ в экспериментах с отдельными модельными видами к экспериментам с группами организмов (многовидовые тесты) или сообществами и внутри интактных почвенных монолитов (модельных экосистем). Однако надо учитывать, что в экосистемах разного уровня сукцессионные процессы протекают с различной скоростью, а время генерации различных групп различается иногда порядками (Pokarzhievskii et al., 2003). Представители неодинаковых размерных групп обитают в разных экосистемах почвы, которые создают своеобразную иерархическую систему. К экосистемам низшего уров-

ня относятся экосистемы пленок почвенной влаги в почвенных порах и пустотах, в которых обитают бактерии, водоросли, простейшие, коловратки, нематоды. К экосистемам среднего уровня относятся экосистемы почвенных пор и пустот. Их заселяют грибы, микроартроподы, энхитреиды, мелкие личинки насекомых. Для крупных почвенных обитателей (дождевые черви, многоножки) почва как целое является средой обитания, и она как экосистема включает экосистемы более низкого ранга. Следовательно, сравнивая одновременно различные размерные группы при биоиндикации тех или иных нарушений, мы сравниваем нарушения различных экосистем.

Разработан принципиально новый подход для характеристики условий среды по небольшому числу признаков на основе дискриминантного анализа и теории распознавания образов (Кожевина и др., 1995). В качестве признаков использованы данные об относительном числе колоний (%) x_1 , x_2 , x_3 через 20, 40, 60 ч соответственно. Финальное число колоний (100%) определяли через 110 ч после посева. Если $x_1 < 15$, а $x_2 < 70$, то можно утверждать, что рассматриваемые природные местообитания не загрязнены легкодоступным органическим веществом. Для вывода о наличии загрязнения достаточным основанием является неравенство $x_3 > 0$.

Таким образом, с помощью обычного микробиологического приема (посев) без идентификации микроорганизмов и даже без расчета обилия в единице массы образца удастся по скорости появления колоний охарактеризовать состояние микроорганизмов в природе и решать актуальную прикладную задачу по индикации состояния среды.

На примере изучения почв, длительно загрязненных стойкими органическими загрязнителями, продемонстрировано высокоэффективное использование экологических индикаторов состояния микробного сообщества почвы, таких как показатели его функционального разнообразия и индуцированной толерантности в отношении поллютанта (индекс Шеннона и PICT-эффект – Pollution Induced Community Tolerance). Использование индекса разнообразия Шеннона позволяет установить значение пороговых концентраций поллютанта. Показатель PICT-эффекта свидетельствует о присутствии в микробном пуле загрязненной почвы микроорганизмов-деструкторов поллютантов (Марченко, Кожевин, 2008).

С целью комплексной биодиагностики биологических, химических, физических свойств почвы предложен оригинальный метод почвенных микрокосмов (Яковлев, 1997). В качестве количественного критерия степени загрязненности почвенного раствора использовали показатель интенсивности размножения почвенных гидробионтов (инфузорий, водорослей).

Изучена возможность использования комплекса микробиологических показателей для оценки опасности накопления в почве вредных промышленных отходов, который включает изменение численности азотобактера, дегидрогеназной и азотфиксирующей активности почвы и ее окислительно-восстановительного потенциала (Перцовская и др., 1989).

В последние годы разработана многоуровневая тест-система, включающая показатели ферментативной активности (каталаза), численности гетеротрофных и углеводородокисляющих микроорганизмов, количественного и качественного составов микроскопических грибов, водорослей и цианобактерий, а также уровней фито- и зоотоксичности (Кабиров, 2009).

Использование различных групп организмов, помимо фототрофов, в качестве биоиндикаторов позволило диагностировать следующие изменения в природных экосистемах.

Механизмы формирования плодородия в целинных и окультуренных почвах различны. При окультуривании роль естественных источников плодородия снижается благодаря внесению удобрений, поэтому при оценке плодородия удобренных почв по микробиологическим показателям мы выясняем, на каком уровне микрофлора в состоянии обеспечить снабжение компонентов биоты минеральной пищей и азотом. Имея дело с удобренными почвами, можно судить лишь о том, в какой мере почва обеспечена необходимыми элементами, поступающими одновременно из естественных и антропогенных источников, оценить непосредственно вклад микроорганизмов в формирование урожая в данном случае очень трудно (Аристовская, 1988). Тем более, что многочисленные исследования в различных климатических зонах показывают неоднозначную реакцию почвенной сапротрофной микрофлоры на вносимые удобрения и способы обработки почвы (Арлаускане, 1977; Тихомиров, Святская, 1978; Головков и др., 1980; Лыков, Сафонов, 1985; Благодатский, 1988; Меренюк и др., 1988; Наумова, Барсуков, 1991).

Более четкую картину антропогенных изменений почвенной биоты дает мониторинг, опирающийся на микологические показатели (Марфенина, 1994; Хабибуллина, Арчегова, 2001; Хабибуллина, 2009). В исследованиях, выполненных для различных типов химического загрязнения почв (тяжелые металлы, кислые осадки, минеральные удобрения), закономерности перестройки сообщества грибов во всех случаях сходны. В результате воздействия происходит обеднение сообщества, в первую очередь, за счет типичных редких видов грибов. При увеличении воздействия может наблюдаться концентрация доминирования, когда в сообществе повышается доля доминантных форм. На уровне грибных сооб-

ществ наиболее чувствительными к поллютантам следует считать такие микологические характеристики, как структура грибной биомассы; таксономическое разнообразие, доля меланизированных форм микромицетов (Терехова, 2007). В то же время попадание поллютантов в почву в возрастающих концентрациях увеличивает синтез грибами, в частности р. *Alternaria*, фитотоксинов (Мосина, 2002).

Существуют определенные доказательства (Полянская, 2004), что индикатором экологического состояния почв может быть общее количество микробной сапротрофной биомассы, доля прокариотного компонента в ней, а также соотношение спор и мицелия в комплексе грибов.

Чрезвычайно привлекательной оказалась идея альгоиндикации как для водных, так и почвенных экосистем. Особенно четко внешние воздействия проявляются в водных экосистемах (Кожова, 1986; Сафонова, 1987; Федоров, 1987; Абросов, Боголюбов, 1988; Алимов, 1990; Левич, Личман, 1992; Новиков, 1994; Трифонова, 1994; Охапкин, 1997; Healy, 1978; Trainor, 1979; Cairns, 1986; Rumrich, Rumrich, 1986).

Для почвенной альгофлоры еще в 1969 г. сформулировано положение о том, что при оценке плодородия почвы, определения потребности почв в удобрениях, водоросли как тест-объекты имеют несомненные преимущества перед другими микроорганизмами, так как они автотрофны и их реакции на условия среды наиболее сходны с реакцией высших растений (Голлербах, Штина, 1969). Позднее более детально обоснованы те преимущества, которые имеют почвенные водоросли и цианобактерии перед другими почвенными организмами в качестве биоиндикаторов (Голлербах, 1976; Штина, Голлербах, 1976; Бусыгина, 1976; Штина, Голлербах, 1980; Кондакова, 1984; Панкратова и др., 1984; Некрасова, 1989; Костиков, 1990; Круглов, 1991; Домрачева и др., 1992; Кабиров, 1993; Кузяхметов, 1993; Панкратова и др., 1994; Панкратова, Домрачева, 1995а, б; Домрачева, 2000; Дорохова и др., 2001; Дубовик, 2001; Кузяхметов, Киреева, 2001; Слободина, 2001).

Принципиально новый подход к биоиндикации с помощью фототрофных микроорганизмов состоял в исследованиях, проводимых в условиях длительных стационарных опытов с одновременным привлечением к анализу полученных результатов комплексных агрохимических, микробиологических, зоологических, биохимических показателей, определяемых одновременно с анализом фототрофных группировок «цветения» почвы (Домрачева, 2005). Полученные в результате комплексных исследований результаты показывают, что анализ фототрофных микробных сообществ (ФМС) «цветения» почвы вполне адекватно отражает те из-

менения в почвенном статусе, которые происходят под влиянием агрохимикатов.

В то же время анализ фототрофных микроорганизмов в разрастаниях на поверхности имеет ряд преимуществ перед другими методами биоиндикации, будь то сапротрофные микроорганизмы или фототрофный внутрпочвенный комплекс. Эти преимущества заключаются в следующем.

При наблюдении за поверхностью почвы в агроэкосистемах легко определить сроки массового размножения фототрофных микроорганизмов («цветение» почвы), которые при этом, безусловно, находятся в деятельном, вегетирующем состоянии, учитывая активное протекание процесса фотосинтеза. Имея дело с внутрпочвенными комплексами фототрофов, мы всегда подсознательно сомневаемся в том, какое место в их метаболизме принадлежит гетеротрофному способу питания, а какое – фототрофии.

Наземные ФМС, формирующие сомкнутое сообщество, более адекватно отражают почвенные условия, чем одиночные особи фототрофов, рассеянные в толще почвы и отделенные друг от друга значительными пространствами.

«Цветение» почвы – редкий, уникальный для почвы пример размножения микроорганизмов до макроскопических разрастаний. В эти периоды плотность наземных фототрофных популяций достигает до нескольких десятков миллионов клеток на 1 см^2 или на 1 г «цветущей» почвы.

Отношения, которые складываются между организмами разных эколого-трофических групп в процессе формирования наземных разрастаний фототрофов, приводят к образованию сообществ, пронизанных сетью аллелопатических и пищевых связей. Поэтому в подобных сообществах легче проследить отклонения от естественного хода сукцессий под влиянием антропогенных факторов.

К преимуществам анализа «цветения» почвы для целей почвенного мониторинга относятся и чисто методические, такие как использование меньшего разведения почвенной суспензии для количественного учета клеток фототрофов по сравнению с разведениями для учета бактерий или внутрпочвенных водорослей или цианобактерий. Это повышает точность полученных показателей даже в случае меньшего объема почвенных образцов, предназначенных для анализа.

Наблюдения над ФМС «цветения» почвы дают возможность наиболее оптимального сочетания количественного учета и видового состава возбудителей процесса.

К недостаткам и ограничениям метода можно отнести следующие: сроки использования «цветения» почвы в целях биодиагностики ее состояния ограничены позднелетним и осенним периода-

ми, когда вследствие нормального сезонного хода сукцессий максимально реализуется видовое богатство наземных альгоценозов; проведение анализов в более ранние сроки может только выявить отклонения от естественного хода сезонных сукцессий и констатировать эти отклонения для уточнения предполагаемого диагноза состояния почв в более поздний период.

Хотя «цветение» почвы – естественное явление для пахотных почв, иногда в особо засушливые годы или при постоянном рыхлении почвы (пропашные культуры) оно может и не развиваться.

Проведение экспресс-анализа состояния почвы по групповому анализу наземных ФМС включает этапы:

1. Взятие в поле репрезентативного среднего образца «цветущей» почвы в соответствующие периоды по стандартным микробиологическим методикам. В случае отсутствия «цветения» можно отбирать поверхностный слой почвы и инициировать ее «цветение» в лаборатории простым увлажнением почвы в чашках Петри или других прозрачных емкостях, проводя инкубирование в условиях, стандартизированных по освещению и температуре.

2. Проведение количественного учета фототрофных микроорганизмов «цветения» почвы прямым микроскопическим методом с выделением пяти основных эколого-морфологических групп водорослей и цианобактерий: одноклеточные зеленые и желтозеленые, нитчатые зеленые и желтозеленые, диатомовые водоросли, безгетероцистные и гетероцистные формы цианобактерий. Продолжительность количественного учета в 10-кратной повторности для одного варианта составляет около 1 ч.

3. Математическая обработка и составление шкал с учетом процентного участия в структуре сообщества различных групп фототрофов.

На основании полученных данных делается заключение о возможном агрохимическом статусе почвы и соответствии его норме для высшего растения даже раньше того, чем это отражается на качестве и количестве полученного урожая высших растений.

«Цветение» почвы обнаруживается визуально при осмотре интересующих участков почвы и полей. Можно сравнительно легко провести рекогносцировочную оценку «цветения» почвы на глаз: мощность разрастаний, площадь покрытия почвы «цветением», сроки его появления на разных вариантах опыта, используя стандартные или модифицированные геоботанические приемы.

На поверхности почвы размножаются только те виды, которые входят в альго-цианобактериальный банк данной почвы, а не занесенные извне.

Концентрация клеток при «цветении» почвы на единице площади (в объемной или весовой единице) существенно выше, чем в

глубинных слоях почвы, что повышает точность обработки образцов и достоверность выводов.

Только при «цветении» почвы водоросли и цианобактерии в полной мере проявляют себя как фототрофы, что делает более возможным сопоставление и прогнозирование их реакций по сравнению с реакцией высшего растения.

При «цветении» почвы в диагностических целях можно параллельно проводить исследования таких функциональных процессов, как фотосинтез и азотфиксация, что не достигаемо для внутрпочвенных комплексов.

Инициация «цветения» почвы легко воссоздается в лабораторных условиях простым увлажнением почвы и может многократно воспроизводиться в зависимости от задач исследования. При этом в отличие от инициированных сапротрофных сообществ не требуется дополнительного источника энергии или пищи в виде крахмала, глюкозы, хитина и т.д.

Одна из особенностей развития наземных ФМС – наличие сезонных сукцессий, ярко выраженных в умеренной зоне и отражающих динамику биогенных элементов в почве. При этом полная реализация видового потенциала фототрофов в норме происходит только в конце вегетационного сезона. Вследствие этого в весенний и раннелетний периоды, когда доминирующими формами являются представители *Chlorophyta*, *Xanthophyta*, *Bacillariophyta*, возможны только сравнительные определения интенсивности развития данных таксономических групп по количественным показателям численности клеток и их биомассы. Варьирование этих показателей может быть значительным и отражает разницу обеспеченности почвы биогенными элементами.

Начиная со второй половины июля, когда полноценно заявляют о себе поздне-сукцессионные виды – безгетероцистные и гетероцистные цианобактерии вплоть до послеуборочной перепашки почвы или ухода земли под снег, возможно биоиндикационное обследование почвы по ее «цветению».

В биодиагностике в качестве критериев используются различные показатели, характеризующие состояние популяций: численность, биомасса клеток, видовой и таксономический составы, смена доминантов (Штина, 1990), вновь введенные понятия, например, коэффициент микробного резерва (Никитина, 1991), отношение минимальной биомассы организмов в год к максимальной (Алимов, 1990), статистический спектр жизненных форм (Костиков, 1990), регистрация разнообразия особей водорослей без определения их видового статуса, основанная на размерно-морфологических отличиях (Кузяхметов, 1993).

При использовании «цветения» почвы предлагается проводить групповой анализ, основанный на выделении среди почвенных фототрофов пяти эколого-морфологических групп.

Переход от традиционного метода количественного учета водорослей в объемном водном препарате (Штина, 1959) к учету на сухих мазках (Домрачева и др., 1985), при котором клетки находятся не в многомерном пространстве, а лежат на стекле практически в один слой, существенно облегчает задачи идентификации клеток среди почвенных частиц, а порой создает возможность родового или видового определения особей, что приводит к совмещению качественного и количественного учета микрофототрофов.

Последующее обобщение полученных результатов по групповому составу ФМС, вычисленное в процентах и отраженное в таблицах, графиках, диаграммах, позволяет проводить быстрое и наглядное сопоставление результатов в разных вариантах и прогнозировать состояние почвы. При этом групповой анализ наземных ФМС вполне удовлетворительно заменяет другие виды мониторингового контроля состояния почвы.

1.2. Микробная детоксикация тяжелых металлов

В ходе эволюции у живых организмов сформирована система адаптаций к естественным концентрациям химических элементов в среде. Техногенное загрязнение стало существенным фактором дестабилизации естественных и искусственных экологических сообществ. В ряде регионов России содержание токсических химических веществ значительно превышает безопасные пределы. Более 250 тыс. га сельскохозяйственных угодий нашей страны имеет уровень загрязнения в 10–100 раз выше фонового. Тяжелые металлы (ТМ) в высоких концентрациях обнаруживаются на обширных площадях, подвергшихся обработке пестицидами, удобрениями и обработанными илами. Загрязнение окружающей среды происходит также в результате рассеивания промышленных выбросов через атмосферу в виде твердых отходов и загрязненных промышленных вод. Площадь загрязнения тяжелыми металлами почвенного покрова оценивается в 3.6 млн. га (Алексахин, 2004). Наибольшую опасность ТМ представляют для человека, находящегося на вершине цепи питания, поэтому ремедиация загрязненных ТМ территорий относится к числу жизненно важных экологических задач.

Существуют два основных подхода к очистке загрязненных почв и грунтов – обработка на месте (*in situ*) и экскавация, т.е. вывоз и обработка на специальных территориях (*ex situ*) (Коже-

вин, 2004). Одними из основных агентов биоремедиации *in situ*, наряду с растениями, являются микроорганизмы (аборигенные или (ре-)интродуцированные формы).

Известно, что металлы необходимы для жизнедеятельности микроорганизмов в качестве микроэлементов. Многие микроорганизмы (бактерии, включая актиномицеты; цианобактерии, грибы, дрожжи) могут эффективно противостоять токсическому действию и удалять тяжелые металлы и радионуклиды из окружающей среды.

При действии поллютантов происходит изменение структуры микробсообщества за счет отбора резистентных штаммов. На первый план по численности выходят группы микроорганизмов, способные тем или иным образом включать поллютанты в процесс своего метаболизма или переводить их в инертную форму. На примере длительного внесения в почву таких поллютантов, как свинец и медь, показано, что под влиянием ТМ происходит резкая смена видового и группового составов микроорганизмов (Левин и др., 1989; Звягинцев и др., 1997; Кураков и др., 2000). Появляются новые доминанты, процветающие в экстремальных условиях. Тем самым, микробы выступают в роли своеобразных природных «пылесосов», выводя нежелательные элементы на определенное время из биогенного круговорота и снижая опасность проникновения ТМ в высшие растения и организмы животных, поэтому принципиально важно при разработке биоремедиационных мероприятий иметь информацию о тех микроорганизмах, которые становятся замыкающим звеном в трансформации и миграции ТМ.

Имеются данные о снижении в растениях концентрации цезия, стронция, свинца, кадмия, марганца, кобальта, меди, цинка и молибдена в результате обработки бактериальными препаратами и ассоциативными ризобактериями (Пищик и др., 2005; Belimov et al, 1998).

Возможность микроорганизмов успешно существовать и размножаться при повышенной концентрации ТМ в среде обитания имеет в своей основе как физико-химические, так и метаболически-зависимые механизмы. Возможны варианты вне- и внутриклеточного связывания ТМ микроорганизмами.

Удаление микроорганизмами токсичных ионов металлов из внешней среды может осуществляться, по крайней мере, тремя путями: биосорбция, биоаккумуляция и связывание побочными продуктами метаболизма (Remacle, 1989; Gadd, 1990). Гены, ответственные за устойчивость бактерий к токсичным металлам (Cu, Pb, Cd, Hg, Ni), локализуются в плазмидной ДНК и могут передаваться близкородственным видам бактерий (Брода, 1981; Сиунова и др., 2002).

Внеклеточное связывание поллютантов. *Метаболизм-зависимая биосорбция.* Известна способность бактерий сорбировать катионы металлов из окружающей среды на клеточной стенке, белковых S-слоях и капсулах. Эти процессы распространены и низкоспецифичны (Schultze-Lam et al., 1996; Konhauser, 1997).

Компоненты клеточной стенки грамположительных бактерий являются эффективными хелатирующими агентами в отношении многих тяжелых металлов. Это пептидогликан, тейхоевые и тейхуроновые кислоты, экзоцеллюлярные полисахариды. У грамотрицательных бактерий наружная периплазматическая мембрана избирательно пропускает ионы тяжелых металлов в периплазматическое пространство клетки, где они также связываются с пептидогликаном (Beveridge, 1989).

В анаэробных условиях *Clostridium* spp. способен изменять степень окисления ионов Cd, Cr, Cu, Ni, Pb, Zn и стабилизировать их в неактивном состоянии с помощью экзополисахаридов клеточной стенки.

Исследованиями Т.А. Аристовской и Л.В. Зыкиной (1981) было показано, что такие микроорганизмы, как *Pedomicrobium*, *Metallogenium*, *Seliberia*, *Gallionella*, обитающие в кислых дерново-подзолистых почвах, способны сорбировать на поверхности своих клеток ионы железа, марганца, алюминия и создавать в профиле почвы очаги и прослойки, обогащенные этими элементами. *Metallogenium* развивается на поверхности грибных гиф и является микотрофным симбионтом.

Связывать металлы способны некоторые почвенные микроскопические грибы (Мирчинк, 1988; Salinasetal, 1994). Эта их способность обусловлена повышенным синтезом органических кислот, которые выступают в качестве хелатирующих агентов, т.е. происходит косвенное связывание металла. Данный механизм зависит только от физиологии микроорганизма и не связан с присутствием ионов металла в среде.

Экстрацеллюлярная преципитация осуществляется вне клетки благодаря синтезу особых связывающих железо молекул – сидерофоров, которые могут образовывать комплексы не только с железом, но и с другими тяжелыми металлами – Ga, Ni, U, Th, Cu (Gadd, 1992). Продуцирование некоторыми микроорганизмами сероводорода ведет к образованию сульфидов с тяжелыми металлами и осаждению их на поверхности клеток.

Некоторые продукты метаболизма бактерий являются потенциальными биосорбирующими агентами – это мананы, глюканы, металлсвязывающие протеины, хитин, хитозан и меланин. Установлено, что фосфорилированные производные хитина и хитозана – более эффективные биосорбирующие агенты по сравнению с не фосфорилированными (Gadd, 1992).

Наиболее известным способом связывания поллютантов является биосорбция ионов металлов слизью или иными поверхностными покровами микробной клетки. Активное выделение экзометаболитов – явление, характерное для большинства микроорганизмов. В зависимости от вида микробов, их возраста, физиологического состояния, условий внешней среды экскреция органических соединений составляет от 1 до 89% продуктов фотосинтеза для водных и почвенных форм микроводорослей и цианобактерий (Дауда, 1974; Клайн, Уморин, 1990; Саут, Уиттик, 1990; Френкель, Садчиков, 1990).

У сапротрофных микроорганизмов диаметр слизистых капсул может значительно превосходить диаметр самой клетки (Гусев, Минеева, 2003). Среди выделяемых веществ обнаружены такие классы органических соединений, как сахара и полисахариды, органические кислоты, аминокислоты, амиды, липиды, их производные, изотерпеноиды, углеводороды, фенолы (Сакевич, 1985; Сиренко, Козицкая, 1988; Андреюк и др., 1990; Лябушева, 2004; Орлеанский и др., 2005). Значительная часть подобных соединений еще не идентифицирована. Внеклеточные соединения микроорганизмов в настоящее время рассматриваются как внеклеточные факторы адаптации (ВФА) к неблагоприятным условиям среды. По механизму действия ВФА делят на несколько групп, в том числе протекторы (стабилизаторы); вещества сигнальной природы, являющиеся индукторами защитных механизмов клетки; «противоядия» и нейтрализующего действия (Николаев, 2004).

Большую роль во внеклеточной детоксикации исследователи отводят экзополисахаридам (Шнюкова, 2005; Parkeretal, 2000; Quintelas, Tavares, 2002). Эти биополимеры выполняют ряд важных функций. Гидрофильные полисахариды, входящие в состав слизистых чехлов, содержат полярные ОН-, СООН-, SO₃H-группы. Наличие в составе экзополисахаридов анионных групп определяет одну из их функций – способность связывать ионы металлов как в искусственно созданных условиях, так и в естественных экосистемах. Подобные выделения способны к значительному связыванию металлов, устраняя их токсическое действие на клетки (Жилин, 2003; Mandal et al., 1999). При этом изучение роли слизи в детоксикации Cu у цианобактерий (ЦБ) *Anabaena spiroides*, *Microcystis aeruginosa* и *Anabaena cylindrica* выявило, что чем больше выделяется слизи, тем полнее связывание меди из раствора (Tien Chien-Jund, 2005). В последнее время установлено, что ТМ индуцируют усиление экскреции полисахаридов микробными клетками, состав которых отличается от такового в отсутствии токсиканта. Например, ЦБ *N. muscorum* экскретирует сахараиды, среди которых доминирующим становится азотсодержащий моносахарид глюкоза-

мин, легко присоединяющий кадмий (Бреховских, 2006). У этой же ЦБ обнаружено образование кристаллитов сульфида кадмия в слизистой оболочке (Бекасова и др., 1999). В образовании этой соли принимают участие и бактерии-спутники, выделяющие сероводород в процессе своего метаболизма (Москвина и др., 2003; Бреховских, 2006). При инкубировании ностока с ионами кадмия содержание экзополисахаридов увеличивалось в несколько раз. Кинетика накопления полисахаридов и их концентрация зависели от содержания кадмия в среде (Бекасова и др., 2002). Более того, система защиты ностока от кадмия не только включает связывание металла слизистой оболочкой, но и дистанционную детоксикацию, которая осуществляется экзополисахаридами в культуральной среде. Cd индуцирует активацию защитной функции слизистой оболочки путем изменения ее состава и скорости обновления. Для обеспечения дистанционной защиты *N. muscorum* усиливает экскрецию полисахаридов измененной первичной структуры.

Сорбционная активность некоторых экзогликанов дрожжей (*Cryptococcus laurentii*, *Sporobolomyces alborubencens*) по отношению к катионам меди и свинца отмечена в работе (Елинов и др., 1999).

Наличие в составе выделений определенных аминокислот у диатомовых водорослей и ЦБ рода *Phormidium* способствует образованию металлотионеинов, которые блокируют токсическое действие ТМ (Gautret et al, 2006). Металлотионеины – белки, богатые сульфгидрильными группами, низкомолекулярные у ЦБ и высоко молекулярные у кишечной палочки. Их синтез у бактерий регулируется на уровне транскрипции и индуцируется ионами ТМ. Добавление к среде ТМ в определенных пределах концентраций приводит к задержке роста бактерий, который возобновляется после начала синтеза металлотионеинов. Рост культуры становится возможным в результате связывания металла этими белками (Громов, Павленко, 1989). Образуются стабильные комплексы с различными металлами, металлотионеины защищают жизненно важные внутриклеточные структуры и биохимические системы от повреждений.

Связывать и инактивировать ионы тяжелых металлов в своей клеточной массе могут *Bacillus subtilis* – сайтами связывания выступают карбоксильные группы пептидогликана клеточной стенки; *Bacillus licheniformis* – тейхоевые кислоты клеточной стенки; *Streptomyces longwoodensis* – способен к биосорбции радионуклидов (Gadd, 1992).

Большую роль отводят механизмам связывания ТМ на клеточных стенках активными химическими группами клеточной стенки. Основными связывающими группами являются карбо-

кисильная, аминок-, сульфгидрильная и сульфатная. ТМ могут связываться в результате хелатирования, ионного обмена. Например, катионы свинца демонстрируют высокое сродство к водорослевой биомассе. Механизм связывания включает комбинацию ионного обмена, хелатирование, иногда восстановительные реакции, сопровождаемые осаждением металлического Pb на материале клеточных стенок. Полагают, что в ходе ионообменных процессов катионы Ca, Mg, H, Na, K в материале клеточных стенок замещаются на ТМ (Raize et al., 2004). Клетки пивных дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* при действии на них ТМ способны выделять неорганический фосфат, который переводит поллютант в недоступную для клеток форму (Soares et al., 2002). Механизм связывания ТМ дрожжами предусматривает прямое биосорбционное взаимодействие с биомассой путем ионного обмена или осаждения при освобождении фосфата из биомассы (Лозовая и др., 2004; Cho Dae Haeng, Kim Eui Yong, 2003).

Некоторые микроскопические грибы сорбируют ТМ преимущественно клеточной стенкой (Bhattachacharya et al, 2002). Ее строение определяет механизмы протекания сорбции (Подгорский и др., 2004). Выделены два этапа связывания такого ТМ, как свинец, микромицетами. Быстрый процесс биосорбции компонентами клеточной стенки и медленный процесс отложения и трансформации металлов на клетках и во внутриклеточном пространстве. Свинец в виде рыхлых агрегатов накапливается на поверхности клетки и мицелия и в межгифальном пространстве (Евдокимова, Мозгова, 1991).

Механизмы внутриклеточной детоксикации поллютантов. В детоксикации ТМ может быть задействована и цитоплазматическая мембрана. В частности, показано, что к биохимическим механизмам устойчивости бактериальных штаммов к металлам относится АТФазная активность их плазматических мембран. Используя определенные штаммы *Pseudomonas fluorescens*, *P. aeruginosa*, *Bacillus subtilis* и *Alcalligenes eutrophus* для культивирования их в среде с мышьяком, обнаружили существование зависимости между степенью устойчивости этих бактерий к мышьяку и величиной их АТФазной активности: повышение интенсивности гидролиза АТФ способствует трансформации арсенитов в менее токсичные арсенаты, которые могут функционировать как аналог фосфатов в клеточном метаболизме (Подольская и др., 2002).

Некоторые представители бацилл (*B. megaterium*, *B. subtilis*, *B. cereus*) в железodefицитных условиях способны образовывать сидерофоры, которые кроме железа хелатируют алюминий и некоторые другие металлы и накапливают его в клетках (Hu Xicheng, Boyer, 1996). Такие процессы биоаккумуляции зависят не только

от физиологии микроорганизмов, но определяются устойчивостью или чувствительностью живых клеток к растворенному металлу.

Доказана роль глутатиона в связывании ТМ в клетках ЦБ и микроводорослей. Предполагается, что глутатионовая система может служить первой линией обороны в системе защиты клеток от ТМ в период, предшествующий формированию такого важного инструмента защиты, как металлсвязывающие белки (Саванина и др., 2003).

У некоторых ЦБ при загрязнении окружающей среды ТМ наблюдается увеличение внутриклеточного количества гликогена, образование полифосфатных гранул, содержащих Fe, Zn, Cu. Например, для *Synechocystis aquatilis* показано, что захват ТМ полифосфатными гранулами является эффективным механизмом детоксикации ТМ, что способствует выживанию этой ЦБ в загрязненной среде (Andrade et al., 2004). Показано, что ТМ могут включаться в состав липофильных соединений ЦБ (Попова, 2004).

Значительно более редки, чем связывание токсичных катионов во внутриклеточных гранулах полифосфатов, внутриклеточные структурированные отложения металлов. Данные о возможности аккумуляции в клетках бактерий *Pseudomonas*, *Brevibacterium*, *Rhodospseudomonas* и *Lactococcus* Со- или Cr-содержащих магнитных включений представлены в работе (Арискина и др., 2004).

У микроскопических грибов четко прослеживается взаимосвязь между встречаемостью в почве грибов, содержащих меланиновые пигменты, и уровнем загрязнения среды. В почве с высоким содержанием ТМ увеличивается доля меланинсодержащих микромицетов (Кулько, Марфенина, 2001; Свистова и др., 2004; Марфенина, 2005; Талалайко, 2005; Domracheva et al., 2006). Темноокрашенные микромицеты в загрязненных экосистемах могут составлять более 50% от общего количества видов (Иванова и др., 2005). Одна из причин преобладания темноокрашенных грибов в эконисах техногенного происхождения – способность меланиновых пигментов связывать ТМ (Гончаров и др., 2000; Ровбель и др., 2000). Меланиновые пигменты отличаются большим разнообразием функциональных групп. Имея полифенольную природу, ароматические ядра могут непосредственно связывать ионы ТМ. В связывании ТМ меланинами также принимают участие карбоксильные и некоторые другие функциональные группы (Ровбель и др., 2000).

Для микроскопических грибов была показана способность как к закреплению металлов внутри, так и на поверхности мицелия (Gardeatorresdey et al., 1997), а также и к выщелачиванию металлов из твердых субстратов (White et al., 1997). Необходимо отметить, что большинство исследований по изучению процессов транс-

формации металлов микроорганизмами выполнено не в природных условиях, а на искусственных питательных средах с чистыми культурами. Проблема же взаимодействия микроорганизмов с соединениями металлов непосредственно в почве практически не изучена. До сих пор неясно, насколько активно и в каких условиях такие процессы могут протекать в природных условиях. В отдельных работах было показано, что деятельность микроорганизмов может как понизить, так и повысить поступление ТМ в растение. Так, сообщалось, что жизнедеятельность грибов *Mucor hiemalis* и *Trichoderma viride* способствует повышению подвижности меди, никеля и цинка непосредственно в загрязненных металлами почвах (Марфенина, 2005).

В почвах, содержащих минерал геотит, клостридиум способствовал освобождению ассоциированных с геотитом металлов в результате ферментативной редукции ионов железа, что повышало подвижность металлов и содействовало их вымыванию из почвы осадками (Francis, 1994).

Под действием микоризы одни авторы установили большее поглощение и аккумуляирование ТМ и радиоактивных элементов, другие отметили меньшее содержание тяжелых металлов в растениях, имеющих микоризу (Назаров, Илларионов, 2005).

Эти факты говорят о том, что деятельность микроорганизмов по трансформации ТМ в почвах двояко направлена: она может как повышать, так и понижать поступление поллютантов в растение.

Таким образом, способность представителей различных групп микроорганизмов изменять подвижность ТМ и, следовательно, доступность их для растений, показана во многих исследованиях. Уменьшение выноса металлов из почвы растениями происходит из-за аккумуляции поллютантов микроорганизмами, сорбции ионов на клеточной стенке, образования нерастворимых соединений. Действие микроорганизмов на поступление ТМ в растения зависит от очень многих факторов: типа загрязнителя и его концентрации в среде, вида микроорганизмов и растений, почвенных условий. Это направление работ активно развивается в связи с возможностью использования микроорганизмов для удаления металлов из жидких и твердых субстратов, т.е. для решения проблем очистки среды.

1.3. Биоремедиационные возможности почвенных цианобактерий

В научной литературе все чаще появляются сведения о цианобактериях как организмах, способствующих оздоровлению почвы благодаря разнообразным механизмам адаптации путем подавления фитопатогенов и детоксикации поллютантов.

Антропогенная нагрузка на почву неизбежно приводит ее к физической, химической и биологической деградации, становится причиной утраты плодородия, накопления токсичных веществ в продуктах питания и кормах, поэтому чрезвычайно важен поиск и реализация путей восстановления (ремедиации) исходных качеств почвы. В этом плане все большую популярность завоевывают приемы биоремедиации, которые включают использование организмов различных таксономических групп и их консорциумов для проведения рекультивационных работ. Становление супрессивности почвы зависит как от освобождения ее от фитопатогенов и фитотоксинов микробного происхождения, так и от детоксикации поллютантов и ксенобиотиков техногенного и агрогенного происхождения. Однако остаются практически не востребованными уникальные экологические и физиологические возможности цианобактерий (ЦБ).

Оценка цианобактерий как объекта биотехнологии. ЦБ (цианопрокариоты, цианеи, синезеленые водоросли) – древнейшие фототрофные организмы планеты. История биосферы – это в подавляющей степени история микробов и того, как они создали биосферу, в которой появились более сложно организованные существа. Г.А. Заварзин (2003) историю биоты на Земле представляет в виде схемы аддитивной эволюции с этапами: I. Прокариоты; II. Прокариоты + протисты; III. Прокариоты + протисты + многоклеточные. Определяющими на каждом этапе являются первичные продуценты – оксигенные фотоавтотрофы: 1) цианобактерии; 2) цианобактерии + водоросли; 3) цианобактерии + водоросли + высшие растения.

Таким образом, единственными организмами планеты, прошедшими через ее историю в неизменном виде, остаются цианобактерии (ЦБ). Сам по себе факт выживания ЦБ и процветания в современной биосфере, резко отличной от той, в которой они зародились примерно 3.5 млрд. лет тому назад, априори свидетельствует об огромном адаптационном потенциале. В классической монографии Э.А. Штиной и М.М. Голлербаха «Экология почвенных водорослей» (1976) обобщены все известные к тому времени факты выживания ЦБ в экстремальных условиях: способность длительное время сохранять жизнеспособность при засухе; выживать при очень низких и очень высоких температурах; противостоять сильной инсоляции; выдерживать радиоактивное излучение; быть толерантными к высоким концентрациям солей; выносить действие токсикантов; вегетировать в анаэробных восстановительных условиях и т.д.

В последующие годы появились новые сведения о специфике экотопов ЦБ, механизмах их адаптации, консортивных связях,

физиологических и биохимических возможностях (Гусев, Никитина, 1979; Панкратова, 1981, 1987, 2001; Заварзин, Крылов, 1983; Андреюк и др., 1990; Заварзин, 2003; Домрачева, 2005; Панкратова, Трефилова, 2007). Находит подтверждение гипотеза о том, что ЦБ первородно существовали в виде симбиоза прежде всего с гетеротрофной микрофлорой, выполняющей роль редуцентов и стабилизирующей существование первичного ценоза. Показано, что ни одна группа микроорганизмов не использовала в таком объеме симбиотические отношения, как ЦБ. Именно эта группа прокариотных фототрофов обеспечивает самые массовые вспышки размножения в природе, обладая способностью до предела насыщать биотопы и давать продукцию, выходящую за пределы обычной для данного биотопа, создавая «лавину живого вещества». Такая специфическая особенность связана с древностью ЦБ и может рассматриваться как биологическая адаптация, вытекающая из высокой биогеохимической энергии размножения (Вернадский, 1965). Вступая в тесные взаимовыгодные симбиотические связи со своими консортами, ЦБ в то же время в борьбе за жизненное пространство выделяют химические соединения, подавляющие рост других микроорганизмов (Сиренко, 1972, 1988; Кульский и др., 1986; Сиренко, Козицкая, 1988), среди которых в практическом плане наибольший интерес в агрономическом плане представляют фитопатогены. При культивировании, в отличие от гетеротрофных микробов-продуцентов, ЦБ, являясь фотоавтотрофами, не требуют сред с органическими компонентами и не нуждаются в связанных соединениях азота. При этом выполняется одно из условий успешного биотехнологического производства – максимальная дешевизна питательных сред. ЦБ отвечают и второму важнейшему требованию микробной биотехнологии – высоким темпам размножения, что приводит к созданию максимальной продукции в предельно краткие сроки.

Создание музейной коллекции ЦБ, с помощью которой возможен скрининг на выявление практически значимых штаммов, опирается на выделение ЦБ из природных сред. Для целей сельскохозяйственной биотехнологии наиболее удобно использовать такой природный феномен, как «цветение» почвы, при котором интенсивность размножения ЦБ и микроводорослей на поверхности почвы приводит к формированию визуально заметных налетов, пленок, корочек с плотностью клеток до 40 млн./см². Очень часто в ходе сезонной сукцессии или вследствие определенных антропогенных воздействий происходит монофикация подобных разрастаний, из-за которой на долю цианобактерий приходится до 90–98% численности фототрофных популяций. Именно ЦБ создают самые прочные монодоминантные сообщества. Среди них отме-

чены такие виды, как *Microcoleus vaginatus* (Маркова, 1976; Шушуева, 1977; Belnap, Gardner, 1993), *Microcoleus* sp. sp. (Danin et al., 1989), *Nostoc commune* (Носкова, 1968; Панкратова, 1984; Дубовик, 1995; Закирова, 2006; Домрачева и др., 2007), *Cylindrospermum licheniforme* (Домрачева, 2005), *Nostoc muscorum* (Морарь, 1973). В многовидовых альго-цианобактериальных сообществах в роли доминантов особенно часто выступают виды родов *Nostoc*, *Cylindrospermum*, *Scytonema*, *Microcoleus*, *Phormidium*.

Сравнительное изучение списка доминантов показывает, что это нитчатые и колониальные формы, т.е. популяции, эволюционно приспособленные к существованию в агрегированном состоянии. Это виды, обладающие высоким коэффициентом размножения, способные быстро переходить от состояния покоя к вегетации и, наоборот, без промежуточных стадий привыкания. Так, например, возобновление азотфиксации и фотосинтеза происходит через 30 мин. после реувлажнения сухих цианобактериальных корочек (Панкратова, 1981). К ускорению жизненного ритма отдельных популяций ЦБ приводит размножение сразу группами клеток: гормогониями, обрывками нитей, целыми нитями. У цилиндроспермума, например, они могут формироваться внутри спор (акинет) и содержат до 50 клеток (Домрачева, 2005). При неблагоприятных условиях размножение данной популяции происходит интенсивнее не гормогониями, отшнуровывающимися от основных трихомов, а быстрым их формированием внутри спор с толстыми оболочками, где среда более стабильна по сравнению с поверхностью почвы. Нити внутри спор формируются за двое-трое суток, после чего высвобождаются. Наличие двух механизмов размножения (непосредственного деления клеток и образования гормогониев, а также формирование нитей внутри спор) обеспечивает преимущество цилиндроспермума перед другими ЦБ, потенциальными доминантами в определенных биотопах.

Развитие другой ЦБ *Nostoc muscorum* проходит в почве через несколько стадий (Морарь, 1973): 1. Прорастание споры, в результате чего протопласт делится на две равные части, оболочка лопается и «проросток» выходит наружу. 2. Рост и деление первичного трихома, который при этом периодически отчленяет от себя отдельные энергично растущие гормогонии. В полевых условиях уже на третьи-пятые сутки трихом перестает отчленять гормогонии, но продолжает активно расти. Постепенно формируются колонии. 3. Стадия колонии начинается с разрастания трихома во всех трех плоскостях, чем и обеспечивается формирование шаровидно-приплюснутых образований. Трихом продолжает активно расти и выделяет слизь. 4. Гормогонияльная стадия начинается с образования внутри колонии газовых пузырьков. Скопление газа

внутри колонии приводит к разрыву трихома в одном или нескольких местах и распаду трихома на массу гормогониев, которые расползаются по субстрату со скоростью 1–2 мм/сек. За период активного движения гормогонии отползают от материнской колонии на расстояние 2–3 см, после чего останавливаются, растут, появляются гетероцисты, в которых идет процесс азотфиксации, затем гормогониальная и колониальная стадии многократно повторяются. 5. Спорообразование наступает, когда внешние условия не благоприятствуют дальнейшему размножению ЦБ при помощи гормогониев.

Удерживание отдельных трихомов ЦБ или их биопленок и колоний на любых субстратах (песок, скалы, почва, поверхность семян, корней и т.д.) осуществляется за счет выделения слизи и электростатических сил притяжения.

Подобные механизмы размножения и расселения в почве ЦБ сохраняют и при реинтродукции, при внесении их биомассы вместе с посевным растительным материалом (Домрачева, 2005).

Цианобактерии – антагонисты фитопатогенов. Агрессивность фитопатогенов, вызывающих массовые заболевания сельскохозяйственных, лесных и декоративных культур, не снижается несмотря на широко применяемые химические средства защиты растений. Более того, круг фитопатогенов постоянно расширяется за счет перехода многих сапротрофных микроорганизмов к факультативному или облигатному паразитизму (Монастырский, 1998). Этому во многом способствует выведение высокопродуктивных сортов растений, требующих строгого соблюдения агротехники, которые на малейшее ухудшение условий питания, водоснабжения, освещения отвечают ослаблением иммунитета. Подрывается иммунитет растений и в результате загрязнения окружающей среды, что также открывает «ворота» инфекциям.

В настоящее время в защите растений большие надежды возлагают на использование биопрепаратов, содержащих микробы-антагонисты. Среди отселектированных штаммов, обладающих сверхсинтезом антибиотиков, известны микромицеты, грамотрицательные и грамположительные бактерии, включая мицелиальные формы – актиномицеты. Особенно успешно применение комплексных, искусственно сконструированных микробных консорциумов, в которых агрономически полезные свойства одних микробов дополняются антагонистической, ростстимулирующей, гидролитической активностью других микроорганизмов. Однако по-прежнему наиболее остро стоят вопросы поиска среди антагонистических штаммов наиболее ранних колонизаторов ризопланы, которые бы становились первопоселенцами на корнях, опережая патогенов (Кураков, 2003). В этом плане фототрофы практически

не привлекают внимания разработчиков биопрепаратов. Одна из причин состоит в том, что в ризосфере культурных растений фототрофы и, в частности, ЦБ находятся в таком малом количестве (десять тысяч клеток/г), что не могут реально оказывать ингибирующий эффект на вредные микроорганизмы. Пик их размножения всегда приурочен к поверхности почвы в периоды «цветения», и территориально они удалены и от стеблей, и от корней растений. В то же время многочисленные лабораторные испытания показывают, что в ряду антагонистов они могут занять лидирующие позиции по сравнению с сапротрофами, выделяя активные бактерицидные и фунгицидные соединения. Более того, при воздействии на здоровое растение ЦБ оказывают стимулирующее влияние (Панкратова, 1981; Калинин, 1995; Панкратова и др., 2004; Домрачева, 2005). Именно ЦБ принадлежит особое место среди микроорганизмов, так как они выделяют в окружающую среду широчайший спектр биологически активных веществ. В многокомпонентной системе этих соединений идентифицированы производные алифатических терпенов, терпеновые спирты, эфиры, эфирные масла, альдегиды, летучие кислоты, фенолы, ауксины, антибиотики, алкалоиды, сапонины, фитогормоны (Горюнова и др., 1969; Кирпенко и др., 1977; Бершова и др., 1982; Сакевич, 1985; Сиренко, Козицкая, 1988; Андреюк и др., 1990; Кадырова, 2004; Орлеанский и др., 2005; Silvey, Wyatt, 1973; Kajiyama et al., 1998; Sergeeva et al., 2002; Vardi et al., 2002; Volk, 2005; Scholz, Liebezeit, 2006; Asthana et al., 2006).

Наиболее последовательные и длительные исследования антагонистической активности почвенных ЦБ проводятся на кафедре ботаники, физиологии растений и микробиологии им. Э.А. Штиной Вятской государственной сельскохозяйственной академии. В частности, в сериях лабораторных, вегетационных и полевых опытов показано, что многие штаммы альгологически чистых культур ЦБ вызывают резкое угнетение популяций особо опасных фитопатогенных грибов р. *Fusarium*. Так, при культивировании на искусственных питательных средах происходит замедление роста, усыхание и лизис мицелия *Fusarium culmorum*, *F. nivale* и *F. oxysporum* (Домрачева и др., 2003; Домрачева, 2005). Столь же велика антифузариозная активность ЦБ при совместном развитии популяций в почве, лишенной высших растений, т.е. в период, когда фузарии находятся на стадии сапротитного существования. Под влиянием *Nostoc paludosum*, *N. linckia* и *Microchaeta tenera* через неделю экспозиции в почве прекращается развитие мицелия гриба, хотя в контрольном варианте этот показатель превышает 5 м/см² почвы. Сильный фунгицидный эффект отмечен у ЦБ на фоне провокационного заражения семян злаков и бобовых культур при

проведении вегетационных опытов (Калинин, 2002; Домрачева и др., 2003).

Серия полевых испытаний убедительно доказала результативность цианобактериальной обработки семян хвойных в условиях лесопитомников (Третьякова и др., 2002; Панкратова и др., 2002; Домрачева, Трефилова, 2004; Домрачева и др., 2008). Искусственные древостои, к которым относятся и лесные питомники, изначально являются неустойчивыми экосистемами и вследствие этого разрушаются грибами биотрофного комплекса сильнее, чем естественные лесные сообщества. Фитопатогенные грибы в лесопитомниках, поражающие живые саженцы, способны к быстрому накоплению биомассы, формированию высокой патогенности и агрессивности и, как следствие, к масштабному поражению сеянцев с формированием очагов распространения, усыхания и накопления патогенов (Стороженко, 2000). В течение нескольких лет в Кировской области массовая гибель сеянцев ели отмечалась в лесопитомнике Слободского лесхоза, а сосны – в Юмском лесопитомнике Свечинского лесхоза. Обработка однолетних сеянцев ели полужидкой (0.5%-ная агаризованная среда) культурой *Nostoc paludosum* с титром 800 тыс. кл./мл увеличила годовой прирост сеянцев на 44%, количество здоровых растений возросло на 17.1% (Домрачева, Трефилова, 2004; Трефилова, 2008). При высаживании сеянцев на лесокультурные площади с цианобактериальной обработкой корневой системы их приживаемость увеличилась на 10%. В полевом опыте для сохранения сеянцев сосны использовали различные методики применения ЦБ: предварительное замачивание семян в чистых и смешанных культурах ЦБ; полив инокулятом после посева семян; обработку корневой системы двухлетних саженцев (Трефилова, 2008; Домрачева и др., 2008). Использование тройной смеси культур (*N. paludosum* + *N. linckia* + *Microchaete tenera*) было наиболее эффективным, вызывало увеличение прироста сеянцев на 45, а саженцев – на 200% по сравнению с контролем.

В городских экосистемах особенно чувствительны к болезням цветочные культуры, так как происходит наслоение патогенного фона на химическое загрязнение урбаноземов. Красота городов во многом определяется степенью их озеленения и декоративного убранства. Постоянно растет площадь городских цветников не только в парках, скверах и дворах, но и непосредственно на улицах, возле торговых, учебных и офисных зданий. В то же время пестицидная обработка семян и рассады в условиях города нежелательна, поэтому и в данном случае наиболее приемлемы биометоды защиты растений. Была проведена серия опытов с различными сортами астр, в ходе которых установили защитное действие чис-

тых культур ЦБ и при выращивании рассады, и при высадке растений в открытый грунт (Ковина и др., 2007, 2008). При этом эффективность применения ЦБ *Nostoc paludosum* была выше, чем таких сертифицированных препаратов, как Гамаир, Алирин Б, Байкал-ЭМ1.

Все описанные выше исследования проведены с альгологически чистыми культурами ЦБ, т.е. штаммы очищены от фототрофов (водорослей и других ЦБ), но в своих чехлах содержат бактерии-спутники. Их видовой состав и численность чрезвычайно разнообразны – аммонификаторы, олигонитрофилы, денитрификаторы, актиномицеты (Штина, Панкратова, 1974) меняются в зависимости от изменяющихся условий. Вероятно, клетки фототрофа «рекрутируют» в сообщество бактерии, помогающие ему выжить в конкретных условиях, ограничивая доступ других, т.е. регулируют их состав (Панкратова, Трефилова, 2007). Партнеры цианобактериальных комплексов взаимосвязаны так, что конечные продукты жизнедеятельности одного вида служат ресурсом для другого, а изъятие этих ресурсов – необходимое условие поддержания разницы концентраций субстрата и продукта. Разнообразие биохимических и физиологических реакций, осуществляемых ЦБ, приводит к неоднозначным последствиям для организмов, проживающих в совместных с ЦБ местообитаниях. Часть выделяемых соединений используется другими организмами для биосинтетических и энергетических нужд. Другие соединения могут выступать в качестве специфических химических раздражителей – биостимуляторов или биоцидов.

Исследования, проведенные в последние годы, свидетельствуют о том, что при замене аборигенной микрофлоры бактерий-спутников ЦБ на агрономически полезные штаммы бактерий можно получить цианобактериальные консорциумы, обладающие высоким агробиотехнологическим потенциалом (Ковина, 2001; Калинин и др., 2002; Панкратова и др., 2004, 2008; Трефилова и др., 2008; Зяблых, 2008). С этой целью выделяют из коллекции ЦБ наиболее эффективные по накоплению биомассы и технологичности культивирования штаммы; проверяют наличие у них антагонистического и ризогенного эффекта; разрабатывают систему получения аксеничных культур; «подсаживают» в слизь аксеничных культур определенные полезные штаммы азотфиксирующих бактерий или бактерий-антагонистов. Гомеостатическое состояние консорциума достигается при заражении ЦБ, находящихся в логарифмической стадии роста и при титре каждого бактериального партнера не выше 10^6 кл./мл культуральной среды. При этом гетеротрофные партнеры занимают место естественных бактерий-спутников, капсулируясь в слизи ЦБ. Создание би- и трехкомпо-

нентных консорциумов ЦБ и хемотрофных бактерий (штаммы различных видов *Rhizobium*, *Agrobacterium radiobacter*, *Pseudomonas fluorescens*, *Arthrobacter mysorens*) показало, что искусственные консорциумы могут длительное время расти и сохраняться в течение нескольких лет на чисто минеральных безазотистых средах, при этом хемотрофные партнеры существуют за счет прижизненных экссудатов ЦБ и веществ их слизи. ЦБ не элиминируют подсаемых бактериальных спутников, не отмечено антагонизма между ЦБ и «вселенцами». Защитная роль ЦБ для сапротрофных партнеров сохраняется и при их интродукции в почву. Введение в почву инокулюма через семена или путем поверхностной обработки почвы сопровождается изменением микробиологического статуса почвы в сторону, полезную для высших растений: увеличивается высота растений, количество листьев, содержание сухого вещества, длина и объем корневой системы, урожайность, ингибируется развитие фитопатогенов. Таким образом, цианобактериальные консорциумы с программируемым составом (для них предлагается название агроциан) являются перспективными и действенными биопрепаратами на современном уровне развития сельского хозяйства.

Детоксикационные возможности цианобактерий. Вторая практически значимая особенность ЦБ – обезвреживание токсикантов. Перечень поллютантов, попадающих в почву в результате деятельности человека, чрезвычайно велик и включает вещества естественного происхождения и искусственно синтезированные. К числу приоритетных загрязнителей биосферы относятся нефть и нефтепродукты, соли тяжелых металлов (ТМ), радионуклиды, пестициды. Степень их стойкости и скорость деградации различны и во многом определяются наличием организмов, способных их усваивать, детоксифицировать, гидролизовать, обезвреживать. Механизмы трансформации ксенобиотиков различны у разных организмов и могут быть обусловлены морфологическими и физиологическими особенностями (Фокина и др., 2008). В числе организмов-биоремедиаторов ЦБ выделяются многообразием путей обезвреживания поллютантов.

Адаптация ЦБ к неблагоприятным внешним воздействиям обусловлена, в первую очередь, интенсивным выделением внеклеточной слизи. Доля слизистых веществ в общем балансе клетки весьма существенна и составляет примерно 30% связываемого за сутки углерода, или 40% чистой суточной продукции фотосинтеза (Fogg et al., 1965). При этом указанные объемы могут значительно колебаться как в сторону уменьшения, так и увеличения в зависимости от вида, физиологического состояния и функциональной активности клеток и условий окружающей среды (Moore, Tischer, 1965).

Образование гелеподобных слизистых частиц (полисахаридных или полипептидных) многофункционально. При структурно-функциональной организации микробных популяций в виде биопленок 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; Azam et al., 1999; Surette, 2002). Биопленки являются одним из видов микробных консорциумов, играющих важнейшую роль в биосферных геохимических процессах. В их развитии чрезвычайно важна межклеточная коммуникация посредством ауторегуляторов, например, галогенофуранов (Николаев, Плакунов, 2007). Структурированные сообщества являются способом защиты клеток от стрессовых условий (Jefferson, 2004). Предполагается, что в случае биопленок затруднено проникновение действующего токсического начала в глубокие слои. Удаленные от поверхности клетки успевают перейти в устойчиво-адаптационное состояние, если для этого требуется меньшее время, чем для проникновения и действия антимикробного агента (Sromolay et al., 2005). Например, установлено, что чувствительность ЦБ *Nostoc paludosum* к ионам свинца резко возрастает при разрушении биопленки этой ЦБ и снижении титра клеток. Количество погибших клеток ностока повышается при этом в восемь раз (Домрачева, 2008).

Гликокаликс (выделяемая ЦБ слизь) может рассматриваться как иммобилизованная вода в матриксе 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), обеспечивают макроструктуру сообщества с оптимальными диффузными расстояниями, создают транспортные «колодцы» для поступления питательных веществ, ограничивают проникновение вредных факторов как химической природы, так и мелких хищников – протист (Заварзин, 2003), поэтому биопленки нельзя расценивать только как простую сумму составляющих их клеток: они представляют собой качественно новый тип сообществ, которые можно рассматривать как «города микробов» (Watnick, Kolter, 2000). Способность к гиперсинтезу экзоцеллюлярных слизей у ЦБ нашла, в частности, практическое применение при мелиорировании почв. Разработаны методы и аппаратура для приготовления и рассеивания ЦБ инокулянтов по почвенной поверхности. После контакта с водой ЦБ переходят из состояния покоя в активную стадию и начинают связывать частички мелио-

рируемой почвы, образуя почвенные агрегаты и содействуя структурированию почвы (Riley et al., 2001). Скорость перехода из покая к быстрой активации процессов жизнедеятельности (фотосинтез, азотфиксация, деление клеток) при регидратации у ЦБ очень высока и составляет 10–20 мин. (Панкратова, 1981; Kazuhiko et al., 2002; Narel et al., 2004).

Экссудация слизи приводит к проявлению у ЦБ сорбционных способностей, обеспечивающих внеклеточную детоксикацию поллютантов (Дмитриева, 1969; Шнюкова, 2005; Бреховских, 2006; Parker et al., 2000). Чем большее количество слизи выделяется, тем полнее связываются поллютанты из раствора (Tien et al., 2005). Связывание ТМ осуществляется как полисахаридами, так и липофильной фракцией клеток (Лябушева, 2004). Более того, возможна дистанционная детоксикация, при которой система защиты ЦБ от ТМ включает связывание металла не только клеточными структурами, слизистой оболочкой, но и экзополисахаридами в культуральной среде (Бекасова и др., 2002). Различные ЦБ обладают разной сорбционной способностью. Так, обнаружено, что поглощение свинца из жидкой среды составляет у *N. paludosum* около 80%, у *N. muscorum* – 91.3 от изначальной концентрации (Фокина, 2008). Сорбционная емкость различных штаммов ЦБ р. *Phormidium* колебалась (в мг металла/г сорбента) от 5 до 150 для меди, от 5 до 400 – для свинца, от 5 до 340 – для урана (Кузякина, 2004). При этом биомасса ЦБ может многократно использоваться в циклах сорбции-десорбции металла без снижения эффективности его удаления, что уже применяется в специальных установках по очистке сточных вод (PAPERI et al., 2006).

Существуют и другие адаптационные механизмы, позволяющие ЦБ выживать в условиях сильного загрязнения. В частности, экспериментально доказано, что внутри клетки большую роль в связывании ионов ТМ имеет глутатион и ферменты глутатионпероксидазы и глутатионредуктазы, поддерживающие его окислительно-восстановительное состояние. Предполагают, что глутатионовая система может служить первой линией обороны в системе защиты клеток от ТМ в период, предшествующий формированию такого важного инструмента защиты, как металлсвязывающие белки (Саванина и др., 2003). Образование внутри клеток нерастворимых сульфидов – также один из способов детоксикации ТМ, обнаруженный у *Nostoc muscorum* и *Plectonema boryanum* (Бекасова и др., 1999; Lengke et al., 2006). У ряда ЦБ в загрязненных средах наблюдается увеличение числа гранул гликогена и образование полифосфатных гранул, захватывающих ионы ТМ (Andrade et al., 2004). Предлагается использование в качестве биоремедиационного агента ЦБ *Phormidium valderianum*, которая активно раз-

лагают фенол за счет наличия ферментов полифенолоксидаза и лакказы (Shashirekha et al., 1997).

В детоксикации поллютантов важную роль играют гетеротрофные спутники ЦБ, биомасса которых в зависимости от фазы роста фототрофного партнера составляет 3.6-12.26% по отношению к биомассе цианопрокариот (Тиберкевич, Сакевич, 2001). Например, гетеротрофные спутники участвуют в синтезе сульфидов ТМ в слизи ЦБ (Москвина и др., 2003).

Особенно детально изучены бактериальные консорциумы ЦБ, обитающих в нефтезагрязненных почвах (Неганова и др., 1987; Киреева, 1994; Киреева и др., 2003, 2007; Сопрунова, 2006; Закирова, 2006; Sanchez et al., 2005). Установлено, что в чехлах ЦБ, способных расти в присутствии неочищенной нефти и разлагать ее компоненты, живут бактерии, окисляющие углеводороды, относящиеся к альфа, бета и гамма подклассам *Proteobacteria*, а также группе *Cytophaga / Flavobacterium / Bacteroides*. Отмечено присутствие азотфиксаторов, близких к *Rhizobium* и *Agrobacterium*. Это означает, что, по крайней мере, некоторые бактерии консорциума осуществляют азотфиксацию и разложение углеводородов в чехле ЦБ, в то время, как ЦБ снабжают их «жилем» и продуктами фотосинтеза – кислородом и органическим веществом. Цианобактериальный компонент данных консорциумов представлен такими видами, как *Nostoc commune*, *Microcoleus chthonoplastes*, *Phormidium tenuissimum*, *Synechocystis minuscule*, *Synechococcus elongates*, *Oscillatoria spp.* Выделенные из нефтезагрязненных обитаний цианобактериальные сообщества способны не только адаптироваться к нефти, но и активизировать процесс очистки от нефти как водных, так и почвенных экосистем. Было обнаружено, что при внесении в загрязненную почву наращенной биомассы осцилляториевого сообщества эффективность очистки почвы от нефтепродуктов за 30–90 дней доходила до 100% в зависимости от концентрации нефтепродукта. Активизация деятельности сообщества и интенсификация процессов деструкции загрязнителя зависела не от внесенной биомассы, а от числа внесенных отрезков нитей ЦБ, так как из любого отрезка образуется одна зона зарастания, распространение которой не зависит от начальной биомассы (Щадрина, 2001).

Доказано снижение токсичности такого специфического загрязнителя, как метилфосфоновая кислота, в тех случаях, когда в среде выращивания семян пшеницы, пелюшки и горчицы присутствовали природные пленки *Nostoc commune* (Огородникова и др., 2008), а также при внесении в почву суспензии *Nostoc paludosum* (Скугорева и др., 2008).

Таким образом, краткий обзор экологических возможностей ЦБ показывает, что эти организмы в виде монокультур, искусственно сконструированных цианобактериальных консорциумов или природных биопленок, являются приоритетными биоиндикаторами в оценке состояния природных сред, перспективными объектами для разработки новых методов и приемов реабилитации почв, фитотоксичных вследствие химического или биологического (накопление фитопатогенов и фитотоксинов) загрязнений. При этом использование ЦБ позволяет решить одну из основных задач почвенной биотехнологии – повышение скорости восстановительных процессов при абсолютной экологической безопасности применяемых интродуцентов.

1.4. Использование грибов в биомониторинге экосистем

Сообщества грибов – одна из главных составляющих экосистем нашей планеты. Грибы осуществляют широкий спектр биосферных функций, важнейшей из которых является разложение органического вещества (Одум, 1986; Carlile et al., 2001). Грибам в экосистемах отводится роль посредников между живым и косным веществом биосферы (Каратыгин, 1994). Они контролируют широкий спектр экосистемных функций – первичную и вторичную продуктивность, регенерацию биофильных элементов путем разложения растительных и животных остатков и перевода элементов из геологического в биологический круговорот (Мухин и др., 2000; Burford et al., 2002). Столь важная роль этих организмов в экосистемах сформировалась в процессе совместной эволюции растений-автотрофов и грибов-гетеротрофов как двух неотъемлемых компонентов любой экосистемы. Вегетативные структуры грибов (мицелий и хламидоспоры) постоянно обнаруживаются в самых ранних ископаемых остатках древних биогеоценозов, поэтому можно считать доказанным, что во все геологические эпохи грибы в качестве симбиотрофов и паразитов оказывали влияние на развитие, рост и распространение организмов, а в качестве сапротрофов участвовали в разложении их органических остатков (Каратыгин, 2007).

Грибы могут размножаться, спорулировать и поддерживать свою численность в аэробных и анаэробных условиях во всех средах современной биосферы (Griffith et al., 2002). По способности осваивать экологические ниши и своей экологической пластичности они не имеют себе равных среди живых организмов (Бондарцева, 2000). И тем не менее, изменения, происходящие в настоящее время в биосфере в результате активной антропогенной деятельности, оказывают все большее влияние на среду обитания гриб-

ных организмов (Марфенина, 2005; Терехова, 2007; Dighton, 2003). Процессы, сопровождающие антропогенную трансформацию грибных сообществ, могут привести к разрушению регуляторных механизмов и сбалансированности биосинтеза и деструкции органических веществ в экосистемах, поэтому проблема оценки биоиндикационной значимости микологических показателей в биогеоценозах представляется актуальной для биомониторинга загрязненных территорий. Опыт исследования изменчивости грибов в условиях техногенной нагрузки разного уровня и качества дает представление о широких возможностях их использования в оценке качества природных сред (Терехова, 2002).

Биоиндикационная эффективность микромицетов разных эколого-трофических групп в одних и тех же условиях может быть неодинаковой. Например, в популяциях фитопатогенных почвообитающих грибов (факультативных биотрофов) реакции на изменения окружающей среды отчетливее проявляются по морфологическим критериям, в то время как у фитопатогенов, более тесно связанных с растениями (облигатных биотрофов), экологическая информативность морфолого-культуральных признаков ниже, чем физиолого-биохимических маркеров (Терехова, 2007), поэтому в систему биотических параметров грибных сообществ для оценки техногенных воздействий целесообразно включать комплекс микологических показателей, состоящих из общих и структурных индексов (численность, биомасса и длина мицелия, индексы видового разнообразия, морфобиологическая структура биомассы, морфокультуральные типы колоний, изоферментные маркеры и др.). При выборе критериев характеристики микобиоты предпочтение следует отдавать признакам, наименее варьирующим в одинаковых условиях.

В настоящее время выполнено много работ и накоплен большой фактический материал, позволяющий судить о степени реагирования микро- и макромицетов на изменения условий окружающей среды (Евдокимова, 1995; Кирицели и др., 1996; Марфенина, 1999; Ананьева, 2003; Киреев и др., 2004; Терехова, 2007; Иванова и др., 2008; Gobl, Mutsh, 1985; Tyler, 1991 и др.). Однако биоиндикационная значимость и экологическая информативность синэкологических показателей грибов все еще остаются малоисследованными.

Все грибы подразделяют на две формальные группы – микро- и макромицеты. Микромицеты – это большая группа микроскопических грибов, не образующих крупных плодовых тел, как у макромицетов. По морфометрическим параметрам мицелия и конидий эти группы грибов сопоставимы. Некоторые виды макромицетов, так же, как и микромицеты, хорошо культивируются на

обычных питательных средах, применяемых в лабораторной практике для выращивания грибов. Если биоиндикационная ценность микромицетов в грибных сообществах не вызывает сомнений, то в отношении макромицетов мнения экологов расходятся. Дело в том, что культуру мицелия макромицетов в лабораторных условиях можно получить только методом тканевых культур, используя для этого плодовые тела или споры грибов. Мицелий макромицетов нельзя выделить в культуру непосредственно из образцов природных субстратов (почва, растения, вода), поэтому некоторые исследователи считают, что эфемерность и нерегулярная продукция плодовых тел макромицетов затрудняют биоиндикационные исследования (Черненко и др., 2002). Однако накопление некоторых химических элементов плодовыми телами в концентрациях значительно более высоких, чем в окружающей среде, является особенностью биологии базидиальных макромицетов (Горленко, 1983), поэтому было бы неразумно не использовать их в качестве организмов-биоиндикаторов на техногенных территориях. Выявлен ряд интересных особенностей накопления токсикантов в зависимости от трофических свойств высших грибов (Lepsova, Mejstrik, 1988). Например, *Laccaria amethystina* накапливает мышьяк в концентрациях от 100 до 200 мг/кг сухого веса (Byrne et al., 1991), а уровень накопления серебра и ртути в шампиньонах (*Agaricus bisporus*) составляет 165 и 75 мг/кг сухого веса плодовых тел (Byrne, Tusek-Znidaric, 1990).

Тяжелые металлы могут накапливаться (более чем в 100 раз по сравнению с субстратом) не только в плодовых телах грибов, но и в ризоморфах, что было показано для видов рода *Armillariella* (Rizzo et al., 1992), причем металлы накапливаются преимущественно на поверхности мицелия. Предполагается, что формирование такой содержащей металлы «оболочки» ризоморф способствует их сохранению и длительности существования.

Исследования концентрации ряда тяжелых металлов показали, что максимальное накопление загрязняющих веществ характерно для сапротрофов, промежуточное – для паразитирующих и микоризных видов и минимальное – для ксилотрофных грибов. Различие в концентрации металлов у грибов отмечалось и у других авторов (Иванов, Костычев, 2007; Lodenius, Herranen, 1981; Liukkonen-Lilja et al., 1983; Tyler, 1991; Fellner, 1993). Установлено, что в целом уровень накопления, например, Pb, Cd, Zn, Hg в грибах на промышленных территориях выше, чем обнаруживаемый для сельских мест. Физиологические особенности аккумуляции металлов плодовыми телами базидиомицетов до сих пор не совсем ясны, но, тем не менее, это свойство грибов может иметь очень важное экотоксикологическое значение.

В отношении видовой структуры сообщества микромицетов было показано, что на территориях, подверженных антропогенному влиянию, преобладают виды, имеющие широкую экологическую валентность и распространенность по Земному шару (Афанасьев и др., 2008). Под влиянием атмосферного загрязнения в лесных биогеоценозах некоторых районов Центральной Европы наблюдалось уменьшение числа плодовых тел микоризных грибов с одновременным увеличением количества плодовых тел ксилотрофных грибов и степени поражения деревьев паразитическими грибами (Fellner, 1993). Таким образом, не только химический состав плодовых тел, но и видовая структура сообщества макромицетов также имеет существенное биоиндикационное значение для биомониторинга техногенных территорий.

Методология экологических исследований макромицетов базируется на геоботанических и фитоценологических принципах. Мицелиальные культуры некоторых видов базидиомицетов, способных культивироваться *in vitro*, можно использовать в качестве тестовых организмов при лабораторном исследовании образцов различных сред техногенных территорий. Однако в целом методические приемы изучения экологии высших грибов хорошо разработаны для анализа влияния на сообщество природных, а не антропогенных факторов и существенно отличаются от изучения микромицетов (Мухин и др., 2000).

При исследовании микромицетов основным способом получения информации о присутствии видов в биоценозах служат микробиологические посевы на питательные среды, последующее выделение колоний и работа с чистыми культурами. Для оценки степени воздействия техногенных факторов используются те же количественные и качественные показатели, что и при анализе природной изменчивости сообществ микромицетов. К таким показателям относятся: общую численность микромицетов, содержание отдельных группировок (в том числе патогенных, оппортунистических видов), биомассу и изменение ее морфобиологической структуры, скорость роста грибных колоний, видовое разнообразие и изменение состава, пространственную и видовую динамику сообществ микромицетов. Приемы учета и выделения микромицетов, используемые для анализа почв как одного из самых сложных местообитаний в биогеоценозах, могут применяться и при анализе других субстратов. Примеры использования в биоиндикации различных параметров грибных сообществ приведены в монографии В.А. Тереховой (2007).

Экологические описания, разработанные для микроорганизмов, базируются на терминах и понятиях, которые не всегда можно использовать при характеристике грибов. Основные из этих

понятий – особь, популяция, сообщество (Бигон и др., 1989). Бактерии и животные – организмы унитарные, т.е. особи физически дискретны и относительно функционально независимы. Для модульных организмов, к которым относятся грибы, дискретны споры, но трудно выделить индивидуальный мицелий, дискретными же могут быть и отдельные колонии (Rayner, 1991). В то же время грибную колонию можно рассматривать как совокупность составляющих ее гифальных модулей, которые, с одной стороны, могут функционировать независимо, а с другой – быть системно интегрированными (Andrews, 1995). Это создает определенные трудности при учете количества микромицетов в почвах.

Если рассматривать сообщество как совокупность совместно обитающих организмов разных видов, представляющих собой определенное экологическое единство, то для почвенных грибов доказательство свойства выраженного функционального единства пока проблематично. В этом отношении применение термина «комплекс почвенных грибов» более корректно, так как, с одной стороны, он указывает на рассмотрение их как совокупности, а с другой – подчеркивает отсутствие доказательств их функциональных отношений.

Изменение грибных сообществ (комплексов) во времени рассматривают как сукцессию грибов (Одум, 1986). Перестройки состава и структуры грибных комплексов происходят в процессе деструкции растительных остатков, сезонных изменений температуры и влажности, изменения физико-химических свойств среды обитания, при выедании грибного мицелия беспозвоночными животными. В конечном счете, состав и представленность комплекса грибов в биоценозах зависят от пространственной и временной вариабельности этих факторов и их сочетаний. В экосистемах, подвергающихся антропогенному воздействию, ведущую роль при развитии грибных сукцессий могут играть антропогенные факторы (Марфенина, 2005).

Экологи давно проявляют большой интерес к видовому разнообразию, т.е. определению числа и состава видов в сообществе, поскольку существует определенная связь между видовым богатством и абиотическими условиями существования конкретных сообществ. Видовое разнообразие сообществ обычно описывается на основании *видового богатства*, характеризующегося общим числом выделенных видов и выравненностью, основанной на обилии или другом показателе значительности вида (Одум, 1986). В почвах обитает большое разнообразие грибов, отличающихся циклами развития, физиологическими потребностями, биотическими связями, систематическим положением (Томилин, 1977; Мирчинк, 1988; Великанов, 1997). Для почвенных грибов *видовое богатство*

определяется как общее или среднее число выделенных видов, *обилие* – как общее число штаммов данного вида к общему числу штаммов всех видов. Как показатель значительности используют также *относительную численность* – число изолятов данного вида на единицу веса почвы, *встречаемость* – число образцов, где вид обнаружен к общему числу исследованных образцов (Мирчинк, 1988; Zak, 1991; Dighton, 1994; Miller, 1995).

Результаты исследования городских почв (урбаноземов) показывают, что в них формируются функционально разнообразные грибные сообщества, отличные от ненарушенных почв даже городского лесопарка (не говоря уже об естественных почвах загородных территорий) по присутствию, видовому составу, структуре доминирования и обилию грибов разных эколого-трофических групп (Иванова и др., 2008а, б). В городских почвах отмечена деградация природного комплекса почвенных целлюлозолитических грибов – одной из основных функциональных групп в лесных биогеоценозах. Деградация комплекса целлюлозолитических микромицетов выражалась в снижении численности и изменении видового состава. В то же время отмечено увеличение численности и изменение видового состава в комплексах пептонолитических и кератинолитических грибов. В комплексе пептонолитических микромицетов произошло значительное увеличение представителей родов *Fusarium*, *Cladosporium*, *Aspergillus*, а в комплексе кератинолитических микромицетов в большом количестве обнаруживались виды с выраженными кератинолитическими свойствами: *Artroderma uncinatum*, *Chrysosporium tropicum* и *F. oxysporum*. Авторами также подтвержден феномен увеличения присутствия потенциально патогенных видов микромицетов в почвах города по сравнению с дерново-подзолистыми почвами загородных территорий. Потенциально патогенные (оппортунистические) микромицеты могут быть причиной так называемых «вторичных» микозов, которые могут развиваться у людей, имеющих определенное заболевание. Наиболее подвержены вторичным микозам люди, страдающие различными формами иммунодефицита. Важнейшими факторами, определяющими возможность развития заболевания (микозов, аллергий, микотоксикозов) у людей при контакте с мицелиальными грибами, могут быть содержащиеся в клеточных стенках грибов β (1,3)-D-глюканы, гидрофобины, меланины, а также летучие органические соединения, продуцируемые грибами (McGinnis, 2004).

Одно из следствий увеличения присутствия оппортунистических грибов в городской среде – рост заболеваемости микозами различной этиологии домашних животных – собак и кошек (Овчинников и др., 2007; Широких, Огородников, 2007). Распростра-

нению подобных заболеваний среди животных способствует целый ряд факторов: выгул животных на загрязненных городских территориях, бесконтрольное применение антибиотиков в ветеринарной практике, увлечение населения породами животных с изначальной дисфункцией иммунной системы в результате селекции породы. Одной из причин возрастания частоты этих патологий является и то, что выгул животных производится в слое приземного воздуха (30–50 см), наиболее насыщенного спорами оппортунистических грибов (Марфенина, Фомичева, 2007).

На основании полученных результатов сделано заключение, что повышенное накопление в городской среде различных органических веществ создает благоприятные условия для развития ряда функциональных групп грибов и аккумуляции в значительном количестве потенциально патогенных видов. Таким образом, в городских экосистемах происходят изменения состава и структуры почвенной микобиоты, направленные на деградацию природных трофических группировок и стимуляцию группировок, развивающихся на органических загрязнителях. Данные исследования – хорошая иллюстрация использования видовой структуры комплексов микромицетов и их трофических группировок для биомониторинга антропогенно нарушенных территорий.

В городской среде отмечено увеличение присутствия темноокрашенных видов микромицетов, имеющих в клеточной стенке темные пигменты – меланины (Кулько, 2000). При этом среди них значительную часть составляют виды, известные как потенциально патогенные и аллергенные – представители родов *Alternaria*, *Cladosporium*, *Ulocladium* и др. Аккумуляция таких темноокрашенных видов в наибольшей степени (по числу выделяемых видов и их общему обилию) прослеживается в придорожных зонах (Кулько, Марфенина, 2001). Увеличение присутствия темноокрашенных видов микромицетов вдоль автомагистралей наблюдалось в разные сезоны года и в разных средах обитания – в почве, воздухе, снеговом покрове. Доля темноокрашенных грибов на листьях придорожных деревьев, трав и в почве была тем больше, чем выше уровень автотранспортной нагрузки. При учете темноокрашенного мицелия в световом микроскопе следует иметь в виду, что многие поллютанты увеличивают проницаемость клеточной стенки грибов (Кузикова и др., 2007). В цитоплазму клеток могут проникать окрашенные вещества из почвенного раствора, например, гумусовые соединения. Поэтому при учете темноокрашенного мицелия на техногенных территориях микроскопическими методами необходимо параллельно учитывать грибы, синтезирующие меланиновые пигменты, методом посева с последующей идентификацией выросших колоний.

Особую группу веществ, особенно опасных для биосферы, представляют соединения, синтезируемые целенаправленно для подавления живых организмов. К их числу относятся боевые отравляющие вещества (Александров, Емельянов, 1990). При попадании в почву отравляющих веществ, например, иприта, происходит их деструкция, в основном за счет химических и микробиологических процессов. Однако полной детоксикации иприта и хлорсодержащих продуктов его гидролиза в природных условиях не наблюдается (Харченко и др., 1993). Загрязнение почв ипритом и продуктами его гидролиза приводит к экологическим изменениям, выражающимся в снижении показателей сходства и видового разнообразия микробиоценоза, увеличении показателей доминирования. Изучение микробной сукцессии в таких почвах показало, что наибольшую чувствительность к продуктам гидролиза иприта проявляют микроскопические грибы (Медведева и др., 2000). Действие продуктов гидролиза иприта на микромицеты проявилось не только на уровне структурной перестройки их комплекса, но и отразилось на их морфолого-культуральных и физиолого-биохимических признаках. В лабораторных условиях на культурах аспергиллов и пенициллов было показано, что продукты гидролиза иприта в первую очередь действуют на цитоплазматическую мембрану и липидный обмен в клетках. Возникающие при этом нарушения структуры и функции мембраны приводят к различным изменениям в процессах жизнедеятельности грибов или к их гибели (Кузикова и др., 2007).

Одним из направлений исследования негативных последствий антропогенных изменений экосистем может являться определение присутствия в различных средах токсинообразующих грибов. Было показано, что многие почвенные микромицеты, в первую очередь представители родов *Penicillium*, *Fusarium*, *Aspergillus* и ряда темноокрашенных грибов, – продуценты разнообразных фитотоксинов (Мирчинк, 1988). Установлена возможность образования фитотоксинов непосредственно в почве. Так, фитотоксины обнаружены в почве после ее обогащения грибами-продуцентами и особенно после добавления в почву различных органических субстратов, что способствовало росту фитотоксичных грибов, которые, таким образом, сами могут являться загрязнителями биогеоценозов.

Условия развития в почвах микроскопических грибов, продуцирующих вторичные метаболиты, токсичные для человека и животных, исследованы пока в меньшей степени. В настоящее время большое внимание уделяется исследованию токсинов грибов рода *Aspergillus*, особенно *A. flavus*, а также токсинообразующих грибов рода *Fusarium* (Саркисов, 1985; Тутельян и др., 2007;

Садыкова и др., 2008). Одними из наиболее опасных для человека считают афлотоксины (Кравченко, 1985). Афлотоксинам присущи такие эффекты воздействия на макроорганизм, как мутагенность, канцерогенность, тератогенность, гепатотоксичность (Тремасов и др., 2008). Первоначально возможность продуцирования афлотоксинов была показана для вида *A. flavus*, но сейчас доказано, что продуцировать эти токсины могут представители других видов рода *Aspergillus*: *A. parasiticus*, *A. glaucus*, *A. niger*, *A. fumigatus* или даже рода *Penicillium* – *P. citrinum*, *P. digitatum* и др. (Хмельницкая и др., 2002; Рухляда, Андрийчук, 2008). Из других микромицетов токсиногенностью обладают виды из родов *Alternaria*, *Cladosporium*, *Helminthosporium*, *Paecilomyces*, *Sporodesmium* и др. (Елинов, 2002).

Грибы рода *Aspergillus*, в том числе известные как важные токсинообразователи, – типичные почвенные обитатели. В ненарушенных природных экосистемах они распространены преимущественно в условиях теплого влажного климата в южных широтах. В природных условиях северных и умеренных широт России в почве и других местообитаниях обилие и разнообразие грибов рода *Aspergillus* обычно невелико. Однако антропогенное изменение природных экосистем приводит к изменению грибных сообществ, в результате которого нарушаются и закономерности природного распределения микроскопических грибов, поэтому в городских почвах и почвах пригородных рекреационных территорий наблюдается увеличение обилия видов рода *Aspergillus* (Марфенина, 2005). Микотоксины способствуют выживанию продуцирующих их видов грибов при неблагоприятных условиях в конкуренции с другими видами микроорганизмов, поэтому присутствие токсинообразующих микромицетов в антропогенно нарушенных биогеоценозах – биоиндикационный параметр.

Самые современные методы микологических анализов до сих пор не позволяют оценить всю совокупность микромицетов в наземных экосистемах и определить функциональные отношения между ними. Пока при микологических анализах может быть идентифицирована только часть от всех грибных популяций (Hawksworth, 1991). Видовая идентификация микромицетов, входящих в состав сообществ, преимущественно возможна только при их изоляции из природных местообитаний и дальнейшем выращивании на питательных средах. При использовании метода посева происходит одновременный подсчет как активного мицелия, так и спор грибов, находящихся в состоянии покоя. Используя метод посева, можно идентифицировать то, что нельзя увидеть (*in situ*), в то время как прямыми методами наблюдения можно увидеть то, что нельзя идентифицировать (Garrett, 1956).

Все методы изоляции микромицетов можно разделить на прямые (перенос отдельных спор или мицелия на питательную среду) и непрямые (посев почвенных суспензий). При использовании прямых методов микромицеты можно выделять с любых субстратов непосредственно или после предварительной инкубации в условиях влажности в течение нескольких недель. Мицелий и споры грибов могут быть перенесены стерильными иглками (под микроскопом) на питательную среду.

Из непрямых методов можно выделить три основных: 1) метод разведений почвенной суспензии с последующим поверхностным или глубинным посевом в агаризованную питательную среду; 2) метод отмывки почвенных частиц; 3) метод Уоркапа – выделение микромицетов из почвенных комочков (Методы..., 1973; Методы..., 1991). В методе разведений при помощи стерильной воды готовят серии разведений почвенной суспензии, определенное количество которой (например, 0.1–0.2 мл) равномерно распределяют по поверхности питательной среды. При глубинном посеве, определенном объеме питательной среды, охлажденной до 40–45 °С, смешивают с определенным объемом конкретного разведения в чашке Петри и инкубируют. Метод разведений обычно используют для подсчета колониеобразующих единиц (КОЕ) в образце.

При использовании метода отмывки почвенных частиц споры частично удаляются, и могут быть с большой вероятностью выделены грибы, присутствующие в почвах в виде мицелия, а также редкие и медленнорастущие виды (Baath, 1988; Bills, 1995). Однако этот метод более трудоемок, требует специального технического оснащения, а также большего количества питательной среды. Его рекомендуют для описания грибных сообществ лесных подстилок (Bills, Polishook, 1992).

При использовании метода Уоркапа очень небольшое количество почвенных частиц (5–15 мг) без предварительного суспензирования в воде распределяют в расплавленной питательной среде в чашке Петри. Простота этой техники делает ее подходящей для сравнения большого числа образцов.

Для изоляции микромицетов из почв в питательные среды добавляют антибиотики: хлорамфеникол, пенициллин, стрептомицин или подкисляют среду для того, чтобы сделать их селективными для грибов и подавить рост бактерий. Стандартные среды (сусло-агар, катюфельно-декстрозный агар, среды Чапека и Гетчинсона) с антибиотиками используются для выделения разнообразных комплексов грибов и первичного разделения их на таксономические группы. Показано, что наиболее «универсальная» среда – среда Чапека, на которой выделяются виды микромицетов, аналогичные изолируемым на других стандартных средах, но их

первичная идентификация на среде Чапека намного проще (Мирчинк и др., 1982).

Видовое разнообразие отдельных трофических групп почвенных микромицетов может быть выявлено при внесении в питательные среды различных субстратных приманок, например, целлюлозы, крахмала, хитина, кератина (Методы..., 1973; Марфенина, 1987; Гузев, 1988; Методы..., 1991). Метод изоляции может дать представление, но не в состоянии описать полный состав грибов в почве и является только шагом в понимании роли микромицетов в природных экосистемах. Списки выявляемых видов не говорят нам о количестве мицелия, его метаболической активности, реальном обилии различных видов, их форме и распределении внутри местообитаний. Тем не менее, его можно успешно использовать для биоиндикации экосистем, испытывающих техногенное влияние. Структурная перестройка комплекса (переход редко встречающихся видов в разряд доминантов), которую можно выявить с помощью метода посева, свидетельствует о сукцессионных процессах в биогеоценозе, нередко вызванных антропогенным воздействием.

Другой аспект применения метода посева для биомониторинга – морфокультуральная характеристика изолированных колоний микромицетов (Марфенина, 1990; Терехова, Швед, 1994; Григорьев, 2003 и др.). Морфофизиологические изменения окраски колоний под влиянием техногенных факторов, количество и время созревания спор на единицу ее площади, радиальная скорость роста колонии – все эти показатели легко вычисляются в лабораторных условиях и весьма информативны для целей биомониторинга. Например, изменение окраски колоний под влиянием тяжелых металлов отмечалось у многих видов микромицетов – *Trichoderma lignorum*, *Penicillium tardum*, *Trichothecium roseum*, *Gliocladium roseum* (Упитис, Пакалне, 1970; Скворцова, Якушкина, 1982). Под воздействием цинка и меди интенсивность образования спор в пикнидах *Phoma* значительно снижается (Терехова, Швед, 1994). При воздействии на мицелий *Fusarium oxysporum* кадмия наблюдается стимуляция образования микроконидий при одновременном подавлении образования хламидоспор (Григорьев, 2003). В наших исследованиях почв Кильмезского захоронения ядохимикатов отмечено снижение радиальной скорости роста колоний *Trichoderma viride* на участках загрязненных пестицидами (Жолупаев и др., 2009).

Таким образом, метод посева может успешно применяться для биомониторинга различных сред техногенно нарушенных биогеоценозов.

Одним из наиболее простых и удачных для изучения и количественного учета микромицетов в естественных и техногено нарушенных биогеоценозах является люминесцентно-микроскопический метод, суть которого заключается в наблюдении с помощью люминесцентного микроскопа окрашенных флуоресцирующими красителями препаратов суспензий (например, почвенных) не в проходящем, а в падающем свете (Звягинцев и др., 1978; Кожевин, 1989; Trolldenier, 1973). Метод позволяет отдельно учесть биомассу, количество спор и мицелия в почве и других субстратах и особенно хорошо подходит для изучения морфобиологической структуры комплексов микромицетов (Мирчинк, Паников, 1985; Полянская, 1988; Полянская, Звягинцев, 2005).

При использовании метода люминесцентной микроскопии почвенную суспензию после предварительной подготовки (взбалтывание на качалке, магнитной мешалке, ультразвуковом диспергаторе и т.д.) наносят на предметное стекло и равномерно распределяют на площади 4 см². Препарат высушивают на воздухе при комнатной температуре и окрашивают кальцифлуором белым (0.001%). Препарат просматривают на люминесцентном микроскопе с использованием светофильтров ФС-1-2, ЖЗС-19, ЖС-18. Учет количества спор и общую длину мицелия измеряют в нескольких полях зрения (обычно 50). Общую грибную биомассу определяют расчетным способом (Полянская, 1988).

Установлено, что в городских почвах в отличие от природных условий микромицеты часто не формируют мицелий, а сохраняются в виде спор. Таким образом, относительное содержание грибных спор в почвах города увеличено (Кулько, Марфенина 2001), поэтому соотношение биомассы спор и мицелия микромицетов в почвах, установленное люминесцентно-микроскопическим методом, – неплохой индикатор для антропогенно нарушенных биоценозов.

В таксономии грибов широко используются морфологические признаки (морфология конидий, мицелия и т.д.), поэтому большинство грибов можно идентифицировать только в том случае, если у них имеются спороношения. В природе грибы значительную часть своего жизненного цикла находятся преимущественно в виде мицелия. Из различных местообитаний в антропогенно нарушенных биогеоценозах очень часто изолируются грибы, не образующие споровых структур на питательных средах, применяемых в лабораторной практике. Вероятно, это связано с тем фактом, что тяжелые металлы и органические поллютанты, присутствующие в антропогенных экосистемах, существенно снижают интенсивность спорообразования некоторых видов микромицетов. В этом случае невозможно идентифицировать изолированные виды

микровицетов традиционными методами, поэтому выявление и идентификация грибов в их вегетативной фазе – одна из основных проблем в экологии грибов. Эта ситуация до недавнего времени была серьезным препятствием для прогресса в микологии. Однако современные методы молекулярной биологии дают определенную возможность идентифицировать виды грибов в отсутствии спороношений и даже без наблюдаемого мицелия.

Современные ДНК-технологии позволяют проводить прямое изучение генома организмов. Существуют основные различия в границах, в которых различные части генома меняются в процессе эволюции. Некоторые части геномов настолько консервативны, что их сиквенсы могут быть идентифицированы для отдельных царств, в то время как существуют и участки, различающиеся на уровне индивидуальностей. Следовательно, исследуя соответствующие участки генома, будет возможно различать желаемые таксономические единицы (Carlile et al., 2001).

Используя методы молекулярной биологии, можно выявлять биоиндикационные виды микровицетов без их изоляции на питательных средах (Экология..., 2004). В перспективе для описания грибного разнообразия предполагаются комбинированные подходы с применением как морфологических описаний изолятов, так и методов молекулярной биологии (Bills, 1995).

Таким образом, макро- и микровицеты обладают высоким биоиндикационным потенциалом, выявленным на физиолого-биохимическом, морфологическом и популяционном уровнях. Используя различные биоиндикационные признаки, грибы можно успешно применять в биотестировании токсичных сред и объектов. Наряду с другими организмами-биоиндикаторами состояния окружающей среды, биомониторинг грибов способствует обеспечению экологического контроля и представляет ценность в отношении прогнозирования развития экологической ситуации техногенно нарушенных экосистем.

1.5. Использование лишайников в биомониторинге экосистем

Лишайники – группа организмов, широко распространенная во всех растительно-климатических зонах Земли. Обладая высокой устойчивостью к влиянию таких внешних факторов, как резкие колебания влажности, температуры, условий освещения, действия больших доз ультрафиолета и проникающей радиации, лишайники оказались чрезвычайно чувствительны к действию различных атмосферных загрязнений (Инсарова, 1982; Горшков, 1990; Черненкова, 2002). Большинство из них не выдерживают даже малейшего загрязнения и погибают. Особенно низка толерантность

лишайников к диоксиду серы, фторидам и тяжелым металлам, что объясняется их анатомо-морфологическими и физиологическими особенностями (Piervittori et al., 1997).

По анатомическому строению лишайники бывают гомео- и гетеромерные. У гомеомерных лишайников во всей толще таллома равномерно расположены грибные гифы и водоросли. Обычно те и другие погружены в слизь, выделяемую водорослью. Гомеомерный тип строения таллома считается более примитивным.

При гетеромерном строении на поперечном разрезе лишайника сверху находится так называемая кора. Она имеет вид плектенхимы (псевдопаренхима), образованной переплетающимися и тесно смыкающимися грибными гифами. Под ней грибные гифы лежат более рыхло, и между ними находятся водоросли. Этот слой называется гонидиальным, а все водоросли в лишайнике – гонидиями. Под гонидиальным слоем грибные гифы расположены еще более рыхло, промежутки между ними заполнены воздухом. Эту часть таллома называют сердцевинной. Под ней находится нижняя кора, по строению сходная с верхней. Через нее проходят из сердцевины пучки гиф (ризины), прикрепляющие лишайник к субстрату.

У корковых лишайников нижней коры нет, и грибные гифы сердцевины прямо срastaются с субстратом. У кустистых, радиально построенных гетеромерных лишайников на периферии находится кора, под ней гонидиальный слой, внутри – сердцевина.

По строению таллома выделяют три основных морфологических типа лишайников:

1. Корковые, или накипные – таллом имеет вид налетов или корочек, плотно сросшихся с субстратом и неотделимых от него без разрушения таллома;

2. Листоватые – слоевище имеет форму дорзовентральных пластинок. Они срastaются с субстратом пучками грибных гиф, называемых ризинами, и сравнительно легко могут быть отделены от субстрата;

3. Кустистые – имеют форму столбиков или лент, обычно разветвленных и срastaющихся с субстратом только небольшим участком в нижней части слоевища. Растут вертикально (напочвенные виды) или свисая вниз (эпифитные виды). Кустистая форма чаще всего проявляется у эволюционно более продвинутых видов лишайников.

Питание лишайников и обеспечение их водой осуществляется через всю поверхность тела. Удерживается и передвигается вода внутри тела лишайника в соответствии с физическими законами. Источником питательных веществ (органических и неорганических) являются субстрат, атмосферная пыль, оседающая на ли-

шайник. Роль атмосферной пыли в питании лишайников возрастает от корковых к листоватым и, особенно, кустистым.

Особенностью лишайников является то, что они легко переносят полное высыхание, накопление органического вещества происходит очень медленно.

Фотосинтез в эколого-физиологических исследованиях лишайников – важный критерий жизнедеятельности этих организмов как процесс, интегрирующий и определяющий другие метаболические функции. Кроме того, исследование ассимиляции углекислоты у фотобионта интересно своей тесной связью с обменом гетеротрофного симбионта-гриба.

В таллومه лишайника водоросли занимают лишь 5–10% объема, но именно они играют основную роль в питании лишайников. Гриб снабжается органическими веществами, синтезируемыми водорослью (Вайнштейн, 1973). Углеводы, образуемые водорослью в процессе фотосинтеза, выделяются из клеток и сразу же поглощаются грибом. Таким образом, лишайники являются автотрофами, хотя, возможно, в некоторых случаях используют органические соединения субстрата.

Баланс продуктивности растений определяется соотношением максимального фотосинтеза и дыхания. Дыхание лишайников складывается из дыхания грибного и водорослевого компонентов. Но в благоприятных условиях среды фотосинтез вполне может обеспечить увеличение органического вещества слоевища (Вайнштейн, 1973).

Газообмен лишайников зависит от внешних условий и может изменяться под действием загрязнения атмосферы. Наиболее распространенными загрязнителями, присутствующими в выбросах различных производств, являются оксиды серы и азота. Токсичность диоксида серы (SO_2) обусловлена его окислительно-восстановительными свойствами (Кунина и др., 1979). Летальная доза для лишайников в среднем составляет 0.018 млн.^{-1} , но может сильно колебаться в зависимости от вида лишайника и различий в условиях его местообитания (Инсарова, 1982). Когда диоксид серы проникает в слоевище, он вступает в реакцию с водой, образуя H_2SO_3 , HSO_3^- , SO_3^{2-} , конкретные формы которых зависят от pH среды. В кислых условиях образуется главным образом ион HSO_3^- , а в нейтральных и щелочных – SO_3^{2-} (Hill, 1974). Эти молекулы имеют разную направленность действия на поглощение углерода.

Воздействие сернистого ангидрида на фотосинтез лишайников может проявляться по-разному в зависимости от концентрации газа (Richardson, Puckett, 1973). Данные D.S. Coxson (1988) показали, что предварительное окуривание сухого лишайника *Cladonia mitis* двуокисью серы в концентрации 0.2 и $0.1 \text{ мкл}\cdot\text{л}^{-1}$ в тече-

ние двух-трех недель стимулировало фотосинтез по сравнению с контролем.

В большинстве случаев наблюдается ингибирование процесса фотосинтеза, но эта реакция зависит от вида лишайника (Домнина и др., 2007). Очень чувствительным к SO_2 фотосинтез у *Evernia mesomorpha*. Его интенсивность значительно снизилась через один час после фумигации SO_2 в концентрации $0.085 \text{ мкл}\cdot\text{л}^{-1}$, а через два часа при концентрации $0.175 \text{ мкл}\cdot\text{л}^{-1}$ фотосинтез прекратился. Эти данные показали, что концентрация SO_2 имела большее влияние на процесс фотосинтеза, чем длительность экспозиции (Huebert et al., 1985). D.H.S. Richardson и K.J. Puck (1973) также предполагают, что воздействие SO_2 на фотосинтез лишайников зависит в первую очередь от концентрации газа, но остаточный эффект – и от продолжительности фумигации, и от концентрации.

Полевые исследования показали, что уровень SO_2 $0.05 \text{ мл}\cdot\text{л}^{-1}$ был пороговым, при котором за шесть дней наблюдались внешние повреждения у многих видов лишайников (Huebert et al., 1985), хотя в лабораторных опытах обнаружена большая чувствительность этих организмов.

Одной из причин повреждающего действия SO_2 , по-видимому, является подкисление среды. У *Umbilicaria muhlenbergii* снижение фотосинтеза происходило уже после 15-минутного выдерживания на водном растворе SO_2 с концентрацией 75 ppm при pH 3 (Puckett et al., 1974). *Hypogymnia physodes* и *Xanthoria parietina* полностью прекращали фотосинтезировать под влиянием газообразного SO_2 в концентрации $4 \text{ мг}/\text{м}^3$, если их предварительно смачивали в кислом буферном растворе (pH 3) (Turk, Wirth, 1975).

Сернистый газ в больших концентрациях при длительных экспозициях уменьшает количество хлорофилла в лишайниках. Внешне это выражается в изменении окраски талломов и их обесцвечивании.

На процесс дыхания газообразные загрязнители также оказывают влияние. Это подтверждают эксперименты, проводимые как в полевых, так и в лабораторных условиях, но дыхание в три-пять раз менее чувствительно к SO_2 , чем фотосинтез (Baddeley et al., 1973; Fields, 1988). Так, в опытах Тюрка с сотрудниками (Turk et al., 1974) никаких изменений дыхания не отмечено у *Hypogymnia physodes* при SO_2 в концентрации $4 \text{ мг}/\text{м}^3$. Дыхание *Evernia mesomorpha* при окурировании SO_2 разной концентрации также оказалось менее чувствительным, чем фотосинтез (Huebert et al., 1985).

У *Hypogymnia physodes* и *Peltigera aphthosa* при действии растворов сернистого ангидрида в течение как 10 мин., так и 24 ч скорость поглощения кислорода повышалась при концентрации 0.5 млн^{-1} по сравнению с контролем, а с увеличением concentra-

ции начинала снижаться (Шапиро, Котлова, 1995; Baddeley et al., 1971).

Темновое дыхание лишайников, как и фотосинтез, зависит от уровня рН. В опытах М. Baddeley с сотрудниками (1971) изменение кислотности раствора в ту или другую сторону от оптимальных величин вызывало резкое снижение скорости дыхания исследованных лишайников.

Таким образом, в зависимости от концентрации двуокиси серы происходит как ингибирование, так и стимулирование дыхания, но повышенное дыхание впоследствии неизбежно сменяется торможением, а при высоких концентрациях поллютанта – дыхание прекращается, и лишайник погибает (Блюм, 1984).

Большая выносливость к SO_2 дыхания лишайников по сравнению с фотосинтезом может быть связана с большей толерантностью к этому газу грибного компонента, который преобладает в слоевище и в основном осуществляет дыхательную функцию (Huebert et al., 1985). Об устойчивости микобионта к сернистому газу свидетельствуют ультраструктурные данные. Митохондрии грибных гиф разбухали и деформировались при концентрациях SO_2 почти на порядок больших, чем митохондрии фотобионта (Holopainen, 1984).

Наблюдаются значительные видоспецифические различия в чувствительности лишайниковых фотобионтов к токсикантам. Так, Zn, Cd и Cu ингибировали фотосинтез у цианобионтных лишайников при существенно более низких концентрациях, чем у лишайников с зелеными водорослями, и это различие не было связано с разницей в общих концентрациях этих элементов в талломе (Brown, Beckett, 1983).

Фумигация *Hypogymnia physodes* и *Cladonia mitis* сернистым газом при концентрации 13 мг/м^3 в течение 14 ч показала, что у *H. physodes* интенсивность фотосинтеза снизилась на 25%, а у *C. mitis* наступило полное прекращение ассимиляционной деятельности (Блюм, 1984). У лишайников, обладающих высокой чувствительностью к загрязнению воздуха, необратимое повреждение фотосинтеза происходит и при более низких концентрациях токсиканта. Так, у *Lobaria pulmonaria* необратимое снижение фотосинтеза наблюдалось уже в результате 14-часовой фумигации при концентрации SO_2 , равной 0.5 мг/м^3 (Turk et al., 1974).

Кроме видовых особенностей внешние условия также влияют на степень поврежденности лишайников диоксидом серы.

Сухие лишайники более устойчивы к загрязнению. В аридных районах не наблюдается обеднения лишайниковой флоры вокруг источников загрязнения (Richardson, Nieboer, 1983). Чувствительность лишайников повышается с увеличением влажности. Это свя-

зано видимо с тем, что легче всего поллютант поглощается влажным слоевищем (Rao, Le Blanc, 1966; Huebert et al., 1985). Рост влажности приводит к усилению растворения сернистого газа и подкислению среды. По этой причине лишайники очень неустойчивы к поллютантам при большой влажности, но могут успешно выжить при достаточно высокой концентрации сернистого ангидрида, если слоевище сухое (Артамонов, 1986). Поглощению газа способствует и ток воздуха у поверхности слоевищ. Если у поверхности лишайника нет достаточного движения воздуха – не будет быстрого проникновения поллютанта в таллом (Nyvarinen, Soppela, 1993).

Морфологические особенности слоевища в большой мере влияют на чувствительность особей к двуокиси серы: плотность корового и сердцевинного слоев, жизненная форма лишайников, наличие соредий и изидий (Шапиро, 1996). Принято считать, что наиболее резистентны к двуокиси серы накипные лишайники, листоватые формы занимают промежуточное положение и самые чувствительные – кустистые виды. Однако строгая корреляция между жизненной формой и степенью толерантности к SO_2 не установлена (Wirth, Turk, 1975).

Токсичность SO_2 для лишайников зависит от субстрата, на котором произрастают эти организмы. На щелочных субстратах лишайники удерживаются на более близком расстоянии от источника выброса SO_2 , что связано с нейтрализацией «кислых осадков» (Richardson, Nieboer, 1983).

По мнению D.H.S. Richardson и E. Nieboer (1983), загрязнение атмосферы SO_2 оказывает влияние и на азотный обмен лишайников.

Хорошо известна крайняя чувствительность к SO_2 нитрогеназы – фермента лишайников, восстанавливающего атмосферный азот до NH_3 . Так, у *Stereocaulon paschale* и *Nephroma arcticum* после их трансплантации из чистого района в городскую атмосферу (г. Турку) скорость фиксации азота сократилась на 80–90%, в то время как интенсивность фотосинтеза – только на 20–50% (Kallio, Varheenmaa, 1974). Работы R.F. Fields (1988) с SO_2 также показали более высокую чувствительность фиксации азота по сравнению с фотосинтезом.

Способность лишайников фиксировать атмосферный азот так же, как и другие физиологические процессы, зависима от pH среды. Обработка раствором NaHSO_3 при pH 5.8 уменьшала скорости фотосинтеза и азотфиксации у *S. paschale* в большей степени, чем при pH 6.5 (Hallgren, Huss, 1975). Подобные данные получены и для других видов лишайников (Kershaw, 1985). Дальнейшее подкисление атмосферных осадков из-за загрязнения SO_2 или NO_2

может полностью ингибировать фиксацию азота (Бязров, 2002). Ингибирование азотфиксации наблюдалось как в лабораторных, так и полевых исследованиях. Косвенным свидетельством влияния загрязнения воздуха на нитрогеназу стало исчезновение с большинства территорий Европы лишайникового сообщества *Lobaria* (Wirth, 1988). Следовательно, лишайники с цианобактериями более чувствительны к загрязнению (Hallingback, 1991).

Нитратредуктаза лишайников также подвержена влиянию диоксида серы. При одинаковой экспозиции влияние SO_2 на активность нитратредуктазы сильно зависит от количества поллютанта в воздухе. Лабораторные исследования, проведенные на лишайнике *Lobaria pulmonaria*, показали, что действие поллютанта в низкой концентрации (0.7 мкл/мл) стимулировало действие фермента на 32% по сравнению с контролем; в концентрации 7 мкл/мл, напротив, понижало активность нитратредуктазы на 20%, а при концентрации SO_2 14 мкл/мл процесс восстановления нитратов прекращался (Шапиро, Нифонтова, 1991).

Угнетение фермента нитратредуктазы зависит и от продолжительности воздействия SO_2 . Лишайник *Lobaria pulmonaria* выдерживали в атмосфере SO_2 с концентрацией 40.6 мг·л⁻¹ в течение одних, трех и семи суток. Большая доза уже за первые сутки понизила нитратвосстанавливающую способность лобарии на 68% по сравнению с исходным уровнем, а за трое суток довела эту способность почти до нуля.

Нитратредуктаза очень чувствительна к pH реакционной среды. У большинства растений оптимум pH для фермента от 6 до 8 (Кретович, 1987). Оптимальная кислотность для нитратредуктазы, определенная в слоевищах лобарии, равна 7.5, а при pH 6 активность была почти в 15 раз ниже (Шапиро, 1990).

Подобную чувствительность к кислотности имела и нитрогеназа, поэтому одной из причин ингибирующего действия SO_2 на оба фермента является, видимо, именно подкисление растворов, окружающих лишайники. Следовательно, низкие значения pH могут тормозить и поглощение нитратов.

Изменение мембран клеток лишайников под влиянием сернистого газа (Eversman, Sigal, 1987) может влиять на поступление нитратов в клетки фото- и микобионтов. Способность бисульфита расщеплять дисульфидные связи в белках может вызвать изменения в третичной структуре ферментного белка, а следовательно, и деактивировать фермент (Puckett et al., 1974). Предположения о влиянии двуокиси серы на конформацию белковых молекул кажутся вполне обоснованными, поскольку денатурация белка может быть вызвана самыми разнообразными химическими и физическими агентами (Александров, 1985).

В конечном итоге SO_2 может привести к распаду белка. Установлено, что у высших растений этот газ усиливает гидролитические процессы, увеличивает количество свободных и уменьшает количество связанных аминокислот (Игнатенко, Тарабрин, 1986; Karolewski, 1984). Обнаружено L. Silberstein и M. Galun (1989) у *Ramalina duriaei* значительное увеличение содержания аланина в местах с загрязнением воздуха происходило, видимо, также вследствие распада белка.

Изменение активности ферментов азотного обмена под влиянием двуокиси серы отражается на метаболизме аминокислот и амидов (Jager, Klein, 1980). У лишайниковой водоросли *Trebouxia* при стрессе, вызванном SO_2 , зарегистрировано снижение количества пролина (Nash III, Gries, 1991). Уменьшение запаса пролина может быть следствием ингибирования пролиндегидрогеназы сульфитом (Шапиро, 1996).

У высших растений стресс чаще всего приводит к накоплению этой аминокислоты (Anabazhagan et al., 1988).

Сравнение содержания аминокислот у разных видов лишайников в одинаковых условиях показывает, что в зависимости от их устойчивости к загрязнению количество аминокислот также может различаться. L. Silberstein с соавторами (1996а, б) предполагают, что аккумуляция в стрессовых условиях содержания таких аминокислот, как аргинин и пролин, – индуцируемое свойство, возникающее для стабилизации рН, а следовательно, и preservation лишайников от гибели.

Содержание глутатиона, определенное у толерантного лишайника *Xanthoria parietina*, в местах с загрязнением воздуха в пять раз выше, чем в чистых местах, в то время как у чувствительной *Ramalina duriaei* содержание глутатиона уменьшилось в семь раз. Видимо, соединения с SH группировками могут вовлекаться в удаление активных форм кислорода, что показано и на высших растениях (Silberstein, Galun, 1989).

Установлено, что сернистый газ реагирует со свободными радикалами нуклеиновых кислот, причем разрываются фосфодиэфирные связи. Бисульфит инактивирует нуклеиновые кислоты через реакцию с урацилом и цитозином и образование прочных 5.6-дигидро-6-сульфонат-производных (Jager, Klein, 1980).

Рассмотрим влияние соединений азота на физиолого-биохимические показатели у лишайников. Низкие концентрации этих соединений не дают видимых повреждений, но приводят к ингибированию фотосинтеза, метаболизма хлорофилла и активности ферментов и, как следствие, – к снижению роста и продуктивности растений.

Повышенные концентрации оксида азота (IV) приводят к обесцвечиванию тканей, а затем к хлорозным и некротическим пятнам, раннему старению и отмиранию.

Имеются многочисленные свидетельства фитотоксичности диоксида азота. Даже низкие его концентрации (0.25 ppm) вызывают разнообразные нарушения физиолого-биохимических процессов организма (Попов, 1986).

У *Parmelia sulcata*, *Pseudevernia furfuracea* и *Ramalina menziesii* после восьмичасовой фумигации двуокисью азота в концентрациях 5.0, 2.0, 1.0 ppm отмечено окисление хлорофилла в феофитин (Nach, 1975). Аналогичные результаты получены в опытах с *Anaptychia neoleucomelaens*, *Lecanora chrysoleuca*, *Parmelia praesignis* и *Usnea cavernosa* после шестичасовой фумигации NO₂ в концентрациях 1, 2, 4 и 8 мг/л. Особенно значительное уменьшение содержания хлорофилла наблюдалось при концентрациях NO₂, равных 4 и 8 мг/л (Nach, 19766).

Избыточное количество аммиака в атмосфере приводит к аккумуляции этого соединения в талломе лишайников (Домнина, 2004). Один из эффектов аккумуляции аммиака – повышение щелочности клеточного сока, ингибирование фотофосфорилирования, а следовательно, сокращение фотосинтеза и других процессов, которые идут на свету и зависят от АТФ. За счет этого снижается скорость роста. Избыточная ассимиляция аммония может истощать запасы НАД(Р)Н и АТФ до такой степени, что происходит конкуренция между ассимиляцией CO₂ в углеводы и NH₃ в аминокислоты.

Аммиак может насыщать липиды в клеточных мембранах. Мембраны становятся более проницаемыми, а это приводит к плазмолизу клеток и некрозу тканей (Richardson, Niboer, 1983).

Аммиак обладает восстановительными свойствами со слабо выраженной токсичностью, но имеются данные, что этот газ, воздействуя на содержание хлорофилла в листьях высших растений, оказывал сильное разрушающее действие на хлорофилл и ксантофилл (Илькун, 1971). Показано также подавляющее воздействие аммиака на фотосинтез водорослей (Azov, Goldman, 1982). Основываясь на полевых наблюдениях, J. Rydzak и H. Stasiak (1971) отмечали, что загрязнение воздуха аммиаком и аммиачной селитрой, которая в виде пыли оседает на слоевища, может вызывать гибель лишайников.

Высокие концентрации аммиака (100 мг/м³) в лабораторном опыте в результате 14-часовой фумигации вызывали существенные нарушения газообмена у лишайников *Cladonia mitis* и *Hypogynia physodes*, при этом процесс фотосинтеза оказался более чувствительным к действию токсиканта, чем процесс дыхания.

Он снижался сразу после фумигации до 50% у *C. mitis* и полностью прекращался семь дней спустя. У *H. physodes* наблюдалась небольшая стимуляция фотосинтеза сразу после фумигации и снижение его на 40% в восстановительном периоде (Блюм, 1984).

Действие солей азота на фотосинтез и дыхание у лишайников показано О.Б. Блюм (1984), который исследовал эти процессы у *Ramalina menziesii* и *Pseudocyphellaria anthraspis*. При шестичасовом погружении талломов в растворы KNO_3 разной концентрации (50, 500 и 1000 мМ) у *R. menziesii* не замечено существенного ингибирования фотосинтеза и дыхания, в то время как у *P. anthraspis* скорость фотосинтеза сократилась до 54%, а скорость дыхания – до 50% от контроля. Инкубирование *Parmelia sulcata* в растворах KNO_3 и NH_4Cl с концентрацией 0.001–0.1 М в течение 1 ч повышало интенсивность дыхания у лишайника и снижало скорость его фотосинтеза, причем действие аммония оказалось более сильным (Brown, Tomlinson, 1993).

Влияние соединений азота на фотосинтез показано в работе Каурпи (1980). При обработке NaNO_3 происходило увеличение интенсивности фотосинтеза, а при обработке NH_4Cl – уменьшение. Влияние нитрата и солей аммония на интенсивность дыхания показано в работе D.H. Brown и H. Tomlinson (1993), проводивших обработку лишайников KNO_3 и NH_4Cl . Обе соли приводили к повышению интенсивности процесса.

Предполагается, что механизм действия азотистых соединений основывается на превращении хлорофилла в феофитин (Шапиро, 1996). Действие солей азота на дыхание лишайников аналогично действию их на фотосинтез.

Лишайники активно поглощают и накапливают азотистые соединения и поэтому могут быть использованы как биоиндикаторы азотного загрязнения. В малых концентрациях соли азота используются в метаболических реакциях, но избыток азота, стимулируя рост и деление водоросли, может вызвать распад лишайникового симбиоза.

Негативное влияние обильного азотистого питания на состояние лишайников подтверждают результаты опытов по снабжению их минеральными удобрениями (Каурпи, 1980). В лабораторном опыте И.А. Шапиро (1991) наблюдала повышение содержания азота в слоевищах *Peltigera aphthosa* и *Peltigera canina* при инкубации на растворе нитрата.

Наибольшее ингибирующее действие соединения азота оказывают на нитрогеназу (Кретович, 1972). P. Kallio и S. Kallio (1978) показали, что мочевина не имела ингибирующего эффекта на нитрогеназу у *Peltigera aphthosa* и *Stereocaulon paschale*, хотя аммоний или его комбинация с нитратом существенно снижали активность.

Почти у всех лишайников отмечено уменьшение проективного покрытия при увеличении концентрации NO_3^- в сточных водах. Эта отрицательная корреляция между концентрацией NO_3^- и обилием лишайников может быть вызвана токсичностью NO_3^- (что было показано в лаборатории на *Hypogymnia physodes*) или удалением нитрат-ионов из сточной воды эпифитами (Schmull et al., 2002).

В природных условиях лишайники практически никогда не подвергаются влиянию индивидуальных поллютантов. Так называемые «кислые дожди» представляют собой сложную смесь сернистой, серной, азотной кислот и других соединений. Отмечено, что в районах с частыми «кислыми» дождями исчезают многие виды лишайников. В частности, цианолишайники особенно чувствительны к низким уровням pH, создаваемым «кислыми» дождями. Сравнение зеленых и синезеленых фотобионтов показывает, что в ультраструктуре зеленых водорослей под действием SO_2 изменения наступают быстрее, чем у цианобактерий (Huvarinen et al., 1993). Наблюдение свидетельствует, что *Cyanophyta* полностью отсутствуют при pH субстрата ниже 4–5, в то время как эукариотные водоросли при таких условиях процветают. Возможно, цианобактерии не могут преодолеть барьер кислотности, так как их хлорофилл не защищен мембранами хлоропластов (Brock, 1973).

Обработка искусственным «кислым» дождем с низкими значениями pH уменьшала активность фотосинтеза (Ahmadjian, 1993). Несмотря на то, что действие «кислого» дождя, как и двуокиси серы, сводится к повышению кислотности среды, существует, по видимому, различие в механизме их влияния. Например, V. Ahmadjian (1993) показал, что виды *Usnea*, крайне восприимчивые к сернистому ангидриду, хорошо чувствовали себя в районе «кислых» дождей. Замечено, что сернистая кислота, ионы бисульфита и сульфита индуцируют больший физиологический ответ, чем сернистая кислота с тем же pH (Richardson, 1988).

«Кислые дожди» с низкими значениями pH уменьшали активность дыхания у нескольких видов *Cladonia*, *Flavoparmelia caperata* и *Umbilicaria mammulata* (Ahmadjian, 1993). По видимому, это связано с отрицательным действием низких значений pH на ферменты дыхания.

L. Balaguer и E. Manrique (1991) исследовали воздействие на лишайники NO_3^- и SO_3^{2-} . Отношение хлорофилл/феофитин было выше после обработки NO_3^- , а когда лишайники обрабатывали обоими растворами, то эффект оказался более сильный, чем при обработке одним из поллютантов. Эти результаты подтверждают синергический эффект NO_3^- и SO_3^{2-} , как было показано и в опытах на высших растениях (Wellburn et al., 1981).

Отмечено, что в районах с частыми «кислыми дождями» исчезают многие виды лишайников. У *Lobaria oregana* и *L. pulmonaria* в сосновых лесах штата Вашингтон (США) под влиянием «кислых дождей» значительно уменьшилась азотфиксация (Denison et al., 1977). L. Sigal и J. Johnston (1986) подвергали *Lobaria pulmonaria* воздействию искусственного «кислого дождя» с pH 2.6, 4.2 и 5.6 пять раз в течение 10-дневного периода. «Кислый дождь» с pH 2.6 вызвал значительное снижение азотфиксации и фотосинтеза – на 100 и 90% соответственно, а также побеление талломов, видимо, вследствие разрушения хлорофилла. Порог действия кислотности дождя был между pH 2.6 и 4.2.

Активность нитрогеназы у *Peltigera aphthosa* и *P. polydactyla* снижалась на 50% при действии искусственного «кислого дождя» с pH 5, на 82% – при pH 4 и полностью ингибировалась при pH 2 (Fritz-Sheridan, 1985). Сильное подавление нитрогеназной активности наблюдалось и у *Stereocaulon paschale* при опрыскивании смесью азотной и серной кислот с pH 3.0 и 2.9 (Kytoviita, Crittenden, 1994). Таким образом, экспериментальные исследования подтвердили, что pH 4 дождевой воды является порогом значимых влияний на фиксацию азота большинством видов.

Обработка *P. aphthosa* искусственным «кислым дождем», содержащим ионы аммония, нитрат-ионы и серную кислоту, показала, что в нейтральном растворе азот не оказывал негативного влияния на скорость азотфиксации, в то время как серная кислота снижала скорость этого процесса, особенно в комбинации с аммонийными ионами (Hallingback, Kellner, 1992).

Фумигация лишайников «кислыми дождями» в присутствии NO_3^- и pH менее 3.5 показала замедление роста и физиологических параметров (Hutchinson, 1986).

Таким образом, в первую очередь поллютанты оказывают влияние на активность азот-ассимилирующих ферментов, что приводит в конечном итоге к изменению азотного обмена лишайников.

Анализ литературных данных показывает, что лишайники – группа организмов, приспособленная к жизни в разных растительно-климатических зонах Земли. Они обладают высокой устойчивостью к влиянию таких внешних факторов, как резкие колебания влажности, температуры, условий освещения. Эти же особенности лишайников определяют их чувствительность к неблагоприятным факторам внешней среды и делают их чувствительными показателями промышленных загрязнений. При этом наибольшая чувствительность отмечена для процесса фиксации азота, а у неазотфиксирующих лишайников – для интенсивности фотосинтеза и дыхания. На чувствительность этих физиологических процессов к загрязнению влияют: присутствие и количество накопленных в

слоевище поллютантов, рН субстрата и слоевища лишайника, водный режим, температура воздуха, особенности морфологии слоевища лишайника и т.д. В конечном итоге изменения, происходящие на уровне физиолого-биохимических процессов, проявляются в изменениях морфологического характера и приводят к выпадению из сообществ более чувствительных видов.

1.6. Биоиндикация с использованием высших растений

С помощью высших растений можно проводить биоиндикацию всех природных сред. Растения используются при оценке механического состава почв, ее кислотности, плодородия, увлажнения, засоления. Индикаторные виды растений дают информацию о степени загрязнения атмосферного воздуха газообразными соединениями. Водные растения используются при выявлении трофических свойств водоемов и степени их загрязнения поллютантами.

Чувствительные фитоиндикаторы указывают на присутствие загрязняющего вещества в воздухе, воде или почве морфологическими реакциями – изменением окраски листьев, некрозами, преждевременным увяданием и опаданием листвы, изменением размеров органов, формы, направления роста побегов, плодовитостью. Растения-аккумуляторы представляют собой индикаторы другого типа. Они накапливают в своих тканях загрязняющие вещества или вредные продукты метаболизма без видимых внешних изменений. Часто в целях биоиндикации используются различные аномалии роста и развития растений (Биологический контроль..., 2007).

В практике экологических исследований широко используются растения-индикаторы состояния почвы. Плодородие почвы определяется присутствием в ней элементов минерального питания, необходимых для жизнедеятельности растений. Жизненно необходимые и незаменимые микроэлементы для растений – это азот, фосфор, калий, кальций, магний, сера и железо. На почвах, содержащих значительные количества этих элементов, произрастают растения-эвтрофы: хмель вьющийся (*Humulus lupulus* L.), малина обыкновенная (*Rubus idaeus* L.), герань лесная (*Geranium sylvaticum* L.), горец перечный (водяной перец) (*Polygonum hydropiper* L.), грушанка круглолистная (*Pyrola rotundifolia* L.), дурман обыкновенный (*Datura stramonium* L.), звездчатка дубравная (*Stellaria nemorum* L.), иван-чай узколистный (*Chamerion angustifolium* (L.) Scop.), крапива двудомная (*Urtica dioica* L.), купена многоцветковая (*Polygonatum multiflorum* (L.) All.), ландыш май-

ский (*Convallaria majalis* L.), мятлик обыкновенный (*Poa trivialis* L.), осока лисья (*Carex valpina* L.), страусник обыкновенный (*Matteuccia struthiopteris* (L.) Torado), подбел обыкновенный (*Andromeda polifolia* L.), пролесник многолепестный (*Mercurialis perennis* L.), таволга обыкновенная (*Filipendula vulgaris* Moench), фиалка удивительная (*Viola mirabilis* L.) (Артамонов, 1989).

На почвах среднего достатка произрастают растения-мезотрофы – это бересклет бородавчатый (*Euonymus verrucosa* Scop.), ветреница лютиковая (*Anemone ranunculoides* (L.) Holub), земляника лесная (*Fragaria vesca* L.), клевер средний (*Trifolium medium* L.), купальница европейская (*Trollius europaeus* L.), лапчатка прямостоячая (*Potentilla erecta* (L.) Rausch), папоротник щитовник мужской (*Dryopteris filix-mas* (L.) Schott), подмаренник настоящий (*Galium verum* L.), смолевка повислая (*Silene pendula* L.).

Растения, указывающие на низкий уровень питательных веществ, – олиготрофы. Например, клевер пашенный (*Trifolium arvense* L.), щавель малый (*Rumex acetosella* L.), брусника (*Vaccinium vitis-idaea* L.), черника (*Vaccinium myrtillus* L.), вереск обыкновенный (*Calluna vulgaris* (L.) Hill), клюква болотная (*Oxycoccus palustris* Pers.), ястребинка волосистая (*Hieracium pilosella* L.).

Определение кислотности почв в полевых условиях можно провести по растениям-индикаторам кислотности почвы.

Растения сильно кислых почв – крайние ацидофилы (рН = 3.0–4.5). К ним относятся сфагнумы (*Sphagnum*), плаун булавовидный (*Lycopodium complanatum* (L.) Holub), водяника черноплодная (*Empetrum nigrum* L.), марьянник луговой (*Melampyrum pratense* L.), пушица влагалищная (*Eriophorum vaginatus* L.).

Растения умеренно кислых почв – умеренные ацидофилы (рН = 4.5–6.0): калужница болотная (*Caltha palustris* L.), лютик ядовитый (*Ranunculus sceleratus* L.), лютик ползучий (*Ranunculus repens* L.), сердечник луговой (*Cardamine pratensis* L.), седмичник европейский (*Trientalis europaea* L.).

Растения слабо кислых почв – слабые ацидофилы (рН = 5.0–6.7): ветреница лютичная (*Anemone ranunculoides* (L.) Holub), медуница неясная (*Pulmonaria obscura* Dum.), купена многоцветковая (*Polygonatum multiflorum* (L.) All).

Растения нейтральных почв – ацидофилы нейтральные (рН = 4.5–7.0): смородина черная (*Ribes nigrum* L.), малина обыкновенная (*Rubus idaeus* L.), лещина обыкновенная (*Corylus avellana* L.), крапива жгучая (*Urtica urens* L.).

Растения нейтрально-слабощелочных почв – нейтрально-базифильные (рН = 6.7–7.8): люцерна серповидная (*Medicago falcate* L.), мать-и-мачеха (*Tussilago farfara* L.).

Растения, произрастающие на почвах с широким диапазоном кислотности, – **эвритопные**: марь белая (*Chenopodium album* L.), горец птичий (*Polygonum aviculare* L.), вьюнок полевой (*Convolvulus arvensis* L.).

Растения – аккумуляторы загрязняющих веществ. К настоящему времени установлено около 400 видов гипераккумуляторов, порядка 90 из которых принадлежит семейству Крестоцветных (Андреева, Байбеков, 2008). Никель – опасный ксенобиотик, компонент выбросов промышленных предприятий и транспорта. Установлена гипераккумулятивная способность видов *Alyssum murale* и *Alyssum bertolonii* к никелю. В обоих гипераккумуляторах никель в наибольшей степени накапливался в наземной части.

В условиях луговых фитоценозов с фоновым содержанием кадмия в почве корневые выделения растений семейства злаковых способны переводить некоторые тяжелые металлы в подвижные соединения, которые длительное время сохраняют подвижность и остаются в почве после вегетации или уборки растений. Установлено, что аккумулятором кадмия и цинка является ива (*Salix caprea* L.), поглощают кадмий из кислой почвы зверобой продырявленный (*Hypericum perforatum* L.), хвощ полевой (*Equisetum arvense* L.) и одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale* L.) (Романов, Алексеев, 2008).

Для характеристики состояния воздушной среды в биоиндикационной оценке используются хвойные растения, обладающие высокой чувствительностью к сернистому газу. Чувствительность к нему убывает в последовательности: ель – пихта – сосна – лиственница (Егорова и др., 2007). По продолжительности жизни хвой сосны и характеру некрозов можно определить степень поражения основных насаждений сернистым газом.

Как тест-система оценки качества среды используется флуктуирующая асимметрия древесных и травянистых форм растений. Удобные для биоиндикации из травянистых растений – сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria*), мать-и-мачеха обыкновенная (*Tussilago farfara*); из древесных – тополь бальзамический (*Populus balsamifera*), клен остролистный (*Acer platanoides*), клен ясенелистный (*Acer negundo*), береза бородавчатая (*Betula pendula*). Принцип метода основан на выявлении нарушений симметрии развития листовой пластинки под действием антропогенных факторов.

Высшие водные растения дают возможность при рекогносцировочном гидробиологическом осмотре водоемов визуально оценить их экологическое состояние. Макрофиты позволяют определить трофические свойства воды, а иногда и специфику ее химизма. Использование метода основано на учете видового разнообразия представителей водной микрофлоры и их индикаторной значимости (Биологический контроль..., 2007).

Ацидотрофные водоемы имеют кислую реакцию воды (рН ≤ 5.5). Ацидотрофно-олиготрофные водоемы можно установить по слабому развитию растительного покрова, значительной разреженности зарослей и угнетенному состоянию растений с низким значением фитомассы, по наличию показателей олиготрофии – лобелии Дортмана (*Lobelia dortmanna*), урути очередноцветковой (*Myriophyllum alterniflorum*).

Ацидотрофно-дистрофные водоемы характеризуются преобладанием водно-болотных растений – видов рода *Carex*, вахты трехлистной (*Menyanthes trifoliata*), кизляка кистецветного (*Naumburgia thysiflora*), сабельника болотного (*Comarum palustre*). Кислая реакция и низкая прозрачность воды отрицательно влияют на произрастание растений. Степень покрытия водоемов макрофитами невелика, заросли в значительной мере разрежены, растения угнетены, величины фитомассы низки.

Дистрофные водоемы расположены в основном в заболоченной местности. Реакция среды кислая, низкая прозрачность воды. Для таких водоемов характерны различные виды осок, часто встречаются тростник обыкновенный (*Phragmites australis*), хвощ топяной (*Equisetum fluviatile*), кубышка желтая (*Nuphar lutea*), ежеголовник родственный (*Sparganium affine*).

Присутствие лобелии Дортмана и урути очередноцветковой характерно для озер олиготрофного типа. Степень их зарастания незначительна, развитие растений удовлетворительное, величина фитомассы невелика.

Водоемы мезотрофного и эвтрофного типов имеют нейтральную или щелочную среду. В мезотрофных озерах произрастают рогоз узколистый (*Typha angustifolia*), стрелолист плавающий (*Sagittaria natans*), элодея канадская (*Elodea canadensis*), кувшинка белая (*Nymphaea alba*), кувшинка четырехгранная (*Nymphaea tetragona*), частуха подорожниковая (*Alisma platagoaquatica*), водокрас лягушачий (*Hydrockaris morsusranae*). В эвтрофных – водяной перец (*Elatine hydropiper*).

По степени загрязненности водоемы делят на пять классов: 1. Крайне слабо загрязненные. 2. Слабо загрязненные. 3. Умеренно загрязненные. 4. Сильно загрязненные. 5. Очень сильно загрязненные (Биологический контроль..., 2007).

Индикаторными видами растений к определению степени загрязненности поверхностных вод являются: пузырчатка малая (*Utricularia minor*) – 1, уруть колосовидная (*Myriophyllum spicatum*) – 2, уруть мутовчатая (*Myriophyllum verticillatum*) – 3, рдест блестящий (*Potamogeton lucens*) – 3, рдест пронзеннолистный (*Potamogeton perfoliatus*) – 3, элодея канадская (*Elodea canadensis*) – 4, рдест курчавый (*Potamogeton crispus*) – 4, рдест гребенчатый (*Pota-*

mogeton pectinatus) – 4, роголистник погруженный (*Ceratophyllum demersum*) – 5, ряска малая (*Lemna minor*) – 5, стрелолист обыкновенный (*Sagittaria sagittifolia*) – 5, многокоренник обыкновенный (*Spirodella polyrhisa*) – 5. Общую суммарную степень загрязнения водоема определяют по частоте встречаемости растений-индикаторов.

1.7. Использование животных в биомониторинге экосистем

К концу XIX в. возникла идея использования животных в качестве биологических индикаторов состояния окружающей среды. Уже в то время живые организмы оказались незаменимыми при оценке качества питьевой воды, воздуха, пищевых продуктов, эффективности очистки сточных вод. По биологическим индикаторам следили за чистотой питьевой воды в Женевском озере, в Дании существовала служба контроля за чистотой побережья Балтики. В нашей стране много лет таким же образом осуществлялся санитарный контроль за численностью и распространением вредителей растений, за промысловыми зверями и птицами и т.д.

В связи с индустриальным загрязнением окружающей среды возродился интерес к направлению исследований в биологии – зоологической индикации (Криволуцкий, 1985). Ставились две задачи: обнаружить в организмах животных токсические вещества и изучить биологические эффекты их воздействия.

Степень загрязнения среды оценивается и по отдельным организмам, и по видовому разнообразию, и по структуре сообществ живых организмов (Ануфриев, 1997).

Многие загрязнители биосферы угнетают жизненные процессы растений или животных в концентрациях, к которым совершенно не чувствителен человек. По реакциям животных на изменения окружающей среды можно обоснованно судить, насколько эти изменения опасны или безвредны для человека. Индикационная зоология – важное направление в экологии. Основной путь использования данных зооиндикации – поставлять оперативную информацию для специальной службы экологического контроля за состоянием окружающей среды (почвы, воды, воздуха) (Ашихмина, 2002).

«Далеко не все наземные животные удобны для биоиндикационных целей. Многие группы мало пригодны: птицы прилетают на короткое время, крупных млекопитающих фактически нет, как нет и многих крупных и ярких, хорошо заметных насекомых, моллюсков» (Криволуцкий, 1985). Однако замечено, что в плане индикаторов окружающей среды (в том числе радиоактивного за-

грязнения) (Гиляров, 1965; Криволицкий, 1985) эффективны три группы: мышевидные грызуны, млекопитающие; почвенная мезофауна (это основная группа по биомассе беспозвоночных на суше и самая разнообразная по видовому составу); почвенная микрофауна.

Надежный зоологический индикатор – почвенные беспозвоночные. Эти животные более чувствительны к уровню радиации, чем позвоночные (мыши, лягушки, землеройки, ранее традиционные в зооиндикации) (Гиляров, Криволицкий, 1971).

В настоящее время из общей экологии выделилось особое научное направление – экотоксикология (исследование физиологических и биохимических механизмов нарушений в функционировании организмов, оказавшихся в зонах с повышенным содержанием вредных веществ, выяснение степени их приспособленности к новым условиям среды обитания).

Почвенные беспозвоночные животные. Основополагающими, показывающими почвенных животных как индикаторов почвенного режима и условий среды, являются работы М.С. Гилярова (1965, 1971, 1973, 1978, 1987), М.М. Алейниковой (1976) и др.

Для многих почвенных беспозвоночных почва – среда их постоянного обитания или же, как у многих насекомых, в ней протекает значительная часть их жизненного цикла. У почвенных животных, менее способных к перемещению на значительное расстояние в поисках подходящих условий, чем обитатели открытой поверхности суши, эта зависимость проявляется четко. Показательным бывает одновременное присутствие в почве целого комплекса видов (как иногда и отсутствие), каждый из которых или состояние которых характерно для определенного типа почвы (Гельцер, 1986; Дмитриенко, 1987). Индикационная роль почвенной биоты показана в работе О.А. Жигальского (1995). На основе своих исследований он подтверждает информативность и работоспособность следующих параметров: общая плотность населения почвенной мезофауны, мощность лесной подстилки (скорость деструкции растительного опада); таксонная структура населения почвенной мезофауны; трофическая структура населения почвенной мезофауны; потенциальная скорость разложения целлюлозы; пространственная структура деструкционного процесса.

Почвенные животные могут быть показателем нарушений водного и теплового режимов, степени выработанности и окультуривания торфяных карьеров.

Простейшие, нематоды, энхитриды в большей степени характеризуют водный режим выработок, а мелкие членистоногие и крупные беспозвоночные (мезофауна) – степень окультуренности. На 11-й год возделывания трав появляются дождевые черви, показатели достаточной окультуренности почв (Артемяева, 1980).

Почвенные животные могут быть индикаторами качества биологического этапа рекультивации техногенных территорий в условиях индустриального загрязнения (Мелецис и др., 1981; Артемьева, 1984, 1987).

В почве – трехфазной полидисперсной системе – создается сложнейшая гамма условий, допускающая существование разных экологических групп животных, от водных (обитатели пленочной и капиллярной влаги – простейшие, коловратки, мелкие нематоды) до дышащих воздухом обитателей, свободных от воды промежутков между твердыми частицами и их агрегатами (мелкие членистоногие), и разных групп более крупных беспозвоночных (дождевые черви, многоножки, личинки насекомых и др.). Микроскопические водные, например, почвенные беспозвоночных менее показательны как индикаторы свойств почвы.

В литературе (на предмет биоиндикации и биотестирования) рассматриваются в основном три группы простейших (*Protozoa*): жгутиковые, амебовые и инфузории. Инфузория *Paramecium caudatum* Ehrenberg – тест-объект в пробах поверхностных пресных вод, при разведении экстрактов сточных вод, проб отходов, почвы (по хемотоксической реакции); по численности клеток (Панфилова, Шулятьева, 2008).

«Туфелька вынослива к недостатку кислорода; характерна для плохого ила, встречается при большом количестве бактерий, находящихся во взвешенном состоянии при разложении ила» (Мелехова и др., 2007).

Инфузория *Tetrahynema pyriformus* Lwoff по снижению коэффициента прироста показывает токсичность почвы, воды, сточных вод (Руководство..., 2002).

Ю.Г. Гельцер (1984, 1987) отмечает, что *Protozoa* могут быть использованы для индикации почвенного плодородия. Автором замечено, что сведения о количестве простейших, их классах служат косвенным показателем плотности бактериального населения, характеризующего интенсивность микробиологических процессов. Отмечено также, что раковинные корненожки могут служить показателями увеличения гидроморфности почв, их окультуренности; они чутко реагируют на присутствие пестицидов, тяжелых металлов, токсинов, гербицидов и других веществ.

Организмы-пионеры биоценозов техногенных ландшафтов – почвенные раковинные амёбы. Их количество на фоновых участках на порядок выше по сравнению с зонами интенсивного загрязнения. Отмечено также, что отдельные роды могут обитать в жестких почвенных условиях при значительном дефиците влаги (Карганова, 1978, 1984; Ашихмина и др., 2005). Отмечается биодиагностический потенциал почвенных раковинных амёб (Карганова, 2001).

Тип Губки (*Spongia*). Наблюдая в природе за популяциями губок, можно легко заметить влияние различных экологических факторов (субстрат, характер течения, освещенность, температура и т.д.) на морфологическую изменчивость колоний одного и того же вида. Губки (например, пресноводные бодяги) – необычайно «пластичные животные», легко и быстро реагируют на изменение экологических условий изменением формы, цвета и консистенции колонии (Иванов, 2007).

Тип Кишечнополостные (*Coelenterata*). Гидра пресноводная (*Hydra oligactis*) – примитивное многоклеточное животное, относится к типу Кишечнополостные (*Coelenterata*), классу Гидроидных (*Hydrozoa*), обитатель пресных водоемов. Гидра живет в чистой, прозрачной воде, поэтому является хорошим показателем чистоты пресных водоемов. К сожалению, гидр становится все меньше в связи с загрязнениями водоемов (наблюдения автора, Кировская область).

Тип Круглые черви (*Nemathelminthes*). Среди представителей этого типа наиболее показательной индикаторной группой считаются почвенные нематоды (*Nematoda*), являющиеся стабильным компонентом самых разнообразных биогеоценозов – от сыпучих песков пустынь до высоких широт Арктики и Антарктики. Г.И. Соловьева (1985) и Д.Г. Даниленко (2001) отмечают, что сообщество нематод – не случайный набор видов. Структура любого сообщества нематод характеризуется определенным динамическим равновесием. Применение метода эколого-фитоценологических координат в исследованиях нематод позволило установить общий характер и тенденции изменчивости сообществ нематод под влиянием среды обитания. Располагая общей характеристикой фауны нематод и детальным знанием их экологических предпочтений, можно использовать эти организмы в качестве индикаторов состояния окружающей среды. Известны факты: влияние гидротермического режима среды на формирование сообществ водных нематод (Ветрова, 1976; Соловьева, 1985; Груздева, Соловьева, 1987); нематоды как показатели окультуренности почвы (Элиава и др., 1976; Груздева и др., 1980; Соловьева, 1987); реакция нематод на внесение минеральных удобрений (Груздева, 1981; Груздева, Соловьева, 1981, 1982 и др.); агротехника возделывания сельскохозяйственных культур и нематоды (Соловьева, 1985; Ходырев, 1992). Численность водных нематод увеличивается по мере удаления от крупного промышленного центра (в окружении г. Киров отмечалось 5–13 тыс. особей, в 150 км от города – 40–543 тыс.) Таковы результаты исследований Н.Н. Ходырева (1992).

Известное соотношение комплексов экологических групп нематод в природе (и в агроценозах) предложено называть гомеоста-

тическим биоценоотическим комплексом, который может свидетельствовать о благосостоянии данного биотипа (Нестеров, 1988). Это преобладание цефалобид наряду с параризобионтами при незначительном количестве фитогельминтов.

Накопленный автором материал за многие годы маршрутным и стационарным методами исследования нематод почвы и растений разных ландшафтов и биоценозов Кировской области позволил (Алалыкина, 1978, 1992) сделать вывод о четком формировании экологических групп нематод и их явном перераспределении (в зависимости от вида ландшафта и антропогенного фактора). В Кировской области обнаружено свыше 300 видов нематод почвы и растений, распределившихся в следующем соотношении: лесной ландшафт – 70% всех видов нематод относится к экологической группе параризобионтов (свободно живущие почвенные формы со смешанным питанием, бактериофаги, хищники) и 30% – фитофаги (потребляют соки здоровых растений). В агроценозе количество фитогельминтов больше на 5% по сравнению с естественным биоценозом. Показано (Алалыкина, 1992), что в связи со сплошной рубкой леса (Чернохолуницкий лесопункт) комплекс нематод перераспределяется: в спелом лесу обнаружен 71% свободно живущих видов нематод и 21% – фитогельминтов; на вырубке пятилетней давности – 84 и 15 соответственно. В лесных био- и агроценозах преобладают цефалобиды наряду с параризобионтами при незначительном количестве фитогельминтов. Такое соотношение экологических групп свидетельствует о благосостоянии данных биотипов (Нестеров, 1988). Но, как показано выше, антропогенный фактор способен нарушать гомеостатическое состояние нематодных комплексов. Сохранению его в агроценозах способствуют хорошо налаженные севообороты, а также использование в культуре растений, устойчивых к фитопаразитическим нематодам (Алалыкина и др., 2004).

Отмечено (Каратаев и др., 1992; Алалыкина и др., 2004), что деформация почвы под воздействием лесозаготовительной техники оказывает отрицательное воздействие на свободноживущих нематод. В спелых ельниках-черничниках численность их в 3.6 раза выше, чем на вырубках. Выявлены сукцессионные отличия в количественных показателях группировок нематод по основным парцеллам почвенного профиля, при этом на вырубках данные отличия более контрастны, чем в лесных формациях. Наличие экологической группы зусапробионтов говорит о деструктивных процессах.

Таким образом, в природе нематоды образуют рациональные организованные сообщества, формирующиеся под воздействием среды обитания, они чутко реагируют на ее изменения. Сведения

о реагировании нематод на изменения условий среды свидетельствуют о том, что эти организмы могут быть перспективными биоиндикаторами в таких вопросах, как: 1 – оценка нематодологической ситуации на полях, ее направленное регулирование, а также прогнозирование урожайности с учетом нематодного фактора; 2 – оценка результативности мелиорации; 3 – оценка правильности подбора агротехнических приемов; 4 – диагностика загрязненности окружающей среды.

Показателями сапробности водоемов, а также характеристиками ила являются **Коловратки** (класс *Rotatoria*, тип Круглые черви).

Тип Кольчатые черви (*Annelida*). Известны работы, свидетельствующие о том, что из кольцецов дождевые черви – хорошие биоиндикаторы изменения окружающей среды (Элиава и др., 1976; Белоусова, 1978; Гиляров, 1978; Криволицкий и др., 1980; Криволицкий, Михальцева, 1983; Артемьева, 1987 и др.). Индикационные особенности четко проявляются при радиоактивных загрязнениях (Гиляров, Криволицкий, 1971; Криволицкий, 2001). Последний отмечает, что дождевой червь используется как тест-объект при токсикологических исследованиях.

В.Ф. Антощенко (1978) указывает, что различие в условиях содержания и использования пастбищ отражается на комплексе дождевых червей. Высокая их численность свидетельствует о богатстве пастбищ перегноем.

В работе А.К. Жеребцова «Реакция дождевых червей на загрязнение почвы нефтью» (1984) выяснено, что более толерантным к нефтяному загрязнению оказался навозный червь – *Eisenia foetida* (Savigny), а более чувствительным – *Nicodrilus caliginosus* (Savigny). Этот вид может быть использован как *тест-объект* при токсикологических исследованиях.

При сплошном загрязнении почв нефтью дождевые черви начинали реагировать в первые 10–15 мин. Результаты лабораторных опытов на частичное загрязнение почвы показали, что увеличение степени загрязнения почвы нефтепродуктами и повышение концентрации легких фракций углеводородов приводят к тому, что дождевые черви уходят от загрязнения на то минимальное расстояние, при котором токсичное действие легкой фракции для них менее выражено. Приграничная зона миграции дождевых червей в условиях загрязнения почвы нефтепродуктами не превышает 1 м. Восстановление численности дождевых червей на площадках, загрязненных нефтью, начинается после того, как остаточная концентрация углеводородов нефти находится в интервале от 4876 до 5107 мг/кг (Козлов, 2003).

Водные олигохеты – обитатели дна пресных водоемов более мелких размеров – являются показателями загрязнения, если их обилие максимально. Виды *Tubifex tubifex* Muller, *Stylaria lacustris* (L.) являются индикаторами сапробности водоемов (Егорова, 2004).

Тип Моллюски, или Мягкотелые (*Mollusca*) населяют пресные и морские водоемы, немало их и на суше.

«Наиболее подходящими объектами при мониторинге загрязнения водоемов, связанного со взвешенными минеральными частицами и детритом, следует признать двустворчатых моллюсков и личинок некоторых отрядов насекомых, обитающих на открытых незаиленных участках дна» (Ветров, Чугай 1988). В водотоках (реки, каналы) удобными индикаторами загрязнения тяжелыми металлами могут служить моллюски-детритофаги (в основном, прикрепленные виды) (Ветров, Чугай, 1988). Моллюски отмечены в списке «групп» зообентоса для расчета индекса Вудивуса (Биологический контроль ..., 2007).

Есть исследования, связанные с наземными моллюсками. Например, в работе В.М. Макеевой (2001) произведена оценка процесса деградации экосистем антропогенных ландшафтов с использованием наземных моллюсков.

Тип Членистоногие (*Arthropoda*). Самый многочисленный тип животного царства, в нем около 3 млн. видов, главным образом клещей и насекомых. Представители классов ракообразные, паукообразные, многоножки и насекомые перспективны для индикации.

В почве обильны (от сотен тысяч на 1 м²) мелкие (от 0.1 до 2.0 мм) членистоногие, условно объединяемые термином «микроартроподы», – клещи, ногохвостки, коллемболы и др. Повсеместная встречаемость, высокая численность и многообразие представителей в разных почвах делают микроартропод перспективной размерной группой для использования при диагностике почв (Гиларов, 1978; Чернова, 1978), а также в биоиндикации загрязнений антропогенного происхождения (Мелехина, 2001, 2007).

Клещи-орибатиды рода *Thyphochthonius* характеризуют болотные почвы. Коллемболы, оribатиды – биоиндикаторы устойчивости биоценозов (Дмитриенко, 1987).

А.А. Таскаева (2001) отмечает, что под влиянием промышленных выбросов идет сокращение плотности популяции и перестройка структуры населения лесных видов коллембол. Группа почвенных видов заменяется на группу полупочвенных форм.

Хорошим индикатором качества разлагающегося субстрата является развитие в составе пионерной группировки мелких членистоногих комплекса форезирующих видов из числа тироглифидных, тарзонемOIDных и гамазовых клещей, а также ногохво-

сток из семейства гипогаструрид (Чернова, 1978). Наибольшая нагрузка микроартропод на мертвое органическое вещество отмечается в наиболее спокойные периоды размножения с низкими темпами потери веса. Это обстоятельство может служить косвенным свидетельством того, что почвенные сапрофаги тормозят скорости распада растительных остатков, стимулируя процессы гумусообразования.

Исследование специфики пищевой активности и пищеварения почвенных сапрофагов в сочетании с определением их численности и биомассы может использоваться в биодиагностике почв как один из показателей динамики трансформации почвенной органики (Стриганова, 1976, 1980).

В мониторинговых исследованиях в качестве биоиндикационных параметров удобно применять показатели таксономического разнообразия, численности орибатид, относительное обилие их видов и жизненных форм (Мелехина, 2001).

Класс Ракообразные (*Crustacea*). Среди водных ракообразных наиболее широкое применение для целей биоиндикации имеют ветвистоусые (*Copepoda*) и веслоногие рачки (*Cladocera*), а также равноногие раки (*Isopoda*). Дафнии и цериодафнии используются в качестве биотестов в оценке токсичности воды, отходов (Кочурова, 2008).

Такие индикационные изменения состояния дафний, как частичная гибель особей, потеря активности, случаи «вертячки», розовая диффузная окраска гибнущих особей, говорят о сильном загрязнении водоема. По изменению состояния дафний выделяют среднее и слабое загрязнение (Егорова, 2004). Автор отмечает также, что концентрация меди в воде 0.5 мг/л вызывает обесцвечивание тела дафний и отсутствие у них жировых капель, и при концентрации 0.8 мг/л резко повышается активность, нарушается координация движений, наступает летальный исход.

Жаброногие рачки рода *Artemia Leach* используются в токсикологических экспериментах в качестве тест-объекта. Показана важная роль артемий в очищении воды озер Западной Сибири (Литвиненко, 2009).

Для проведения биомониторинга зоны влияния промышленных предприятий по переработке арсенита натрия целесообразно использовать низших ракообразных как наиболее чувствительных тест-объектов (Чупис и др., 2007).

Высшие рачки также значимы в мониторинге. Водяной ослик (*Asellus aquaticus* L.) является индикатором токсичности водной среды. Основной показатель токсичности среды – выживаемость рачков (Комарова, 2005). Для определения биотического индекса их, как и других ракообразных, например, бокоплава (Ашихмина и др., 2005), вносят в рабочую шкалу.

К отряду Равноногих раков относятся сухопутные ракообразные – мокрицы. Они считаются хорошим индикатором для выявления биологических эффектов загрязнения тяжелыми металлами (Куприянова, 2001). По мнению данного автора, эта систематическая группа может успешно использоваться в биоиндикации радиоактивного воздействия. Радиационное воздействие после аварии Чернобыльской АЭС изменило структуру доминирования, нарушило возрастную и половую структуру микропопуляций. В 1989 г. мокрицы всех видов на данном участке практически исчезли. Благодаря большому различию радиочувствительности мокриц на разных стадиях онтогенеза в облучаемых популяциях появляется характерное изменение возрастной структуры. Последствия облучения на ранних стадиях онтогенеза сохраняются в течение всей жизни животных, поэтому возможна оценка степени поражения популяции в экспериментальных условиях.

Речные раки – индикаторы радиоэкологического состояния окружающей среды (Криволицкий, 1985), являются катализаторами в превращениях органических веществ, и поэтому уменьшают степень эвтрофикации водных бассейнов. Они хорошие показатели чистоты водоемов.

Кивсяки (Класс Многоножки, *Miriapoda*). Исключительно наземные беспозвоночные. В их панцире накапливаются радиоактивные элементы (стронций, уран) и тяжелые металлы (свинец). Не исключено, что кивсяки могут регулировать содержание свинца в организме, удаляя часть его со сбрасываемой личиночной кутикулой (Ашихмина и др., 2005). Кивсяки – биоиндикаторы загрязнения почвы стронцием-90 (Мансурова, Кокуева, 2001). Плохо переносят кислые почвы. Кивсяки, некоторые мокрицы и легочные моллюски – индикаторы содержания в почве извести (Мелехина и др., 2007).

Класс Насекомые (*Insecta*) и другие членистоногие. Последнее столетие характеризуется концентрацией населения в городе и усложнением инфраструктуры населенных пунктов. Города – основные источники загрязнения окружающей среды, прежде всего за счет концентрации промышленных предприятий в городской черте и возрастания числа автотранспортных средств. Процессы урбанизации сопровождаются изменением структуры экосистем. На всех осваиваемых человеком территориях и акваториях развиваются процессы синантропизации и domestikации животного населения, которые протекают тем интенсивнее, чем сильнее преобразуются природные ландшафты. Синантропные виды доминируют в большинстве антропогенных биоценозов. Многие из них играют большую роль в жизни человека, так как наносят существенный вред хозяйству и здоровью (Исаков, 1969). Городская

среда характеризуется рядом специфических сочетаний факторов среды, что приводит к образованию новых экологических ниш, которые занимают прежде всего членистоногие. Фауна города большей частью состоит из видов иммигрантов, связанных происхождением с аграрным ландшафтом, эпилитными местообитаниями (скалы), пещерами и норами животных (Клауснитцер, 1990). Синантропные виды являются индикаторами антропогенного нарушения среды обитания. Список синантропных членистоногих России включает 432 вида (Богданова, 2007), из которых, например, в Кировской области выявлено 147 (Пестов, 2008б).

Синантропизация кровососущих насекомых замечена была в первой трети XX в. Серьезным является распространение городского комара *Culex pipiens pipiens f. molestus*. Первоначально его встречали в субтропиках, в 1921 г. обнаружили в Лондоне, в 1926 г. – в Днепропетровске, а в 1939 г. – в туннелях метро Ленинграда и Москвы. В 1990 г. *Culex pipiens pipiens f. molestus* зарегистрирован более чем в 300 городах и поселках городского типа, практически во всех ландшафтно-климатических зонах нашей страны. Личинки комаров были обнаружены только в отапливаемых подвалах со стоячей водой довольно высокой степени загрязнения, причем не только органического, служащего для личинок пищей. Они устойчивы к высокому содержанию тяжелых металлов, концентрация кадмия может превышать допустимые нормы в 12 раз, свинца – в пять, меди – в три и цинка – в два раза. Основным фактором, способствующим распространению этого вида, является неудовлетворительное состояние жилищно-коммунального хозяйства. Необходимы срочные меры по истреблению очагов развития этого вида комаров (Виноградова, 2003). Изучение изменений сообществ кровососущих комаров в городах Екатеринбург, Пермь, Нижний Тагил под влиянием антропогенного воздействия (Некрасова и др., 2008) свидетельствует о существенных различиях в структуре доминирования, соотношении экологических и ландшафтных групп и поливариантности путей формирования фауны кровососущих комаров в урбанизированных экосистемах.

По результатам изучения видового состава мошек в условиях антропогенной нагрузки И.А. Рубцов (1967) отмечает, что с возрастанием загрязненности мелких водоемов органическими веществами преобладающее развитие получают формы из комплексов *Odagmia ornata* Mg., *Eusimulium latipes* Mg. и *Boopthora erythrocephala* De Geer. Возникновение этих политипических, синантропных видов вероятно связано с исторической деятельностью человека. В крупных водоемах вторичным является относительное нарастание численности *Wilhelmia equina* L., *Boopthora erythro-*

cephala De Geer, *Schonbaueria pusilla* Fries., *Byssodon maculatus* (Mg.). Два последних вида заслуживают особого внимания и как объекты систематико-биологического исследования, и как переносчики возбудителей, по-видимому, целого ряда заболеваний: туляремии и, возможно, других болезней у человека, гемоспоридиозов – у птиц в условиях загрязнения биотопов. В городах было отмечено повышение численности кровососущих мокрецов *Culicoides nubeculosus* (Mg.) и *C. punctatus* (Mg.) (Исаев, 1997).

Относительно недавними синантропами стали иксодовые клещи – *Ixodes ricinus* (L.) и *I. persulcatus* Schulze (Богданова, 2006а). Их эпидемиологическая роль заключается в переносе возбудителей клещевого энцефалита, клещевого боррелиоза (болезнь Лайма) и туляремии. Отмечается также подъем в крупных городах России численности и встречаемости блох (Богданова, 2005, 2006б) и постельных клопов (Богданова, 2006в). Одна из главных причин, обусловивших этот подъем, – экономические и демографические изменения в городах, вследствие которых образуются очаги плотного заселения людей, сопровождающиеся плохим санитарно-техническим состоянием.

Мониторинг состояния популяций кровососущих и паразитических членистоногих предусмотрен законом «О санитарно-эпидемиологическом благополучии населения» (1999). На его основе разработаны и введены в действие с 30 июня 2003 г. санитарно-эпидемиологические правила и нормативы (СанПиН 3.5.2.1375-03).

Большое значение в условиях города и пригородной зоне имеют зеленые насаждения. Они очищают воздух от пыли, поглощают углекислый газ и выделяют кислород, снижают уровень шума, регулируют режим влажности и температуры в городе. Под воздействием неблагоприятных факторов устойчивости зеленых насаждений уменьшается. В лесных экосистемах, подвергшихся техногенному воздействию, пожарам, рубкам, пастбищной и рекреационной нагрузке, В.М. Яновским (1997) выявлены специфические изменения видового состава и структуры энтомокомплексов (табл. 1). В насаждениях с нарушенной устойчивостью создаются благоприятные условия для развития очагов патогенов и вредителей, которые, в свою очередь, становятся дополнительными факторами негативного воздействия, интенсификаторами опада и часто причиной полного разрушения и гибели древостоя (Мозолевская, 2002). Энтомопатологический мониторинг древесной растительности в условиях города и внегородских территорий, испытывающих антропогенную нагрузку, ведется в Москве (Кривошеина, 1992; Белов, 2000), Санкт-Петербурге (Селиховкин, 1994; Щербакова, 1999; Уфимцева, Терехина, 2005), Сыктывкаре (Юркина,

Таблица 1

Индикационные характеристики этапов снижения устойчивости лесных экосистем по структуре энтомокомплексов (по В.М. Яновскому, 1997)

Этапы	Нагрузка			Рубка леса
	техногенная	пирогенная	пастбищная и рекреационная	
I	<p>Обогащение видового состава. Стабильное доминирование некоторых таксонов в ранге вида, рода и даже семейства. Увеличение освоенности листьев сосудистыми насекомыми и снижение грызунами и миширами при сохранении степени изъятия листовой массы на уровне, свойственном здоровым биогеоценозам.</p>	<p>При однократном повреждении возможно провоцирование возникновения очагов массового размножения насекомых-филлофагов. Многократное прохождение белглым низовым пожаром способно вызвать инфизиции деревьев грибами и заболелванями и формирование на них очагов стволовых вредителей, наиболее устойчивых к сопротивлению растений заселению.</p>	<p>Обогащение видового состава. Небольшое увеличение изъятия листовой массы фоновыми филлофагами.</p>	<p>Небольшое увеличение плотности популяций стволовых вредителей.</p>
II	<p>Уменьшение видового разнообразия. Активизация массовых вредителей листового аппарата. Возможное освоение ими неответственных ранее стадий и кормовых пород.</p>	<p>Увеличение численности вредителей листового аппарата. При отпаде в древостое, превышающем 20% запаса, формирование очагов стволовых вредителей. Сокращение численности и элиминация видов, связанных с подростом, подлеском и покровом.</p>	<p>Рост численности вредителей листового аппарата. При несоблюдении санитарных норм – формирование очагов стволовых вредителей. Активизация карпофагов.</p>	<p>Рост численности вредителей листового аппарата. При несоблюдении санитарных норм – формирование очагов стволовых вредителей. Активизация карпофагов.</p>
III	<p>Резкое уменьшение видового разнообразия с доминированием видов, связанных с производными листовыми породами, за исключением активизирующихся в этих условиях стволовых вредителей коренных хвойных пород. Возможен рост численности филлофагов производных пород.</p>	<p>Элиминация видов, связанных с коренными породами, при увеличении видового разнообразия насекомых – потребителей листовых пород, кустарничкового и травяного покровов. Проникновение в поврежденные лесные стадии обитателей степей и лугов. Рост численности стволовых вредителей коренных пород.</p>	<p>Активизация ксилофагов. Последующая смена пород определяет трансформацию видового состава и структуры энтомокомплексов.</p>	<p>Рост численности представителей практически всех эколого-хозяйственных групп. При смене пород трансформация видового состава и структуры энтомокомплекса за счет замещения потребителей коренных пород видами, связанными с производными породами.</p>

2002; Пестов и др., 2008), Кировской области (Пестов, 2008а), Воронеже (Успенский, Попова, 2002; Кузьминов, 2005); на Южном Урале (Колтунов, 1993), в Кемерово (Баранник, 1981; Еремеева, 1990), Красноярске (Тарасова, 2004; Тарасова и др, 2004).

Задача энтомоиндикации состояния зеленых насаждений в городских условиях может быть решена с использованием характеристик освоения листьев насекомыми-фитофагами. Как консументы первого уровня они могут относительно быстро реагировать на изменение качества корма и, следовательно, качества окружающей среды (Тарасова, 2004).

На основе результатов наших исследований (Пестов, 2008в, Пестов и др., 2008) и данных литературы (Селиховкин, 1994; Юркина, 2002; Тарасова, 2004) можно отметить некоторые закономерности освоения листьев филофагами. При увеличении аэротехногенной нагрузки возрастает поврежденность листьев сосущими насекомыми, минерами и филофагами, живущими в гнездах из листьев, и уменьшается этот показатель для объедающих лист и галлообразующих видов. Снижается в зависимости от степени техногенной нагрузки и доля неповрежденных насекомыми листьев. У деревьев в загрязненных районах интенсивность текущего освоения листьев не зависит от характера их повреждения в прошлом. Для многих листогрызущих насекомых характерно повышение численности при умеренном загрязнении. На ненарушенных территориях и при сильном загрязнении численность их популяции снижается.

Видовой состав членистоногих, обитающих на зеленых насаждениях, складывается в большей степени из видов, встречающихся в природных экосистемах, так как в озеленении городов наиболее часто используются виды местной флоры. При интродукции растений вместе с посадочным материалом проникают в ранее не свойственные им регионы и членистоногие – вредители соответствующих пород (Клауснитцер, 1990; Ижевский, 1995). В наших исследованиях в г. Сыктывкар к таким относятся галловые клещики *Eriophyes tiliae* (Pag.), *Eriophyes leiosoma* (Nal.) и галлица *Dasyneura tiliamvolvans* (Rubs.), развивающиеся на липе, и минирующая мушка *Liriomyza congesta* (Beck.) – на карагане древовидной. Механизмы ограничения численности данных видов нарушаются, поэтому при благоприятных условиях эти виды могут давать вспышки численности, чем существенно снизить успешность интродукции. Вопросы, связанные с контролем за транспортировкой и распространением организмов в пределах Российской Федерации, предусматриваются рядом Федеральных законов: «О животном мире» (1995), «О карантине растений» (2000), «Об охране окружающей среды» (2001).

Обилие жизненных форм насекомых, большое видовое разнообразие, широкое распространение, а также доступность материала позволяют использовать для мониторинга представителей отрядов Жесткокрылые (Coleoptera) и Полужесткокрылые (Heteroptera) и др. Критериями для анализа антропогенного воздействия могут служить изменения численности отдельных видов в структуре биотопа (Долгин и др., 2005). Индикаторами разного рода условий среды отмечаются жуки щелкуны, чернотелки, жужелицы, хрущи, стафилиниды и др. (Колесникова, 1998; Ашихмина и др., 2005; Целищева, 2008 и др.).

В работе И.В. Дюжаевой (2001) приводится описание экспресс-метода зооиндикации с использованием Полужесткокрылых (Клопов). Он заключается в выявлении видов насекомых из этого отряда, характерных для ненарушенных хортобионтных этногруппировок, с помощью наиболее доступного в полевой энтомологии метода «кошения» травостоя энтомологическим сачком (5–100 взмахов в пяти повторностях в одной точке). Эта группа в травостое занимает часто третье или четвертое места по численности среди насекомых, отличается обилием фитофагов с различной широтой трофических связей и чутко реагирует на такие антропогенные воздействия, как химическое загрязнение, выпас, сенокосение и т. п. Обилие травянистых клопов – показатель благополучной среды обитания и ее чистоты.

В качестве индикатора антропогенной нагрузки в городских экосистемах могут быть использованы шмели (*Bombus*). Как показано в работе Н.А. Мельцер и А.В. Соромотина (1998): «Показателем степени урбанизированности территорий может служить увеличение численности таких видов, как *B. hypnorum* L. и *B. agrorum* [= *B. veteranus* (F.). прим. ред.], и сокращение численности видов *B. bohemicus* Seidl, *B. distinguendus* Morawite и *B. agrorum* [= *B. pascuorum* (Scop.). прим. ред.]. В промышленной и селитебной зонах города преобладают короткохоботковые виды, так как здесь больше устойчивых к техногенному воздействию растений, среди которых преобладают коротко-венчиковые растения, например, сложноцветные. По мере уменьшения техногенного влияния возрастает число среднехоботковых и длиннохоботковых видов шмелей, так как среди более богатого разнотравья много растений с длинновенчиковыми и шпорцевыми цветками. Среди антропогенных селитебных факторов на фауну и экологию шмелей наибольшее влияние оказывает интенсивность многоэтажной каменной застройки территорий и наличие (отсутствие) кормовых растений».

Одно из интересных направлений биоиндикации антропогенной нагрузки – изучение особенностей популяций модельных ви-

дов насекомых. Как показано во многих исследованиях, под воздействием антропогенных факторов изменяется репродуктивный потенциал и фенетическая структура популяции. Так, на основании исследований популяций комнатных мух (*Musca domestica* L.) из пунктов с разным качеством и степенью техногенного загрязнения установлена зависимость плодовитости комнатных мух от степени загрязнения различным набором поллютантов независимо от их качественного состава. У популяций из наиболее загрязненных пунктов была самая низкая плодовитость, а у популяций из наименее загрязненных – самая высокая. По показателю жизнеспособности яиц во второй и третьей сериях опытов наиболее высокие величины получены у популяций мух из относительно чистых пунктов (Полякова, 1998).

К интересным выводам приводят результаты фенетического анализа популяций беспозвоночных животных. Примером может служить фенетический анализ клопа-солдатика (*Pyrrhocoris apterus* L.), проведенный И.В. Батлуцкой (2003) в популяциях, населяющих станции с разной степенью урбанизации среды. Ею изучены дискретные вариации неметрических признаков рисунка переднеспинки и надкрылий в популяциях этого вида в Белгородской, Липецкой и Саратовской областях. С помощью факторного анализа были выявлены группы фенотипических клопа-солдатика, маркирующих популяции по их положению в градиенте урбанизации среды. Анализ встречаемости фенотипических признаков меланизированного рисунка надкрылий в популяциях клопа-солдатика в градиенте усиления степени урбанизации среды показал, что на фоне снижения численности изменяется соотношение фенотипов и возрастает их разнообразие. При ухудшении среды в градиенте урбанизации, вызывающей снижение численности выборок, происходит направленное изменение реализованного эпигенетического ландшафта у разных локальных группировок и возрастает доля аберрантных фенотипов, по соотношению которых в выборке можно оценить степень антропогенного воздействия.

Анализ локальных популяций колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say) на Южном Урале показал наличие различий по уровню чувствительности к инсектицидам, уровню фенетического и ДНК-полиморфизма (Удалов, 2006). Токсикологическая оценка и фенетический анализ показали наличие как внутривидового, так и межвидового полиморфизма. Кластерный анализ позволил дифференцировать популяции колорадского жука на две группы популяций с неоднородным фенетическим составом и уровнем чувствительности к инсектицидам. Выявлены изменения фенетической структуры локальных популяций колорадского жука во времени. Экспериментально подтверждено снижение уров-

ня фенетического разнообразия в локальных популяциях колорадского жука под действием инсектицидного пресса, лежащее в основе происходящих изменений.

Фенетический анализ может послужить методом индикации состояния городских экосистем (Стрельцов, 1995).

Позвоночные животные также могут быть индикаторами состояния среды благодаря следующим особенностям (Биологический контроль..., 2007):

- аккумулируют через пищевые цепи загрязняющие вещества;
- обладают активным обменом веществ, что способствует быстрому проявлению воздействия негативных факторов среды на организм;

- имеют хорошо дифференцированные ткани и органы, обладающие разной способностью к накоплению токсических веществ и неоднозначностью физиологического отклика, что позволяет иметь широкий набор тестов на уровне тканей, органов и функций;

- сложные приспособления к условиям среды и четкие поведенческие реакции наиболее чувствительны к антропогенным изменениям, что дает возможность непосредственно наблюдать и анализировать быстрые отклики на оказываемое воздействие;

- животные с коротким циклом развития и многочисленным потомством можно использовать для проведения ряда длительных наблюдений и проследивать воздействие фактора на последующие поколения; для долгоживущих животных можно выбрать чувствительные тесты в соответствии с особо уязвимыми этапами онтогенеза.

Большой интерес в плане биоиндикации условий обитания представляет класс **Рыбы (Pisces)**. «Выпадение» какого-либо вида рыб из состава рыбного населения – один из первых шагов разрушения ихтиоценоза и свидетельство деструктивных процессов в экосистеме водоема в целом (Кудерский и др., 1984; Кусакин, Андреев, 1995; Фаттахов, 1998). Отмечено, что при высоких дозах сырой нефти причиной гибели рыб в первую очередь является низкое содержание кислорода в воде вследствие изоляционных свойств нефтяной пленки.

Рыбы – наиболее изученный объект в экологическом нормировании, занимающий ведущее положение в перечне тест-объектов для нормирования загрязнения химическими веществами. Они стоят на первом месте в ряду гидробионтов по частоте лимитирования ПДК загрязняющих веществ. В биотестировании можно использовать речные виды рыб: форель (*Salmo trutta fario* L.), шиповка (*Cobitis taenia* L.), пескарь (*Gobio gobio* L.), плотва (*Rutilus rutilus* L.), голец (*Nemachilus barbatulus* L.), верховка (*Leucaspins*

delineates Heck.), судак (*Lucioperca lucioperca* L.) – высокочувствительные; окунь (*Perca fluviatilis* L.), красноперка (*Scardinius erythrophthalmus* (Pall.)), подкаменщик (*Cottus gobio* L.), голавль (*Leuciscus cephalus* L.), лещ (*Abramis brama* L.), голянь (*Phoxinus phoxinus* L.), карп (*Cyprinus carpio* L.), укляя (*Alburnus alburnus* L.) – среднечувствительные (Строганов и др., 1983).

Пресноводные рыбы используются для интегральной экспресс-оценки качества среды обитания по флуктуирующей асимметрии некоторых морфологических признаков (Иванов, 2007).

Изучение индивидуальной ответной реакции рыб в виде нарушений функций и структуры их жизненно важных органов на определенный уровень токсического загрязнения водоема тяжелыми металлами – адекватный и перспективный подход при индикации антропогенных воздействий на водные экосистемы (Коновалов, Болотова, 2001).

Известен способ применения сперматозоидов костистых рыб как объекта в эколого-эмбриологических исследованиях (Доронин, 2007). Принцип оценки жизнеспособности сперматозоидов по двигательной активности состоит в их активации в гипотонической среде и регистрации их подвижности с помощью цифровой камеры или на фотопленке.

Паразиты рыб – прекрасные индикаторы состояния водной среды (Доровских и др., 2005). С разработкой учения о компонентных сообществах (компонентное сообщество – группа паразитов, населяющих популяцию хозяина) паразитов появилась возможность не просто констатировать загрязнение водоема, а оценивать степень нарушения структуры гидробиоценозов и популяций рыб. Компонентные сообщества паразитов рыб в экологически благополучных водоемах образованы по единому принципу, а именно, путем согласования отношений биомасс формирующих их видов. В таких сообществах ихтиопаразитов отмечается по три группы видов. Сумма ошибок уравнений регрессии, описывающих разброс значений биомасс видов, формирующих сообщество, не превышает 0.250. Однако доминирующие виды и группы видов в сообществах могут меняться, а следовательно, и значения индексов, их описывающих. На воздействие загрязняющих веществ паразитарное сообщество реагирует перестройкой структуры, изменяя число групп видов, уменьшая согласованность соотношений биомасс формирующих его видов. Последнее выражается в увеличении суммы ошибок уравнений регрессии, снижении значений индекса Шеннона, индекса выравненности видов, повышении значений индекса доминирования. Подобным же образом оно откликается и на падение численности своего хозяина.

Класс Земноводные (*Amphibia*). О.А. Жигальский (1995) отмечает, что наиболее информативными индикационными признаками у амфибий и рептилий служат видовой состав, численность фоновых видов, скорость роста и развития личиночных фоновых видов. Бесхвостые амфибии *Rana ridibunda* Pallas, *R. lessonae* Camerano, *R. esculenta* L., *R. temporaria* L. пригодны для биоиндикационной оценки качества окружающей среды по стабильности развития и фенетике. Оценка состояния амфибий может проводиться по показателю стабильности развития. При этом в анализе используются признаки окраски и остеологии (Устюжанинова, 2002).

Перспективными для биоиндикации возможного воздействия объекта хранения и уничтожения химического оружия на компоненты наземных экосистем являются животные-амфибионты (лягушки, тритоны), на которых загрязнение среды оказывает интенсивное воздействие на разных стадиях индивидуального развития (Шляхтин и др., 1995).

Оценка стабильности развития земноводных проводится по флуктуирующей асимметрии (Иванов и др., 2007).

Известно также, что удобными тест-системами являются функционально наружные органы и ткани лягушек, в частности мышечная ткань, характеризующаяся высоким метаболизмом и функциональной активностью. Наиболее подвержена антропогенному воздействию скелетная мускулатура (процесс атрофии мышц в загрязненных участках). Скелетная мышечная ткань может быть использована как тест-система.

Класс Рептилии (Пресмыкающиеся) (*Reptilia*). В работе (Криволицкий, 2001) показано, что удобными биоиндикаторами для оценки экологических последствий и качества окружающей среды, загрязненных радиоактивными веществами, оказались популяции немигрирующих животных, таких как рептилии.

Пресмыкающиеся недооценены как объекты биоиндикационных исследований, для которых характерен ряд преимуществ: «относительно длительная индивидуальная жизнь, оседлый образ жизни, тесная связь с субстратом, высокое обилие, стабильность основных популяционных характеристик, способность периодически целиком сбрасывать покровы с подкожными выделениями при линьке и способность к аутомии, простота отлова и наблюдения в природе, простота содержания и разведения в неволе и др. делают их перспективными для использования в биоиндикации и биомониторинге» (Криволицкий, 2001).

Класс Птицы (*Aves*). В биоиндикации среды обитания рекомендуется использовать следующие биологические параметры птиц: морфологическая внутривидовая изменчивость (флуктуирующая асимметрия билатеральных структур, внутрикладковая

изменчивость яиц); цитогенетические изменения (микроядерный анализ эритроцитов крови); физиологические и биохимические биомаркеры (маркеры химического стресса, связанные с воздействием ксенобиотиков (оксигеназы печени), нейротоксикантов (эстеразы), гербицидов, ароматических полихлоруглеводородных соединений) и токсических металлов (порфирины); содержание жира; толщина скорлупы; аномалии развития (частота тератологических изменений); темпы роста особей; аномалии поведения; численности локальной популяции; плодовитость; средняя продолжительность жизни особей; размер кладки; смертность (эмбриональная, птенцовая, летков, взрослых); гнездовая плотность, успех вылупления, вылета-гнездования; структура популяции (соотношение особей по полу и возрасту для мигрантов); взаимодействия с популяциями смежных трофических уровней (например, пресс хищников, зараженность паразитами) (Лебедева и др., 2001).

В качестве индикаторов загрязненности среды ядохимикатами могут быть использованы многие реакции птиц (Ильичев, Галушин, 1978; Книстаускас, 1982): гибель, уменьшение веса, ограничение подвижности и кормовой активности, смещение сроков фенологических явлений, снижение успеха размножения, падение численности отдельных видов, нарушение орнитоценозов и т.д. Показано, что высокими индикационными свойствами обладают группы, занимающие в экосистемах верхние звенья трофических цепей (хищные и рыбоядные птицы). Среди пернатых хищников наиболее информативны: сокол-сапсан (*Falco peregrinus* Tunst.) и ястреб-перепелятник (*Accipiter nisus* L.). Накопление ими в тканях тела и содержимом яиц остатков химикатов и их метаболитов столь велико, что обеспечивает надежный качественный и количественный анализ.

Промысловые птицы – тетерев (*Lyrurus tetrix tetrix* L.), глухарь (*Tetrao urogallus* L.), рябчик (*Tetrastes bonasia sibiricus* But.) и звери являются биоиндикаторами техногенного загрязнения лесных экосистем (Медведев, 2001). Пробы внутренних органов, мышечная и костная ткани, полетное оперение птиц содержали ртуть, кадмий, свинец, медь, никель, цинк, серу. Содержание тяжелых металлов отмечается (Макаров, Шулятьева, 1998) даже в мужских гонадах (серая ворона) как критерий загрязненности природной среды.

Установлена (Фадеева, 2001) положительная корреляция между частотой аберраций хромосом эпителия роговицы глаза грача и степенью загрязнения среды мутагенами. В зоне с максимальной степенью загрязнения у грачей возникает в 81.6 раза больше структурных перестроек хромосом, чем в условно чистом районе. Тест-частота аберраций хромосом эпителия роговицы глаза грача мо-

жет служить эффективным индикатором для изучения последствий техногенных загрязнений.

В качестве индикаторных показателей для оценки условий обитания птиц в городах можно использовать видовой состав населения врановых и обилие каждого вида (Аксенова, 2001). Так, участие сороки в населении птиц указывает на умеренную рекреационную нагрузку на местообитания птиц, гнездящихся в кустарниковом ярусе. Господство галок свидетельствует о приемлемых условиях для дуплогнездовников. Значительная доля грача в населении предполагает благоприятные условия для птиц, открыто гнездящихся в кронах деревьев. Доминирование вороны – признак неблагоприятного санитарного состояния городских кварталов. Индикаторными признаками измененности лесного типа местообитания птиц служат обилие врановых и участие в нем видов разных экологических групп. Так, преобладание в населении врановых (сойки – *Garrulus glandarius glandarius* L.), а также участие кедровки – *Nucifraga caryocatactes* (L.), т.е. видов, относящихся к лесной экологической группе, свидетельствует о том, что хорошо сохранившиеся леса имеют значительные площади в общей структуре местообитаний. Очень высокие показатели обилия вороны и галки свидетельствуют о крайней степени преобразованности лесных сообществ.

Радиологическая сертификация качества среды на основе зоокомпонентов (птиц) показана Е.С. Равкиным и др. (1978).

О возможности ранней диагностики неблагоприятных условий жизни для птиц отмечает В.Б. Зимин (2001). У обыкновенного скворца устойчивое снижение численности на северо-западе России было почти на 20 лет раньше, чем в центральных областях европейской части страны. Отсюда следует, что организация мониторинга в периферийных шлейфах ареала дает возможность раннего диагностирования начавшихся негативных изменений внутри ареала вида.

Класс Млекопитающие (*Mammalia*). По всем физиологическим параметрам млекопитающие животные близки к человеку; наблюдения над ними могут быть без особых натяжек экстраполированы на человека, когда речь идет об анализе стрессовых факторов антропогенной среды (Паукарт и др., 1983; Катаев, 1984). Учитываются следующие требования к животным-биоиндикаторам: массовость, эврибионтность (широкое расселение, распространение), способность к аккумуляции поллютантов, разная продолжительность жизни. «Эфемеры» позволяют оперативно выявлять краткосрочные тенденции изменения уровней загрязнения. Долгоживущие виды дают возможность оценить хроническую имиссию токсикантов в экосистему. На локальном уровне степень загряз-

нения можно характеризовать основываясь на результатах обследования оседлых видов животных с небольшими индивидуальными участками. Содержание поллютантов, например, в биологических объектах претерпевает значительные сезонные изменения. Это определяет необходимость регулярного отбора проб в определенные промежутки и фенофазы.

О некоторых критериях пригодности различных видов млекопитающих для биоиндикационных исследований отмечают О.П. Мелехова, Е.И. Егорова (2008): принадлежность к разным звеньям трофической цепи – растительноядным, насекомоядным, хищным млекопитающим; оседлость или отсутствие больших миграций; широкий ареал (сравнительно высокая эвритопность), т.е. этот критерий исключает использование в качестве тест-индикаторов эндемиков; принадлежность к естественным сообществам: критерий исключает синантропные виды, питающиеся вблизи жилища человека и неадекватно характеризующие микроэлементный состав загрязнения данного региона; численность вида должна обеспечивать достаточный материал для анализа; простота и доступность методов добывания особей.

«Хорошо использовать охотничьих животных» (Сафонов и др., 2001), таких как зайцы беляк и русак, бобры, ондатры; лесных и северных оленей, бурых медведей, белок обыкновенных, кабанов, лосей; мышевидных грызунов; сельскохозяйственных животных, енотовидных собак. Чаще всего исследуются пробы внутренних органов животных, мышечная и костная ткани, кровь, шерсть зверей и пр. Так, в собранных материалах охотничье-промысловых зверей и птиц обнаружено содержание Hg, Cd, Pb, Si, Ni, Zn, S.

Наиболее удобными объектами для исследования влияния загрязнения окружающей среды на иммунобиологический статус являются лабораторные животные (мыши или крысы). Исследования на лабораторных крысах позволяют получить результаты, наиболее точно отражающие воздействие загрязнения окружающей среды на организм человека, так как многие биохимические процессы, протекающие в организме человека и крысы, сходны (Иванов, 2007). Кроме лабораторных животных в качестве объекта для биотестирования может быть использован крупный рогатый скот (Иванов, 2007). Изучался иммунобиологический статус животных, выпасавшихся вблизи мест уничтожения химического оружия, был установлен ряд отклонений от нормы по следующим параметрам: относительному и абсолютному содержанию Т-лимфоцитов в периферической крови (клеточное звено иммунитета); фагоцитарной активности нейтрофилов и макрофагов (состояние фагоцитарной защиты организма); относительному и абсолютному содержанию В-лимфоцитов в периферической крови, отвечаю-

щих за синтез иммуноглобулина; концентрации иммуноглобулинов G, M- и A-изотопов в сыворотке крови (гуморальное звено иммунитета); бактерицидной активности сыворотки крови.

Необходимо отметить, что поведение позвоночных животных может быть отнесено к реакциям «первого ранга» на изменение окружающей среды (Тушмалова, Егорова, 2003). Вопрос о роли поведения животных в ряду индикационных показателей состояния окружающей среды пока слабо разработан. Этологический критерий, несомненно, найдет достойное место в ряду других как эффективный показатель состояния окружающей среды. В мониторинге также учитываются изменения животного мира и по сезонам года (фенологические наблюдения) (Максимов, 1984; Соловьев, 2005).

Итак, на основе анализа данных литературы и авторских источников по проблеме «Животные в биомониторинге экосистем» можно сделать следующее заключение:

1. Многие виды животных оказались надежными и перспективными биоиндикаторами состояния окружающей среды (в частности гидро- и педобионты).

2. Зоологическая индикация является объективной необходимостью: она поставляет оперативную информацию для специальной службы экологического контроля за состоянием окружающей среды (вода, почва, воздух).

3. В большинстве антропогенных биоценозов доминируют синантропные виды, нанося порой существенный вред здоровью и хозяйству человека. Многие синантропные виды являются индикаторами антропогенного нарушения среды обитания.

4. Степень загрязнения среды оценивается по особенностям онтогенеза, физиологии и поведению отдельных организмов, видовому разнообразию, структуре их сообществ.

Глава 2

НАУЧНО-МЕТОДИЧЕСКОЕ ОБЕСПЕЧЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКОГО МОНИТОРИНГА В ОЦЕНКЕ СОСТОЯНИЯ ТЕХНОГЕННЫХ ТЕРРИТОРИЙ

Использование биообъектов в оценке состояния техногенных территорий позволяет выявлять в окружающей среде наличие специфических загрязнителей, обнаруживать места расположения источников техногенного воздействия, выявлять локальные участки наибольшего загрязнения по тому или иному поллютанту, фиксировать скорость происходящих изменений в компонентах природной среды, делать качественные оценки и прогноз дальнейшего техногенного воздействия на экосистемы района исследования.

При этом крайне важными и необходимыми условиями являются выбор приоритетных биоиндикаторов и информативных мест оценки состояния компонентов природной среды; применение эффективных экспресс-методов биоиндикации и биотестирования; установление оптимальных сроков и режима наблюдений, отбора проб; комплексность в оценке состояния.

Около 20 лет коллектив лаборатории биомониторинга Института биологии Коми НЦ УрО РАН и Вятского государственного гуманитарного университета занимается разработкой научно-методического сопровождения системы государственного экологического контроля и мониторинга объекта уничтожения химического оружия «Марадыковский» в Кировской области.

Включение в программу экологического контроля и мониторинга объекта хранения и уничтожения химического оружия (ОХУХО) показателей отклика биоты на техногенное воздействие потребовало поиска информативных биоиндикаторов и разработки специфических методов биоиндикации и биотестирования. Поскольку унифицированных методик по ГОСТ, позволяющих определять с помощью биотестов токсичность среды по содержанию в ней специфических фтор-, сера-, хлор-, фосфорорганических соединений, до настоящего времени не разработано, то вопрос является актуальным и необходимым в обеспечении контроля и мониторинга высокотоксичных химических производств, к каким относится ОХУХО в Кировской области.

Коллективом лаборатории биомониторинга Института биологии Коми НЦ УрО РАН с привлечением сотрудников Регионального центра государственного экологического контроля и мониторинга объектов хранения и уничтожения химического оружия по Кировской области отрабатываются методики выявления наиболее информативных биоиндикаторов лесных, луговых и водных экосистем, а также почвенной флоры и фауны с использованием методов альго-, мико-, лишено-, брио-, палиноиндикации и индикации по гидробионтам. В лабораторных условиях проводится отработка методик биотестирования природных сред и объектов на техногенное загрязнение (Биоиндикаторы и биотестсистемы..., 2008). Выявлен ряд видов гидробионтов, чутко реагирующих на загрязнение водных объектов. Оценка токсичности атмосферного воздуха определяется с помощью микроскопических водорослей.

Проведен комплексный альго-микологический (водорослево-грибной) анализ почв. Микроскопические водоросли и грибы – постоянные обитатели любого типа почв. Определены параметры их существования в незагрязненных почвах, видовой состав, численность, биомасса, длина мицелия, соотношение группировок, которые относительно стабильны по сезонам и годам. В загрязненных почвах выявлены различные отклонения от нормального функционирования, проявляющиеся в снижении видового разнообразия водорослей, преобладании численности грибной биомассы над водорослевой, нарастанием доли грибов с темноокрашенным мицелием, появлением фитопатогенных комплексов, вызывающих угнетение роста и развития высших растений. Все перечисленные признаки указывают на снижение биологической активности почвы и появление токсикоза почвы. Выявленные нами свойства токсикоза почвы носят универсальный характер независимо от загрязняющего вещества. Таким образом, устанавливается экспрессным методом (аналогично анализу крови) токсичность почвы. Если почвы токсичны, делается их полный химический анализ.

Разработан и отправлен в УНИИМ г. Екатеринбург пакет документов на аттестацию данных методик. К настоящему времени аттестована методика определения токсичности проб почв методом биоиндикации по соотношению микромицетов с окрашенным и бесцветным мицелием (Свидетельство № 224.03.13.048/2009 от 07.07.2009).

Отработан метод экспресс анализа токсичности почвы по биотесту – определению жизнеспособности семян высших растений, обработанных раствором красителя, на примере злаковых (пшеница), крестоцветных (горчица) в почвенной вытяжке, а также прямо на почве.

Использование методов альгоиндикации позволило выявить группу водорослей, наиболее чувствительных к загрязнению – это представители отдела желтозеленых. Изучен отклик педобионтов на техногенное загрязнение почв в Оричевском р-не в окрестностях арсенала химического оружия, где на ряде участков контроля зафиксировано некоторое превышение ПДК по мышьяку. В ходе эксперимента установлено, что накопление мышьяка в почве вызывает резкие изменения в структуре, видовом составе и количественных характеристиках фототрофных микробных сообществ (ФМС). Одноклеточные зеленые водоросли – наиболее стабильный компонент ФМС на всех стадиях сукцессии и при любых концентрациях мышьяка. Наиболее разнообразна микрофлора в пробе почвы, где отмечена максимальная концентрация мышьяка.

Метод стеклообрастания, который в почвенной микробиологии применялся первоначально для определения качественного и количественного состава микробиоты, мы предлагаем использовать для биотестирования структурных изменений микробоценозов при химическом загрязнении почвы. Он прост и не требует химических реактивов, а лишь нуждается в простом увлажнении почвы. Данный метод показал высокую чувствительность фототрофных микроорганизмов к загрязнению почвы мышьяком. В почве, где концентрация мышьяка повышена, размножаются безгетероцистные цианобактерии, которые образуют комплексы с гифами грибов, формируя лишайниковую псевдоткань. Способность данного вида цианобактерий выживать и размножаться в почве, содержащей повышенные количества соединений мышьяка, делает их перспективными для разработки биопрепаратов, предназначенных для биоремедиации химически загрязненных почв.

Для оценки состояния почв и снеговой воды апробированы в качестве тест-объектов семена зерновых злаков (ячмень и пшеница). Считается, что подавление роста и развития растений на 30% и более свидетельствует о фитотоксичности объекта. Простота, экспрессность, компактность проведенного метода позволяют рассматривать данные культуры как перспективные организмы для разработки методик для биотестирования. Еще более прост и доступен в исполнении метод биотестов с использованием злаков при анализе воды, где можно применять «рулонный метод». Отзывчивость такой культуры, как пшеница, подтверждена в опытах с тестированием снеговой воды (Ашихмина и др., 2008).

Микровеgetационными экспериментами установлено, что обработка семян сельскохозяйственных растений препаратами цианобактерий (род *Nostoc paludosum*) повышает до двух раз выживаемость растений в химически загрязненных почвах.

Изучение ферментативной активности почв позволило выявить, что под влиянием метилфосфоновой кислоты (МФК) резко меняется активность каталазы. Данный метод можно использовать и в полевых условиях, он экспрессен.

Выявлены организмы, являющиеся конечным звеном трансформации МФК в почве. К ним относятся цианобактерии, которые нуждаются в фосфоре как источнике питания. Данные организмы поглощают МФК и переводят ее в другие формы.

Для оценки состояния атмосферного воздуха многие годы используется биоиндикатор – сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.). Общеизвестно, что это вид, реагирующий на загрязнение среды обитания продуктами техногенеза. Этот фитоиндикатор широко распространен на всей территории области, произрастает как на сухих песках, так и в условиях избыточной влажности. В связи с этим сосна обыкновенная представляет собой удобный объект для биоиндикации уровня загрязнения в любом районе Кировской области. Реакции *Pinus sylvestris* L. на наличие загрязняющих веществ в воздухе и почве неспецифичны и отражают общий уровень загрязнения среды химическими веществами различной природы. Для оценки химической нагрузки на фитоиндикатор используют разные его признаки (характеристики). Самый распространенный и наиболее простой в исполнении – морфологический подход (Захаров, 2000). В различных литературных источниках в качестве индикационных признаков рекомендуется использовать величину годового прироста основного побега, длину листовую пластинки, размеры генеративных органов (Селянкина и др., 1972; Поповичев, 1980).

Информативным признаком определенного уровня загрязнения атмосферы считается состояние хвои: изменение окраски (хлороз), преждевременное увядание хвои и дефолиация, время жизни, наличие некротических пятен. При этом форма и цвет некротического пятна – это специфическая реакция на определенный вид загрязнения, а доля пораженной поверхности хвоинки может быть использована для количественной оценки реакции фитоиндикатора. Для индикационных целей могут использоваться также морфологические и анатомические характеристики хвои сосны.

По данным авторов (Шуберт, 1982; Черненкоова, 1986) хвоя сосны может применяться и как биоаккумулятор аэрогенных загрязнений. Это связано с тем, что хвоя сосны обладает способностью эффективно поглощать загрязняющие вещества, в частности соединения металлов, в виде аэрозолей за счет диффузионного осаждения последних в полостях и воздушных каналах листовой пластинки (Фомин, 1992). Сосна обладает также биоаккумулирующей способностью для ряда металлов, соединения которых погло-

щаются корневой системой из почвы. Поглощение может быть как метаболическим, так и пассивным (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989). Ввиду малой поверхности листа, утолщенной кожицы и малого количества устьиц вынос поглощенных микроэлементов с поверхности листовой пластинки сосны при испарении влаги и газообмене с атмосферой очень мал. За время жизни хвои (4–6 лет в зависимости от условий произрастания дерева) в ее массе накапливаются характерные для данной местности микроэлементы в количествах, достаточных для аналитического определения. Для индикации уровня химического загрязнения территории важными характеристиками у *Pinus sylvestris* L. являются прирост центрального побега и размеры генеративных органов.

Видовой состав и обилие лишайников на стволах деревьев зависит от состояния чистоты атмосферного воздуха. Оработана методика лишайноиндикации, согласно которой по обилию, проективному покрытию, видовому составу лишайников определяется уровень загрязнения воздуха. Загрязнение воздуха влияет на активность растительных ферментов. Нами оработана методика определения активности пероксидазы в лишайниках для оценки чистоты атмосферного воздуха. Установлено, что активность пероксидазы значительно повышается в случае техногенного воздействия и во влажном климате. Лишайники относятся к **накопительным индикаторам техногенного воздействия**. Таллом лишайника действует как губка, живой фильтр.

Оработан экспресс-метод определения состояния загрязнения атмосферного воздуха по пылице ряда древесных растений: сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.), лиственница сибирская (*Larix sukaczewii* Djil.), береза бородавчатая (*Betula pendula* Roth.), яблоня домашняя (*Malus domestica* Borkh.), рябина (*Sorbus aucuparia* L.), сирень обыкновенная (*Syringa josikaea* Jacq.), липа (*Tilia cordata* Mill.). Установлены очень чувствительные к загрязнению виды: сосна обыкновенная, лиственница сибирская, береза бородавчатая, яблоня домашняя, в то время как тополь бальзамический, наоборот, очень устойчив к загрязнению. Индикация по пылице древесных и травянистых растений отражает экологическое благополучие исследуемой территории и позволяет выявить динамику его изменения.

В течение ряда лет нами проводится мониторинг загрязнения атмосферного воздуха по изучению состава снегового покрова. Данные экологического мониторинга загрязнения атмосферного воздуха по снеговому покрову позволяют выявлять (с учетом направления ветра) зоны максимального распространения загрязняющих веществ. Построение моделей рассеивания загрязняющих веществ в снеговом покрове по комплексу показателей позволяет

спрогнозировать возможные зоны загрязнения при штатной работе объекта и сделать оценку влияния объекта на окружающую природную среду. Снеговой покров – накопитель большинства загрязняющих веществ, выбрасываемых в атмосферный воздух. В связи с этим снег в экологическом мониторинге может служить своеобразным индикатором чистоты атмосферного воздуха.

Важнейшей задачей экологического мониторинга загрязнения атмосферного воздуха с использованием снега как индикатора является отработка методов определения в пробах снега (в органической части сухого остатка талой воды) специфических загрязняющих веществ (фосфор-, сера-, хлор-, мышьяк-, фторорганических соединений), которые могут содержаться в выбросах в процессе деятельности объекта уничтожения химического оружия.

Оценку токсичности атмосферного воздуха мы определяем с помощью микроскопических водорослей. Проба воздуха отбирается путем пропускания через специальные поглотители с дистиллированной водой.

Тест-объект – *Chlorella vulgaris* Berjer, *Synechocystis aquatilis* sauv. Тест-функция – изменение оптической плотности суспензии в опыте и контроле. Учет результатов можно проводить по шкале токсичности (Фомин, 1992).

Целесообразно внедрение в практику биологического мониторинга методик по определению токсичности фосфорорганических соединений в водных вытяжках из почв, осадков, сточных вод и отходов, питьевой, природной и сточной воды по смертности тест-объекта *Daphnia magna* (дафния) и представителей класса *Hirudina* (пиявки), *Paramecium caudatum* (туфелька хвостатая).

В последние годы широкую популярность приобретает метод анализа флуктуирующей асимметрии билатеральных морфологических признаков различных растительных и животных организмов как интегрального показателя экологического благополучия биоценоза. Метод рекомендуется Центром экологической политики России (Захаров, 2000).

В эксперименте в качестве объектов-индикаторов использованы листья двух растений: березы повислой (*Betula pendula*) и рябины обыкновенной (*Sorbus aucuparia*). Проведен морфометрический анализ материала, собранного на участках биомониторинга в центральной зоне Кировской области, в том числе и на территории зоны влияния ОХУХО. Для обработки данных старшим научным сотрудником лаборатории биомониторинга Института биологии Коми НЦ УрО РАН и ВятГГУ Г.Я. Кантором разработана специальная компьютерная программа. Исходными материалами для нее стали выборки коэффициента асимметрии. Результатом расчета являются таблица попарных значений оценки отношения

выборочных дисперсий и таблица соответствующих величин доверительной вероятности их различия. Программа позволяет упорядочить участки мониторинга по величине выборочной дисперсии и с учетом достоверности различий сгруппировать их в кластеры, отличающиеся друг от друга на заданном уровне значимости. Полученные данные дают возможность высказать предположение о том, что листья рябины могут быть индикаторами общего благополучия среды обитания и рассматриваться как информативные биоиндикаторы загрязнения.

Состояние водной системы оценивается по составу сообществ водных организмов от рыб до водорослей. Водоросли, являясь автотрофами, составляют основу трофической пирамиды и, следовательно, первыми участвуют в утилизации трофического базиса экосистемы, потребляя для построения органического вещества биогенные соединения азота и фосфора. Интенсивность биогенной нагрузки отражается не только в обилии развивающихся на этой базе водорослей, но также и на их видовом составе. Именно эти характеристики – изменение численности и видового состава при изменении трофической базы водорослей – используются в биоиндикационных методах. Биоиндикационные методы на основе видового состава сообществ и обилия водорослей дают интегральную оценку результатов всех природных и антропогенных процессов, протекавших в водном объекте. Кроме того, биоиндикация по сообществам водорослей – дешевый экспресс-метод, в то время как химические анализы достаточно дорогостоящи. Основное преимущество автотрофов то, что водоросли первыми в трофической цепи реагируют на загрязнители, не успевая их накапливать. Реакцией на изменение условий среды становится изменение состава и обилия водных организмов, причем смена сообщества водорослей может произойти за несколько часов при смене условий среды. Нами установлено, что самое существенное звено в методах биоиндикации – видовой состав сообществ водорослей.

Гидробионты как индикаторы условий обитания представляют интерес для установления состояния водных экосистем и их изменений при антропогенном воздействии. Нами введены в практику экологического мониторинга методы гидробиологического анализа, проведена инвентаризация фауны макрозообентоса, составлен фаунистический список водных беспозвоночных, выполнена оценка фоновое состояния водных экосистем, установлен класс качества воды. Накоплен опыт использования биоиндикационных методов (в том числе биотического индекса Вудивисса, олигохетного индекса) при оценке состояния водных экосистем с учетом региональных особенностей. На основании полученных данных определен перечень гидробиологических показателей, ко-

торые отслеживаются в ходе дальнейшего мониторинга. Собранный материал послужит своеобразной точкой отсчета для систематического наблюдения водоемов на данной территории.

В организации биологического мониторинга большой интерес представляют микроорганизмы ввиду возможности проводить исследования на очень большом числе особей популяции, обладающих коротким репродуктивным циклом, высокой скоростью размножения и генерации новых поколений. В настоящее время для диагностики токсичности проб почвы, воды, воздуха нами отрабатываются методики с использованием в качестве тест-микроорганизмов культур бактерий из родов *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Escherichia*, *Staphylococcus*, актиномицетов, плесневых грибов, дрожжей, микроскопических водорослей. Отработана методика биотестирования по тест-организму штамм *Escherichia coli* M17, подготовлена документация к ее аттестации.

За последние годы в научных исследованиях широкое развитие получают работы, связанные с генетическими методами в микробиологии, которые позволяют сконструировать микроорганизмы с заданными свойствами и признаками, например, с повышенной чувствительностью к тем или иным токсическим веществам. Подбор высокочувствительного к тому или иному токсиканту индикаторного микроорганизма требует проведения специальных исследований. Необходима их постановка, отработка и внедрение на базе созданных лабораторий биоиндикации и биотестирования в региональных центрах государственного экологического контроля и мониторинга объектов хранения и уничтожения химического оружия.

Включение в программу экологического контроля и мониторинга ОХУХО методов отслеживания информативных биоиндикаторов и методов биотестирования позволит оперативно, на ранних стадиях воздействия, выявить влияние биологически значимых антропогенных нагрузок на живые организмы в районе влияния ОХУХО. Ранняя биодиагностика состояния природного комплекса обеспечит принятие своевременных и необходимых мер по обеспечению безопасного уничтожения химического оружия.

На основе полученных материалов коллективом лаборатории биомониторинга разработаны научно-методические рекомендации по обеспечению системы государственного экологического контроля и мониторинга ОХУХО, включающие структуру, методы, регламент, обоснование показателей биологического мониторинга, экспертизу и прогноз.

Данный документ утвержден Управлением Росприроднадзора по Кировской области, Департаментом экологии и природопользования Кировской области и успешно реализуется на семи объек-

тах в шести регионах, где хранится и уничтожается химическое оружие (Саратовская, Пензенская, Брянская, Курганская, Кировская области и Республика Удмуртия). Предлагаемые и используемые методики биомониторинга в оценке состояния окружающей природной среды объектов хранения и уничтожения химического оружия (Биоиндикаторы и биотестсистемы, 2008) успешно применяются нами в оценке природного комплекса в районе высокоопасного действующего более 60 лет Кирово-Чепецкого химического комбината (бывшего предприятия ядерно-топливного цикла); на территории Кильмезского захоронения пестицидов; в районах расположения действующих ТЭЦ г. Киров; в изучении состояния природного комплекса на территории Киров–Кирово-Чепецкой промышленной агломерации.

2.1. Микробиологические методы биоиндикации экосистем, подвергнутых техногенному загрязнению

Рост промышленности и связанное с этим образование индустриальных и городских агломераций привели к широкому техногенному загрязнению естественных экосистем. В настоящее время в осваиваемых ландшафтах почти не существует биоценозов, которые прямо или косвенно не испытывали бы влияние этого загрязнения. Экосистемы, подвергающиеся антропогенному воздействию, либо приспосабливаются к новым условиям, выдерживают их, либо обречены на вымирание. Раннее обнаружение деградации экосистем, вызванное постоянным давлением техногенных стрессовых факторов, позволит принять своевременные меры, чтобы изменения важнейших параметров среды обитания человека не зашли слишком далеко. Человек самым тесным образом связан со своим биотическим окружением и не сможет перенести его гибели или опасного перерождения без ущерба для себя.

Одним из перспективных направлений ранней «диагностики» состояния окружающей среды является выявление ее изменений с помощью биологических систем и их ответных реакций, т.е. «биоиндикация». Используя биоиндикационный подход, можно судить о биологическом воздействии техногенных стрессоров с новой стороны, недоступной методам, связанным с физическими или химическими измерениями в природе. Методами биоиндикации можно выявить долгосрочные тенденции и буферную способность биологических систем в отношении разнообразных и, большей частью, одновременно действующих стрессовых факторов.

Все биологические системы в ходе своего исторического развития приспособились к комплексу факторов местообитания. Они

занимают внутри биосферы свои экологические ниши, в которых находят подходящие условия существования и могут нормально питаться и размножаться (Schubert, 1984). Каждый организм (биологическая система) обладает в отношении любого действующего на него фактора генетически детерминированным физиологическим диапазоном толерантности, в пределах которого этот фактор является для него переносимым (Акимова, Хаскин, 2001). Однако в природе факторы среды обычно взаимосвязаны и действуют на организм в комплексе, поэтому потенциальный диапазон толерантности отличается от реального, который называется экологической потенцией организма (Одум, 1986). Физиологическая толерантность и экологическая потенция организма определяют его индикаторную ценность. В соответствии с этим организмы или сообщества организмов, жизненные функции которых тесно коррелируют с определенными факторами среды, могут быть использованы в качестве биоиндикаторов.

Как известно, биоценоз состоит из трех взаимосвязанных компонентов: растений, животных, микроорганизмов. Последние представляют наиболее динамичную составляющую биоценоза, поскольку скорость оборота их биомассы существенно выше, чем у растений и животных, следовательно, они быстрее будут реагировать на изменения факторов среды и быстрее адаптироваться к ним. Влияние стрессоров на микроорганизмы, вероятно, можно определить путем количественной оценки определенных таксономических или эколого-трофических групп и некоторых результатов их жизнедеятельности.

В природных экосистемах микроорганизмы существуют как сообщество, которое следует понимать как набор популяций микроорганизмов в некоем рассматриваемом пространстве. Для биоиндикационных целей существенное значение имеет структура микробного сообщества, т.е. набор отдельных элементов (например, таксонов), их относительное обилие, пространственное и временное расположение, а также функциональная взаимосвязь между ними. Влияние стрессовых факторов в первую очередь проявляется как изменение структуры микробного сообщества, поскольку в его состав входят микроорганизмы с разной физиологической толерантностью. В целом же, микробное сообщество, благодаря принципу дублирования и полифункциональности видов (Звягинцев, 1987), остается таким же функциональным, как и до воздействия стрессора. В почвенной микробиологии из-за ряда методических трудностей анализ структуры микробного сообщества становится возможным только после выделения в качестве объекта какой-либо группы популяций, учитываемых конкретным методом.

Мы попытались проанализировать индикационную ценность различных параметров почвенных микробных сообществ в отношении химических поллютантов, загрязняющих наземные экосистемы.

Количественный учет численности микроорганизмов. Один из показателей продуктивности экосистем – численность особей, входящих в их состав. По количественной оценке этого показателя в какой-то степени можно судить о влиянии стрессовых факторов на экосистему.

Методы количественного учета микроорганизмов почвы можно разделить в основном на непрямые методы (посев почвенных суспензий) и прямые (микроскопические). Из непрямых методов можно выделить три основных: 1) метод разведений почвенной суспензии с последующим поверхностным или глубинным посевом в агаризованную питательную среду; 2) метод отмывки почвенных частиц; 3) метод Уоркапа – выделение микроорганизмов из почвенных комочков (Методы..., 1973; Методы..., 1991). В методе разведений при помощи стерильной воды готовят серии разведений почвенной суспензии, определенное количество которой (например, 0.1–0.2 мл) равномерно распределяют по поверхности питательной среды. При глубинном посеве определенный объем питательной среды, охлажденной до 40–45 °С, смешивают с определенным объемом конкретного разведения в чашке Петри и инкубируют. Метод разведений обычно используют для подсчета колониеобразующих единиц (КОЕ) в образце.

При использовании метода отмывки почвенных частиц (в основном для изоляции мицелиальных микроорганизмов) споры частично удаляются и могут быть с большой вероятностью выделены микроорганизмы, присутствующие в почвах в виде мицелия, а также редкие и медленнорастущие виды (Baath, 1988; Bills, 1995). Однако этот метод более трудоемок, требует специального технического оснащения, а также большого количества питательной среды.

При использовании метода Уоркапа очень небольшое количество почвенных частиц (5–15 мг), без предварительного суспензирования в воде, распределяют в расплавленной питательной среде в чашке Петри. Простота этой техники делает ее подходящей для сравнения большого числа образцов.

Метод посева в различных его модификациях обладает рядом недостатков:

– при количественном учете общей численности бактерий в почве можно определить только небольшую часть бактериального сообщества, так как не существует универсальной среды, обеспечивающей пищевые потребности всех бактерий;

– по некоторым оценкам (Кожевин, 1989; Экология микроорганизмов, 2004; Современная микробиология, 2005), мы можем культивировать меньше 0.1% микроорганизмов, обитающих в природных экосистемах;

– для десятков тысяч видов микроорганизмов, живущих как симбионты животных и растений, не существует в настоящий момент методов культивирования. Кроме того, некоторые известные микроорганизмы могут существовать в естественной среде обитания в состоянии анабиоза (так называемые «некультивируемые формы») и, следовательно, учесть их с помощью метода посева также невозможно;

– при учете численности мицелиальных микроорганизмов (актиномицеты, микроскопические грибы) методом посева происходит одновременный подсчет как активного мицелия, так и спор, находящихся в состоянии покоя (т.е. одновременный учет «куриц и яиц») (Звягинцев, Зенова, 2001; Марфенина, 2005).

Положительным моментом метода посева является то, что он позволяет учитывать только живые клетки и выделять микроорганизмы в чистую культуру для последующей их идентификации. В целом, «используя метод посева, можно идентифицировать то, что нельзя увидеть (*in situ*), в то время как прямыми методами наблюдения можно увидеть то, что нельзя идентифицировать» (Garrett, 1956).

Из прямых методов учета численности микроорганизмов заслуживает особого внимания люминесцентная микроскопия (Методы..., 1991). В почве микроорганизмы в основном адсорбированы на почвенных частицах и при просмотре препарата в проходящем свете их не удастся выявить. Для облегчения выявления и более точного количественного учета микроорганизмов в естественных субстратах и, в первую очередь, в почве используют различные флуоресцирующие красители (Влоем, 1995).

Методология люминесцентно-микроскопического методического подхода достаточно проста. Препарат обрабатывают соответствующим флуоресцирующим красителем, в результате чего происходит связывание красителя с определенными клеточными структурами. При освещении такого препарата падающим светом соответствующей длины волны комплекс «клетка-краситель» начинает светиться и в результате становится различимым для глаза. С помощью люминесцентной микроскопии можно проводить обнаружение и учет как бактерий, так и грибов и водорослей.

Примечательно, что с помощью этого метода можно учесть на один-два порядка больше микроорганизмов, чем при посеве почвенных суспензий. При использовании люминесцентно-микроскопического метода учитываются одновременно живые и мертвые

клетки, а также некультивируемые формы микроорганизмов. Подбор соответствующих красителей-флуорохромов позволяет проводить раздельный учет физиологически-активных и мертвых клеток микроорганизмов (Экология..., 2004; Практикум..., 2005).

Разновидность люминесцентно-микроскопических методов – иммунофлуоресцентные методы. В этом случае препарат обрабатывают антителами, несущими соответствующий флуоресцентный краситель (Кожевин, 1989). С помощью этого метода можно выявить и учесть только те микроорганизмы, к которым были приготовлены антитела, т.е. он позволяет производить учет отдельных популяций в почве, например, нитрифицирующих или клубеньковых бактерий.

Численность микроорганизмов в экосистеме испытывает существенные сезонные и суточные колебания, зависящие от множества факторов, в том числе и от изменения фотосинтетической активности растительного компонента экосистемы, которая в значительной степени зависит от интенсивности солнечного излучения (Паников и др., 1988), поэтому количественный учет общей численности микроорганизмов может быть использован как биоиндикационный показатель только при достаточно сильном воздействии поллютантов, отклик на который будет превосходить естественные флуктуации численности микроорганизмов в экосистеме.

Биомасса почвенных микроорганизмов. Численность особей, входящих в состав любой экосистемы, далеко не всегда отражает ее истинную продуктивность. На вопрос: «Количество кого больше, ста мышей или одного слона?» – с позиции численности можно ответить, что, конечно, мышей, но биомасса слона в сотни раз превышает биомассу мышей. Поэтому продуктивность экосистем в экологии оценивают по приросту биомассы организмов, входящих в их состав.

В экосистемах усиление деструкционных процессов и снижение первичной продукции рано или поздно приводят к тому, что в них устанавливается продукционно-деструкционное равновесие. Любое нарушение этого равновесия приводит к возврату экосистемы к одной из более ранних стадий сукцессии. Антропогенное загрязнение экосистемы также сдвигает продукционно-деструкционное равновесие климаксной экосистемы и является причиной вторичной сукцессии. Может ли в этом случае биомасса почвенных микроорганизмов, которые в основном являются деструкторами органического вещества, служить биоиндикационным показателем загрязнения экосистемы? Определенные концентрации поллютантов, попадающие в экосистемы, вызывают гибель наиболее чувствительных к ним видов, биомасса которых тут же подверга-

ется микробному разложению. Это, в свою очередь, ведет к увеличению микробной биомассы в экосистеме и, следовательно, показатель биомассы можно использовать как биоиндикационный для оценки загрязнения окружающей среды. Этот принцип лежит в основе некоторых методов определения микробной биомассы в почве.

Фумигационный метод учета микробной биомассы (Методы..., 1991) основан на явлении интенсификации дыхания почвенного образца после его обработки фумигантом (парами летучих токсических соединений – хлороформ, окись этилена и т.д.). Фумигация приводит к гибели большей части (90–95%) микроорганизмов в почве и не затрагивает мертвое органическое вещество. Биомассу определяют в инкубационном эксперименте по приросту выделения CO_2 из фумигированной почвы по сравнению с контролем. При этом предполагается, что единственным источником дополнительного количества CO_2 в обработанной почве является некромасса погибших клеток, которая служит субстратом для роста тех 5–10% микроорганизмов, которые сохранили жизнеспособность.

Фумигационный метод имеет следующие недостатки:

- длительность определения (10-суточная инкубация);
- трудоемкость (очистка фумиганта, многократное вакуумирование обработанного образца для удаления хлороформа);
- невозможность определения в некоторых почвах (кислых, унавоженных и др., где выход CO_2 из фумигированной почвы уменьшается по сравнению с контрольной);
- токсичность фумиганта.

В регидратационном методе, основанном на том же принципе, что и фумигационный, процедура биоцидной обработки заменена простым высушиванием почвы при температуре 65–70 °С в течение 24 ч (Методы..., 1991). В процессе высушивания нарушается барьер проницаемости клеток вследствие денатурации цитоплазматических мембран, при этом мертвое органическое вещество не разрушается. Последующая регидратация приводит к высвобождению внутриклеточного содержимого микроорганизмов в жидкую фазу. Биомассу микроорганизмов определяют по приросту содержания водорастворимых соединений в высушенной почве по сравнению с контрольной свежей почвой. Недостаток регидратационного метода – его трудоемкость, особенно при определении пересчетного коэффициента для каждого типа анализируемой почвы.

Кроме приведенных выше способов определения биомассы почвенных микроорганизмов существует группа кинетических методов, в основе которых лежит расчет биомассы микроорганиз-

мов по кинетическим параметрам потребления вносимого в почву субстрата. Зная величину скорости превращения субстрата в начальный момент времени $v(0)$ и значение пересчетного коэффициента Q , биомасса микроорганизмов до субстратного обогащения почвы может быть рассчитана по формуле:

$$x(0) = v(0) \cdot Y/\mu.$$

Использование в качестве субстрата различных соединений (глюкозы, аммония, нитратов и т.д.) позволяет оценить биомассу микроорганизмов конкретных физиологических групп. Однако эти методы справедливы только для тех ситуаций, когда рост микроорганизмов на внесенном в почву субстрате имеет экспоненциальный характер.

Наиболее удобным методом определения биомассы почвенных микроорганизмов является ее расчет по количеству клеток, подсчитанных в люминесцентном микроскопе (Полянская, 1988, 1996; Широких и др., 2004). Расчет биомассы проводят, учитывая, что биомасса сухого вещества для одной бактериальной клетки объемом 0.1 мкм^3 составляет $2 \cdot 10^{-14} \text{ г}$, 1 м актиномицетного мицелия диаметром 0.5 мкм – $3.9 \cdot 10^{-8} \text{ г}$, 1 м грибного мицелия диаметром 5 мкм – $3.9 \cdot 10^{-6} \text{ г}$ и одной грибной споры – $1 \cdot 10^{-11} \text{ г}$ (Кожевин и др., 1979; Полянская, 1996). Основное достоинство этого метода в том, что он позволяет одновременно учесть численность бактерий, спор грибов, длину актиномицетного и грибного мицелия и рассчитать как общую биомассу, так и биомассу отдельных биоморфологических компонентов микробоценоза. Такой дифференциальный подход определения биомассы позволяет установить, на какой компонент микробного ценоза действует поллютант, что существенно расширяет возможности биоиндикации.

Недостаток пересчетного метода определения биомассы по данным прямого учета численности – невозможность раздельного учета живых и мертвых компонентов. Поэтому вся биомасса, рассчитанная прямым методом, складывается из биомассы как живых, так и мертвых клеток микроорганизмов и нельзя точно установить: погибли ли клетки микробов от воздействия поллютанта или они были мертвы до появления загрязнителя в экосистеме.

Популяционная структура сообщества. Один из общих принципов биологической оценки загрязнения окружающей среды заключается в том, что микробная система при разного рода антропогенных загрязнениях реагирует сходным образом – путем изменения состава активно функционирующих популяций, входящих в сообщество микроорганизмов. Последовательность этих изменений в градиенте концентрации поллютанта хорошо иллюстрируется методом иницированного микробного сообщества (рис. 2) и состоит в следующем: сохранение стабильности сообщества (зона

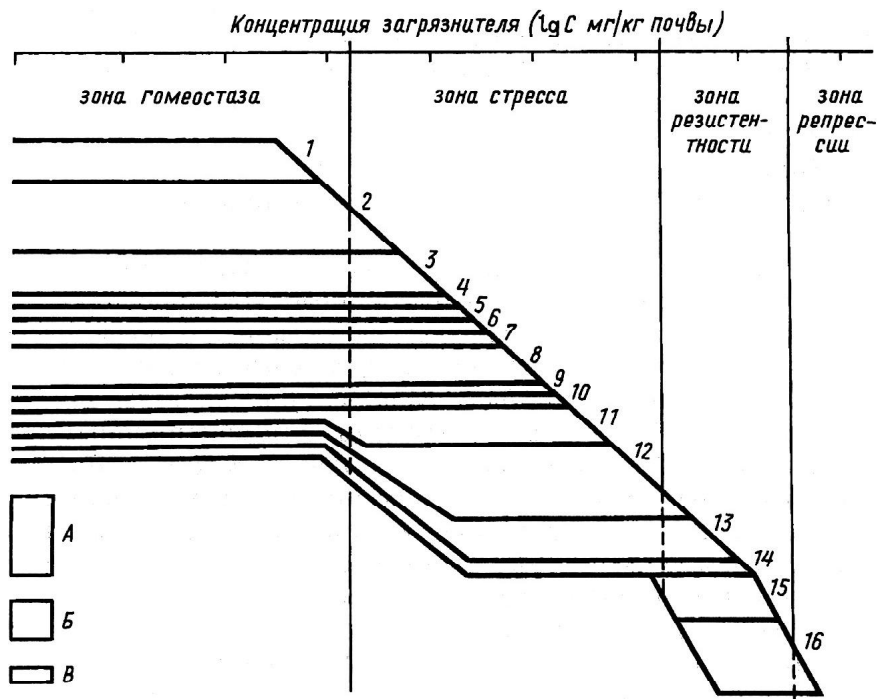


Рис. 2. Последовательные изменения представленности различных микроорганизмов (1–16) в амилитическом микробном сообществе почвы по градиенту концентрации загрязнителя. Полосками разной ширины обозначены: А – доминанты; Б – часто встречающиеся; В – редко встречающиеся виды (Звягинцев и др., 2005).

гомеостаза) – перераспределение доминирующих популяций (зона стресса) – преимущественное развитие устойчивых популяций (зона резистентности) и полное подавление развития микроорганизмов (зона репрессии). Устойчивость почвенной системы по отношению к загрязняющим агентам оценивается по величине зоны гомеостаза. Таким образом, если за норму принять равновесное состояние биоты (зона гомеостаза), то степень повреждения оценивается по появлению изменений в сообществе на уровне последующих зон.

При изучении структуры комплекса почвенных микроорганизмов, в частности грибов, необходимо изучить видовой состав организмов определенной трофической группы и по какому-либо критерию (встречаемости или обилию) значимость вида. Для определения значимости вида (оценки его типичности и положения в структуре доминирования) применяется критерий частоты встре-

чаемости микромицета, т.е. отношение числа образцов, в которых вид обнаружен, к общему числу образцов. Однако однократное определение частоты встречаемости вида в изучаемом биогеоценозе не дает представления о постоянстве представленности вида в течение времени. Для этого используют еще один показатель – временную встречаемость вида. При совместном использовании этих показателей возможно следующим образом дифференцировать комплекс почвенных микромицетов:

- типичные доминирующие виды (частота встречаемости выше 60%);
- типичные частые виды (частота встречаемости более 30%);
- типичные редкие (пространственная частота встречаемости ниже 30%, а временная частота выше 30%);
- случайные виды (оба показателя ниже 30%) (Мирчинк и др., 1982).

По показателям встречаемости удается выявить комплекс типичных для разных почв грибов, обычно состоящий из 25–30 видов. Общее разнообразие микроскопических грибов в почвах может быть и намного выше, но и этот комплекс достаточно хорошо реагирует на изменение экологических условий. Имеются многочисленные доказательства возможности использования данных о реакции части микробного сообщества для прогноза реакции большего числа микробных популяций (Кожевин, 1989).

В различных зональных почвах сообщества микроскопических грибов обладают определенным уровнем видового разнообразия. Общей же негативной реакцией изменений зональных комплексов почвенных грибов в антропогенных условиях можно считать тенденцию уменьшения видового разнообразия в местообитаниях. Это прослеживается и по уменьшению видового богатства выделяемых видов и индексов разнообразия грибных комплексов под влиянием отдельных антропогенных факторов по сравнению с фоновыми биогеоценозами. Такие изменения в наибольшей степени проявляются на бедных почвах при высоких уровнях воздействий поллютантов и особенно при стойких загрязнениях.

Необходимым дополнением к оценке изменения видового разнообразия почвенных микромицетов являются данные о видовом составе, а также индикаторных видах, помогающих понять, каким образом меняется сообщество. Однако использование только единичных индикаторов может быть основанием для ошибочных выводов, поскольку индикация по группе видов более информативна. Кроме того, важны и такие синэкологические последствия антропогенных изменений, как, например, смещения соотношения между массовыми и малочисленными видами.

К другим методам изучения структуры микробных сообществ почв и ее изменений под влиянием антропогенного загрязнения можно отнести метод иницированного микробного сообщества, мультисубстратное тестирование и определение экологических стратегий микробных популяций, входящих в сообщество (Звягинцев и др., 1999). Наиболее интересным и информативным считается метод мультисубстратного тестирования (Кожевин, 2001), который является развитием представлений о «физиологической» структуре микробных сообществ. Он основан на оценке интенсивности потребления различных источников углерода по изменению окраски соли тетразолия. Результаты таких измерений позволяют количественно оценивать сходство в физиологической структуре сравниваемых сообществ методами многомерной статистики. Прикладное значение метода неоспоримо: это быстрый, высокочувствительный и хорошо воспроизводимый способ сравнения различных микробных сообществ, используемый для экологического экспресс-мониторинга и оценки загрязнений почв. Недостаток метода заключается в том, что он не дает представления о таксономическом составе тестируемого сообщества. Возможно, что сочетание метода МТС с традиционными методами позволит приблизиться к вопросу о корреляции между физиологической и таксономической структурами почвенных микробных сообществ.

Таким образом, не существует универсального метода микробиологической биоиндикации загрязненных экосистем. Наиболее информативным биоиндикационным показателем антропогенного воздействия, вероятно, является упрощение структуры (физиологической, видовой, экологической и т.д.) комплексов почвенных микроорганизмов. Для получения наиболее полной и своевременной информации об изменениях, происходящих в экосистемах в результате антропогенного влияния, представляется наиболее целесообразным комплексное использование как прямых, так и косвенных методов микробной биоиндикации.

2.2. Использование цианобактерий в биоиндикации состояния почв

Теоретическим обоснованием использования ЦБ в биоиндикационных целях является то обстоятельство, что данная группа прокариотных организмов относится к организмам-космополитам, которые практически освоили все экониши на планете и составляют непрменный компонент автотрофного блока не только водных, но и почвенных экосистем. Поэтому по присутствию или отсутствию ЦБ в структуре альгоценозов можно в определенной степени судить о состоянии почвы. Наиболее детальные исследова-

ния индикационной роли ЦБ были проведены на примере пахотных почв в агроэкосистемах. Известно, что минеральные удобрения могут принципиально изменять характер развивающихся микробиоценозов, в том числе и фототрофных, которые включают как эукариоты (водоросли), так и прокариоты (цианобактерии). Так, например, в естественных условиях ЦБ не могут конкурировать с зелеными растениями за источники минерального азота. Поэтому на богатом минеральном азотном фоне происходит постепенное вытеснение ЦБ из структуры фототрофных сообществ (рис. 3–5).

Чем более длительными становятся антропогенные воздействия, тем глубже закрепляются и стабилизируются изменения в ценопопуляциях фототрофных микроорганизмов. Сравнение эффекта применения минеральных удобрений на автотрофную популяцию после одного года, трех и 11 лет их воздействия показывает, что меняется групповая структура и видовое разнообразие в первую очередь за счет репрессии цианобактерий (рис. 3).

Групповая структура и видовое разнообразие ФМС меняются и при применении возрастающих доз азотных удобрений, что демонстрируют результаты опытов на дерново-подзолистой почве в Кировской области (рис. 4).

При очень длительных воздействиях на почвенную микрофлору только минеральных удобрений (30-летний стационар) ФМС переживают дигрессию, переходящую в отдельных случаях в катаценоз (рис. 5, вариант N). Ежегодное внесение азота в дозе 147 кг/га привело к монофикации ФМС на уровне трех видов одноклеточных зеленых водорослей. Истощение почвы в контрольном (неудобренном) варианте, повышенная кислотность блокируют размножение цианобактерий. Только известкование почвы способствует

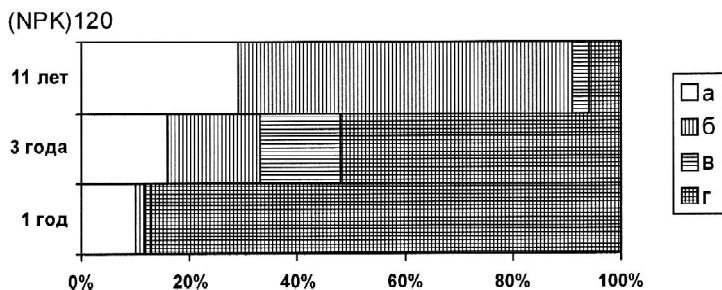


Рис. 3. Влияние длительности внесения минеральных удобрений на структуру фототрофных микробных сообществ «цветения» почвы.

Условные обозначения: а – одноклеточные зеленые и желтозеленые водоросли, б – нитчатые зеленые и желтозеленые водоросли, в – диатомеи, г – цианобактерии.

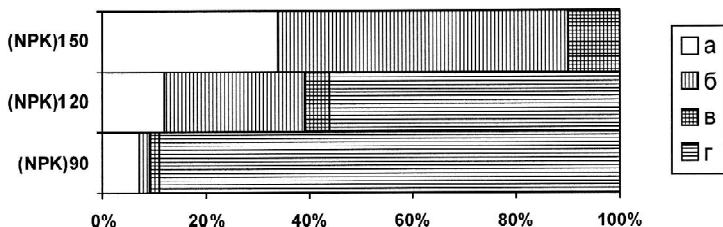


Рис. 4. Влияние возрастающих доз минеральных удобрений на структуру наземных фототрофных микробных сообществ дерново-подзолистой почвы.
Условные обозначения те же, что и на рис. 3.

ет наиболее полной реализации видового и группового потенциала фототрофов.

Используя групповой анализ наземных разрастаний, можно судить о биологическом благополучии почв по следующим показателям:

1. Полночленность фототрофной микробной ассоциации на поверхности почвы с наличием всех эколого-морфологических групп фототрофов: одноклеточные зеленые и желтозеленые водоросли, нитчатые зеленые и желтозеленые водоросли, диатомеи, безгетероцистные и гетероцистные цианобактерии.
2. Относительно равномерное процентное соотношение различных группировок.
3. Видовое разнообразие, которое легко установить по форме клеток любому специалисту – ботанику, микробиологу, почвоведу, агроному.

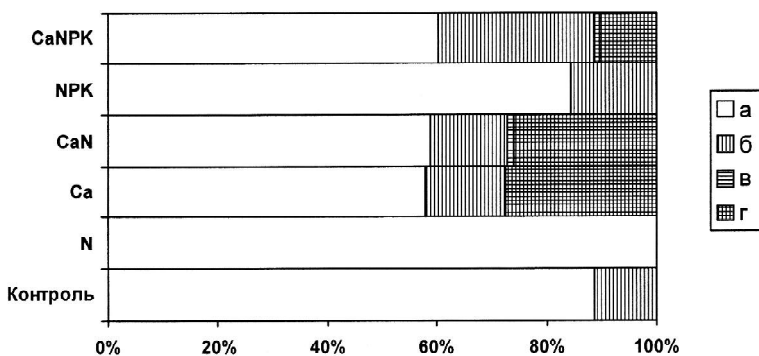


Рис. 5. Групповой состав фототрофных микроорганизмов при «цветении» почвы на 30-летнем стационаре (% от численности клеток).

Условные обозначения: а – одноклеточные зеленые водоросли, б – нитчатые зеленые, в – диатомеи, г – цианобактерии.

Почву, на поверхности которой в конце вегетационного сезона развиваются подобные ФМС, можно считать пребывающей в состоянии, которое в современной прикладной экологии оценивается как «норма» (рис. 6).

О надвигающемся биологическом неблагополучии почвы свидетельствует тот факт, что в составе ФМС начинает явно доминировать какая-то группировка, причем в любой срок наблюдения именно эта группировка остается преобладающей. Можно предполагать, что почва вступает в зону «риска».

Исчезновение из наземных ФМС азотфиксирующих цианобактерий, важнейшей группы для природного азотного баланса почвы, – признак надвигающегося «кризиса».

Унификация видового состава сообщества на уровне немногих видов одноклеточных зеленых водорослей – показатель накопления почвой фитотоксических свойств, делающих ее непригодной для высшего растения, т.е. явное состояние «катастрофы».

При техногенном загрязнении почвы поллютанты естественной природы и искусственно синтезированные также изменяют структуру фототрофных микробных сообществ. Исследования, проведенные нами в природных условиях с имеющимся уровнем загрязнения, а также с искусственно внесенными загрязняющими веществами, показывают, что происходит цианофикация альгоценозов. Для иллюстрации заявленного положения приводим несколько примеров опытов, проведенных нами в последние пять лет и связанные в первую очередь с действием таких поллютантов, которые потенциально могут оказаться в почве в результате деятельности объектов по хранению и уничтожению химического

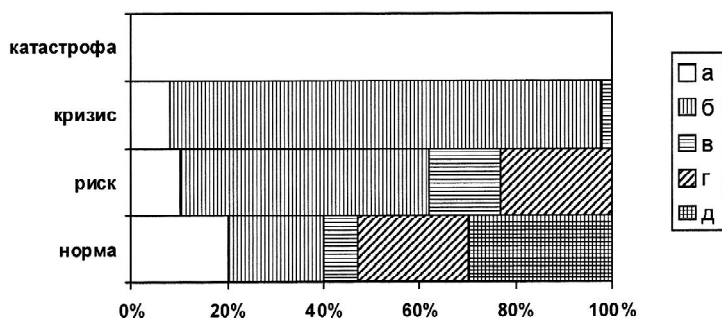


Рис. 6. Индикаторная шкала оценки биологического состояния почвы по ее «цветению».

Условные обозначения: а – одноклеточные зеленые и желтозеленые водоросли, б – нитчатые зеленые и желтозеленые водоросли, в – диатомеи, г – безгетероцистные цианобактерии, д – гетероцистные цианобактерии.

оружия. Так, например, было установлено, что накопление мышьяка в почве вызывает резкие изменения в структуре сообщества (табл. 2).

Таблица 2

**Влияние мышьяка на структуру фототрофных микробных сообществ
подзолистой почвы, %**

Концентрация мышьяка, ПДК	Водоросли	Цианобактерии
Контроль (0.05 ПДК)	100	0
10 ПДК	100	0
17 ПДК	100	0
35 ПДК	7.5	92.5

В результате ликвидации химического оружия в окружающей среде вблизи мест уничтожения боеприпасов могут оказаться такие формы техногенного фосфора, как метилфосфоновая кислота (МФК) и пиррофосфаты. Проведение прямого микроскопического количественного учета клеток фототрофов также выявило, что доминирующими группировками в загрязненных почвах становятся цианобактерии (табл. 3, 4).

Доза внесения пиррофосфата натрия (расчетная доза – РД) соответствовала уровню его предельного выпадения на поверхность почвы, который рассчитывался, исходя из предположения, что

Таблица 3

**Влияние метилфосфоновой кислоты (МФК)
на структуру фототрофных микробных сообществ
в дерново-подзолистой почве, %**

Вариант	Водоросли	Цианобактерии
Контроль	97.0	3.0
МФК	56.7	43.3

Таблица 4

**Влияние пиррофосфата натрия (ПФН) на изменение структуры
популяций почвенных водорослей, %**

Вариант	Дерново-подзолистая почва		Аллювиальная дерновая почва	
	Водоросли	Цианобактерии	Водоросли	Цианобактерии
Контроль	49.0	51.0	14.0	86.0
1 РД ПФН	14.7	85.3	17.9	82.1
10 РД ПФН	14.2	85.8	8.2	91.8

Примечание: РД – расчетная доза пиррофосфата натрия.

весь фосфор, входящий в состав ФОВ, будет при сжигании продуктов детоксикации выброшен в атмосферу в форме пирофосфата натрия. Расчетные дозы предельного выпадения следующие: для дерново-подзолистой 1 РД составила 4.5 г/м^2 , для аллювиальной дерновой – 5.26 г/м^2 . Опыт был заложен в конце мая и включал три варианта: контроль (без внесения ПФН), внесение 1 РД и 10 РД пирофосфата натрия. Почвенные пробы на количественный учет фототрофов отбирали через 90 дней.

На урбаноземах испытано действие такого соединения, как азид натрия (табл. 5), который используется в сухом виде при производстве взрывчатых веществ. В настоящее время для решения проблемы его конверсии в мирное время пытаются отыскать реальные пути его утилизации, безопасные для окружающей среды: консервация биообъектов в медицинской и ветеринарной вместо формалина (0.3–0.5% -ные растворы); дезинфекция газонов и других городских территорий против яиц гельминтов, распространяемых с экскрементами домашних и бродячих плотоядных.

Таблица 5

**Влияние азид натрия
на структуру фототрофных микробных сообществ в урбаноземе, %**

Вариант	Водоросли	Цианобактерии
Контроль	72.5	27.5
Азид натрия	25.3	84.7

Существенный вклад в загрязнение окружающей среды вносит такой тяжелый металл, как свинец. При анализе результатов по влиянию ацетата свинца на почвенные микробные сообщества (пахотная дерново-подзолистая почва с искусственным внесением солей свинца в возрастающих концентрациях) обнаружено его репрессивное действие на эукариотные водоросли, что особенно ярко проявляется при анализе структуры фототрофных группировок (табл. 6). Синхронно с увеличением содержания Pb в почве увеличивается доля прокариотных фототрофов (ЦБ) в структуре популяций – с 53.9% в контроле до 85.1 при 1200 мг Pb/кг.

Таблица 6

**Изменение структуры фототрофных группировок под влиянием свинца
в дерново-подзолистой пахотной почве, %**

Содержание Pb, мг/кг; ПДК	Водоросли	Цианобактерии
Фоновое (контроль)	46.1	53.9
600 (100 ПДК)	27.7	72.3
1200 (200 ПДК)	14.9	85.1

Таким образом, именно среди цианобактерий следует вести поиск штаммов-ремедиаторов загрязненных почв. Как показывают наши исследования, видами, устойчивыми к различным формам техногенного загрязнения являются *Phormidium autumnale*, *Plectonema boryanum*, *Calothrix elenkinii*, *Trichromus variabilis*, *Cy lindrospermum muscicola*, *Nostoc linckia*.

2.3. Использование микромицетов для индикации загрязнения почвы

Одна из процветающих групп почвенных микроорганизмов – грибы, обилие которых колеблется в широких пределах в зависимости от типа почвы и характера растительных сообществ. В некоторых случаях длина грибного мицелия может достигать нескольких километров на 1 г почвы, а их биомасса – нескольких тонн на 1 га. В грибных популяциях при прямом микроскопическом исследовании невозможно установление видовой и даже родовой принадлежности. Однако очень легко дифференцируются популяции микромицетов, имеющие бесцветный и окрашенный мицелий. Меланизация мицелия рассматривается как один из способов приспособления грибов к экстремальным внешним воздействиям: сильной инсоляции, радиации или накоплению в среде обитания химических соединений, обладающих жестким репрессивным воздействием. Поэтому вполне логично для оценки состояния техногенных территорий использовать микологический анализ почвенных образцов, основанный на анализе структуры грибных популяций.

С этой целью мы предлагаем два подхода: измерение под микроскопом длины окрашенного и бесцветного мицелия или подсчет под микроскопом бесцветных и окрашенных фрагментов грибного мицелия (коэффициент корреляции между показателем фрагментов мицелия и длиной мицелия 0.90) (Кондакова и др., 2008). Исходя из величины коэффициента корреляции, который фактически является свидетельством прямолинейной зависимости между содержанием фрагментов мицелия и его длиной, можно трудоемкий метод измерения длины с помощью окуляр-микрометра заменить на более легкий и экспрессный метод подсчета под микроскопом грибных зачатков для определения степени загрязнения почвы.

Приводим примеры влияния некоторых поллютантов на структуру популяций микромицетов (табл. 7, 8).

В дерново-подзолистой и аллювиальной почвах увеличение доли окрашенных микромицетов наблюдается уже при 1 РД пиррофосфата натрия на 12–13%, при 10 РД – на 18.7 и 20.1% соответ-

Таблица 7

Изменение структуры грибных популяций в почве под влиянием свинца, %

Вариант	Мицелий окрашенный	Мицелий бесцветный
Контроль	47.5	52.5
600 мг Pb/кг	63.8	63.2
1200 мг Pb/кг	73.6	26.4

Таблица 8

Влияние пирофосфата натрия на содержание меланизированных форм в структуре популяций микромицетов, %

Вариант	Подзолистая почва	Дерново-подзолистая почва	Аллювиальная почва
Контроль	80.4	54.8	56.8
1 РД ПФН	80.3	67.0	69.7
10 РД ПФН	88.6	73.5	76.9

ственно; в подзолистой почве, где доля меланизированных форм первоначально велика, этот показатель увеличивается только при 10 РД (на 8.2%). Функция меланиногенеза повышает шансы на выживание в условиях «агрессивной» среды (Лях, 1981).

Определение содержания темноокрашенных грибов фоновых и загрязненных территорий вблизи объекта хранения и уничтожения химического оружия «Марадыковский» выявило следующую картину (рис. 7). В загрязненных почвах представительство темноокрашенных грибов превышает 50%, причем для некоторых почв существенно, достигая 95.7% в аллювиальной дерновой глеевой почве.

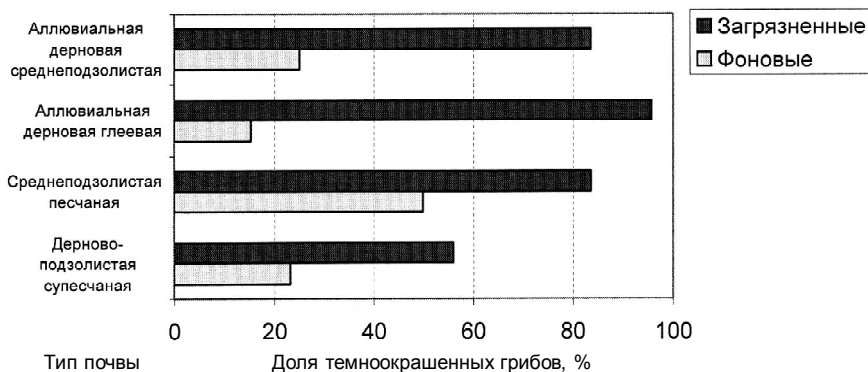


Рис. 7. Соотношение в структуре популяций микромицетов бесцветных и окрашенных форм в загрязненных и фоновых почвах.

Таким образом, использование трофически противоположных групп микроорганизмов – цианобактерий с их фотолитотрофией и микромицетов – активнейших деструкторов органического вещества позволяет до применения дорогостоящих химических анализов дать предварительную оценку степени загрязнения окружающей среды.

2.4. Применение тетразольно-топографического метода определения дегидрогеназной активности цианобактерий в загрязненных средах

Цель данной работы – проверить возможность использования цианобактерий (ЦБ) в качестве организмов-биотестеров на воздействие ксенобиотиков различной химической природы.

Среди фототрофных микроорганизмов эукариотные зеленые водоросли *Chlorella vulgaris* и *Scenedesmus quadricauda* входят в перечень организмов, включенных в гостированные методики, связанные с определением уровня загрязнения окружающей среды. В то же время, на наш взгляд, эти водоросли не относятся к идеальным представителям организмов-биотестеров. Среди их недостатков в этом плане можно перечислить следующие: хлорелла, например, является одним из наиболее устойчивых в экологическом плане микрофототрофов, выдерживая значительный уровень загрязнения почвы и воды нитратами, ТМ, микотоксинами. Именно представители данного вида одними из первых поселяются на техногенных пустошах, вулканическом пепле и последними в ходе сукцессий выбиваются из фототрофных сообществ при действии загрязняющих веществ (Штина, Голлербах, 1976; Домрачева и др., 1992). Сценедесмус – организм, имеющий сравнительно узкий ареал, капризный в культивировании и кажется совсем случайным объектом, взятым для биотестирования.

Среди фототрофных микроорганизмов цианобактерии (прокариотные синезеленые водоросли-цианобактерии) занимают особое место. Именно они обладают наивысшим биотическим потенциалом, в массе развиваясь и в почве, и в воде. Среди них встречаются как особо стойкие, так и наиболее чувствительные к внешним воздействиям штаммы. Их сравнительно легко выделить в альгологически чистую культуру из окружающей среды, так как многие виды фактически являются монодоминантными культурами при «цветении» воды и почвы. С ними проще работать, чем с другими прокариотами вследствие естественной окраски и более крупных размеров, и проще, чем с водорослями, так как они не имеют целлюлозной клеточной стенки и обладают гораздо большим разнообразием путей метаболизма.

В данной работе использовали штаммы цианобактерий из коллекции фототрофных микроорганизмов кафедры ботаники, физиологии растений и микробиологии Вятской ГСХА. Среди цианобактерий, используемых в данном исследовании, было три вида ностока и один – микрохеты. Приводим краткую характеристику видов, согласно определителю М.М. Голлербаха и др. (1953).

***Nostoc paludosum* Kutz, № 18.** Колонии микроскопические, мелкие или едва заметные простым глазом, до 0.5 мм в поперечнике, слизистые, без крепкого перидерма, синезеленой или желтоватой окраски. Трихомы рыхлолежащие, бледносинезеленые, (2.5) 3.0–3.5 (4.0–4.5) мкм ширины. Клетки боченкообразные, реже – эллипсоидные, 4.6 мкм ширины. Споры эллипсоидные, реже – почти шаровидные, 4.0–4.5 (6) мкм ширины и 6–8 (9) мкм длины, с гладкой бесцветной или слегка коричневой оболочкой.

Данный штамм изолирован Г.Н. Перминовой из дерново-подзолистой почвы на целинном участке опытного поля ВГСХА.

***Nostoc linckia* (Roth.) Born. et Flah., № 271.** Колонии сначала шаровидные, потом неправильно распростертые, слизистые, синевато-зеленой, грязно-зеленой или коричневой окраски. Влагалища бесцветные, ясно заметные только на периферии колоний. Трихомы сильно извитые, густо переплетающиеся, бледно синезеленые, 3.5–4 (4.7) мкм в ширину. Клетки боченкообразные, длина их несколько меньше или больше ширины, 6–7 мкм ширины и 7–8 мкм длины, с гладкой коричневой или, очень редко, бесцветной оболочкой.

Выделение штамма в чистую культуру провела А.Л. Ковина из дерново-подзолистой почвы Учхоза ВГСХА.

***Nostoc muscorum* (Ag.), № 13.** Колонии сначала шаровидные, потом плоско распространенные, 2–5 см в поперечнике. Влагалища хорошо заметны только на периферии, желтокоричневые. Трихомы тесно переплетающиеся, 3–4 (5) мкм ширины. Клетки коротко боченкообразные или цилиндрические, иногда длина их до двух раз превышает ширину. Гетероцисты почти шаровидные, 6–7 мкм в диаметре. Споры удлинённые, 4–8 мкм ширины и 8–12 мкм длины, с гладкой желтой оболочкой.

Оригинатор вида – А.Н. Третьякова (из черноземов Курской области).

***Microchaete tenera* Thur, № 265.** Нити различно изогнуты, 6–8.5 мкм ширины и до 1 мм длиной, одиночные или соединенные в небольшие группы. Влагалища гомогенные, тонкие, бесцветные. Трихомы 4–6 мкм ширины. Клетки у основания нитей прямоугольно-цилиндрические, без перетяжек у поперечных перегородок, на вершинах нитей сильно укорачивающиеся, более или менее боченкообразные, прешнурованные у поперечных перегородок.

Гетероцисты базальные и интеркалярные, такой же ширины, как и прилежащие к ним вегетативные клетки. Споры цилиндрические, 6–7.5 мкм ширины и 13–17 мкм длиной, с коричневой оболочкой, одиночные или по две рядом.

Вид выделен А.Л. Ковиной из паркового газона г. Киров.

В музейной культуре цианобактерии поддерживаются на агаризованной среде Громова № 6 без азота. Для экспериментальной работы, как правило, их культивируют в люминостатах при 8–10-часовом дополнительном освещении в конических колбах Эрленмейера объемом 500 мл в жидкой безазотистой среде Громова № 6. Доказано, что наивысшая жизненная активность ЦБ характерна для 4–8-недельных культур. В этот период популяции ЦБ находятся в логарифмической (экспоненциальной) фазе развития, имеют минимальную численность отмерших клеток, в среде еще не накапливаются метаболиты, вызывающие аутоингибирование культуры. Использование безазотистой среды связано с тем, что все испытываемые штаммы ЦБ являются азотфиксаторами и не нуждаются для своей жизни в связанных соединениях азота.

Для определения уровня токсического воздействия на ЦБ ксенобактериов мы применяли модификацию тетразолю-топографического метода определения дегидрогеназной активности живых клеток. При этом в качестве субстрата использованы бесцветные соли тетразолия, в частности 2,3,5-трифенилтетразолий хлорид (ТТХ), который, акцептируя мобилизованный дегидрогеназой водород, превращается в 2,3,5-трифенилформаза (ТФФ), имеющий красную или малиновую окраску (Хазиев, 2005).

При количественном определении дегидрогеназной активности, например, почвенной вытяжки, количество формаза измеряют колориметрически. В случае выявления жизнеспособности семян подсчитывают процент окрашенных зародышей. В свое время жизнеспособность клеток ЦБ при выращивании их на средах с антибиотиками определяли под микроскопом по наличию в клетках малиновых кристаллов формаза (Калинин, 1995).

Именно эту методику мы положили в основу нашей работы по установлению уровня токсичности сред с помощью ЦБ, внося существенные дополнения и изменения, связанные с предварительной подготовкой культур, унификацией микроскопических измерений, определением титра клеток, при котором культура наиболее чувствительна к токсиканту и т.п.

Наша методика включала следующие этапы работы:

1. Подготовительный этап сводился к наращиванию необходимой биомассы ЦБ путем внесения инокулята в стерильную питательную среду с последующей экспозицией в люминостате.

2. Для работы с токсикантами образовавшуюся биопленку ЦБ разбивали на гомогенизаторе Homogenizer type 302 (9000 оборотов в минуту), так как в жидкой среде все испытанные штаммы по мере роста приобретают текстуру в виде псевдоткани, состоящей из переплетенных трихомов и нитей. Работа с ненарушенной биопленкой очень затруднена, так как доступ токсикантов к отдельным клеткам неравномерный, кроме того, при микроскопировании мазков невозможен просмотр препарата в одной плоскости. Мы выбрали такой режим гомогенизации, при котором разрушалась перидерма трихомов, достигался выход отдельных нитей, но не повреждались отдельные клетки.

3. В приготовленной суспензии подсчитывали титр клеток и, в случае необходимости, разбавляли дистиллированной водой до нужной концентрации.

4. Полученную однородную суспензию подвергали центрифугированию на центрифуге High speed centrifuge type 310 в том объеме культуры, который в дальнейшем использовался для закладки одного варианта опыта.

5. Среда, в которой выращивали ЦБ, сливалась после центрифугирования, и концентрат клеток помещали в испытуемый токсикант в те емкости (колбы или пенициллиновые пузырьки), в которых проводили дальнейшую экспозицию с токсикантом.

6. Экспозиция культур на свету продолжалась в течение 19–20 ч, затем несколько раз проводили отмывку культуры ЦБ от токсиканта путем центрифугирования или дистиллированной водой, или средой Громова в зависимости от цели опыта.

7. В оставшуюся после промывания массу цианей добавляли 0.075%-ный раствор ТТХ и выдерживали 3 ч.

8. Готовили мазки на предметных стеклах (трехкратная повторность из каждого варианта) и с помощью иммерсионного микроскопа просматривали не менее 500 клеток в каждой повторности, дифференцируя клетки с ярко-красными кристаллами формазана внутри (считая их жизнеспособными с выраженной дегидрогеназной активностью) и клетки без кристаллов (считая их неактивными и нежизнеспособными).

В ходе эксперимента на токсичность в водном растворе испытывали соли свинца (Pb), мышьяка (As), метилфосфоновой кислоты (МФК) и модельные токсиканты – соли кадмия (Cd) и хрома (Cr).

Результаты и обсуждение. *Влияние свинца на жизнеспособность клеток Nostoc paludosum.* В данном опыте токсикант (ацетат свинца) вносился непосредственно в среду Громова, в которой популяция отмывалась после центрифугирования. Выбранные концентрации соответствовали 100, 1000, 100000 и 200000 ПДК (30,

300, 30000, 60000 мг/л) по свинцу для водной среды. В ходе экспозиции культуры в течение 20 ч уже визуальный осмотр контрольных и опытных колб показал резкое различие в окраске растворов. Так, в контрольном варианте и при 100 ПДК окраска была ярко-красной, 1000 ПДК – розовая, 100000 ПДК – бледно-розовая и при 200000 ПДК – полное отсутствие окраски. Данные внешнего осмотра полностью соответствуют результатам микроскопического исследования, которые приведены в табл. 9.

Как видно из табл. 9, повышение концентрации Pb приводит к резкому снижению дегидрогеназной активности клеток. Замена при отмывании и экспозиции питательной среды Громова дистиллированной водой понижала устойчивость клеток к токсиканту (табл. 10).

Сравнение результатов, приведенных в табл. 9 и 10, показывает, что клетки популяции ЦБ в том случае, когда экспозиция происходит не в питательной среде, а в дистиллированной воде, более чувствительны к действию токсиканта. Поэтому при диагностике загрязнения природных сред (почвенной вытяжки, воды) желательно использовать воду для отмывания при центрифугировании и экспозиции выбранного титра клеток. Данный показатель (титр клеток) также играет существенную роль в чувствительности клеток к токсиканту, что было выявлено при действии одной и той же концентрации свинца на популяцию *N. paludosum* с разным титром (табл. 11).

Плотность популяции – существенный фактор, обеспечивающий ее устойчивость во внешней среде. Это может быть связано с экссудацией слизистых метаболитов, которые являются одним из механизмов удержания и обезвреживания токсикантов. Поэтому в целях повышения чувствительности популяции

Таблица 9
Влияние свинца на жизнеспособность клеток *Nostoc paludosum* при экспозиции в среде Громова, %

Вариант, ПДК	Клетки	
	с кристаллами	без кристаллов
Контроль	98.09±0.62	1.90
100	95.79±0.91	4.21
1000	82.08±7.05	17.92
100000	5.99±1.9	94.01
200000	3.35±1.9	96.65

Таблица 10
Влияние свинца на жизнеспособность клеток *Nostoc paludosum* при экспозиции в дистиллированной воде, %

Вариант, ПДК	Клетки	
	с кристаллами	без кристаллов
Контроль	91.47±1.5	8.54
100	88.2±3.16	11.8
1000	18.45±4.59	81.55
10000	17.07±6.74	82.92
50000	11.12±1.6	88.87
100000	4.93±0.34	95.06

ЦБ в качестве организмов-биотестов необходимо дополнительно к экспозиции в воде использовать существенные разбавления гомогенизированной популяции не менее, чем в 100 раз, добиваясь плотности клеток в пределах 1–2 млн./мл.

Влияние мышьяка на жизнеспособность клеток *Nostoc paludosum*.

В данной серии опытов в качестве токсиканта использовался хлорид мышьяка. Соединения мышьяка являются продуктами разложения таких видов химического оружия, как люизит и двойные иприт-люизитные смеси, которые потенциально могут оказаться в почве в ходе эксплуатации объектов хранения и уничтожения химического оружия. Выявлена тенденция снижения жизнеспособности клеток по мере увеличения концентрации мышьяка (табл. 12).

При концентрации As 0.1 мг/мл клетки ЦБ полностью утрачивают дегидрогеназную активность. Таким образом, *N. paludosum* может быть использован в качестве тест-организма на наличие данного поллютанта в окружающей среде.

Влияние метилфосфоновой кислоты (МФК) на жизнеспособность клеток *Nostoc paludosum*. МФК является одним из продуктов разложения химического оружия, содержащего фосфорорганические компоненты. Опыты, проведенные с данной культурой ЦБ при экспозиции клеток с токсикантом в среде Громова и дистиллированной воде, выявили такую же тенденцию, как

Таблица 11
Влияние титра клеток *Nostoc paludosum* на выживаемость в растворе ацетата свинца (100 ПДК Pb), %

Титр клеток/мл	Клетки	
	с кристаллами	без кристаллов
$2.21 \cdot 10^8$	88.2±3.16	11.8
$2.21 \cdot 10^7$	44.55±2.1	55.44
$4.42 \cdot 10^6$	21.6±3.7	78.37
$2.21 \cdot 10^6$	11.17±0.18	88.83

Таблица 12
Влияние мышьяка на жизнеспособность клеток *Nostoc paludosum*, %

Вариант (As, мг/мл)	Клетки	
	с кристаллами	без кристаллов
Контроль (вода дистиллированная)	93.93±93	6.07
10^{-4}	94.59±2.05	5.41
10^{-3}	95.43±4.8	4.57
10^{-2}	25.48±7.31	74.52
10^{-1}	0	100

Таблица 13
Влияние МФК на гибель клеток *Nostoc paludosum* при экспозиции в среде Громова и воде, %

Вариант (МФК, моль/л)	Среда Громова	Дистиллированная вода
Контроль	0.96	24.8
10^{-4}	1.61	30.6
10^{-3}	90.03	97.6
10^{-2}	100	100

и по свинцу: жизнеспособность клеток существенно выше с использованием питательной среды и, наоборот, повышается процент нежизнеспособных клеток при их экспозиции с токсикантом в воде (табл. 13).

На выживаемость клеток в растворе МФК оказывает влияние и титр клеток – устойчивость популяции падает с понижением плотности клеток (табл. 14).

Влияние МФК на жизнеспособность различных видов цианобактерий. Следующая серия опытов связана с выявлением наиболее чувствительных видов цианобактерий к МФК. Характеристика испытуемых штаммов была приведена выше. Результаты тетразолю-топографического метода определения жизнеспособности клеток приведены в табл. 15.

Исходя из полученных результатов, шкала толерантности испытанных видов колеблется в пределах 20% выживаемости. Для МФК наиболее чувствительным видом оказалась *M. tenera*, а наиболее стойким – *N. paludosum*. Два других вида ностока занимают место между этими полюсами и обладают практически одинаковой стойкостью к МФК.

Таким образом, любой из четырех штаммов ЦБ может быть использован в биотестировании с применением тетразолю-топографического метода (Ашихмина и др., 2007; Домрачева и др., 2007).

В частности данный метод применили для биотестирования проб снеговой воды и почвенных вытяжек, отобранных в точках экологического мониторинга вблизи объекта уничтожения химоружия «Марадыковский» Кировской области. Программа экологического мониторинга ОХУХО включает 155 точек контроля и мониторинга, из них 53 входят в санитарно-защитную зону объекта на территории радиусом 2 км. Результаты биотестирования приведены в табл. 16.

Сравнение полученных данных по культуре

Таблица 14
Влияние титра *Nostoc paludosum* на выживаемость популяции в растворе МФК с концентрацией $1 \cdot 10^{-4}$ моль/л, %

Титр <i>N. paludosum</i> , кл./мл	Клетки	
	жизнеспособные	нежизнеспособные
$2.21 \cdot 10^8$	98.39±1.29	1.61
$2.21 \cdot 10^7$	91.7±2.14	7.15
$4.42 \cdot 10^6$	88.41±3.17	11.59
$2.21 \cdot 10^6$	70.04±16.4	29.96

Таблица 15
Влияние МФК ($1 \cdot 10^{-3}$ моль/л) на жизнеспособность клеток различных видов цианобактерий, %

Вид цианобактерий	Клетки	
	с кристаллами	без кристаллов
<i>Nostoc paludosum</i>	91.56±2.07	8.44
<i>Nostoc linckia</i>	79.27±2.54	20.73
<i>Nostoc muscorum</i>	78.65±12.4	21.35
<i>Microchaete tenera</i>	70.5±6.0	29.50

ЦБ с результатами биотестирования по гостированным методикам с использованием дафний, инфузорий и хлореллы показали большую чувствительность цианобактерий. При цианобактериальном анализе отмечена слабая токсичность снеговой воды и почвенной вытяжки в трех точках (34, 37, 40), тогда как биотесты с «официальными» организмами выявили умеренную токсичность снеговой воды в точках 34 и 40 только по реакции инфузорий и полную нечувствительность хлореллы и дафний. Следовательно, ЦБ могут быть существенным дополнением к сертифицированным методикам при биотестировании объектов окружающей среды на различные виды загрязнений. Мы считаем, что предложенный нами тетразольно-топографический метод определения дегидрогеназной активности в клетках цианобактерий может успешно функционировать в системе биологического мониторинга окружающей среды.

Таблица 16

**Жизнеспособность клеток
Nostoc paludosum
в тестируемых объектах, %**

Объект	Клетки	
	с кристаллами	без кристаллов
Дистиллированная вода	83.86±1.73	16.14
Снеговая вода		
Точка 34	49.23±4.24	50.77
Точка 37	59.25±1.63	40.75
Точка 40	77.01±3.48	22.99
Почвенная вытяжка		
Точка 17	73.17±3.42	26.83
Точка 18	78.7±8.79	21.3
Точка 27	82.17±3.37	17.83
Точка 40	64.67±1.43	35.33

2.5. Индикация состояния среды по пыльце древесных и травянистых растений

В настоящее время установлено, что изменения среды, происходящие на протяжении последних десятилетий, приводят к изменению пыльцы растений на генетическом уровне. В условиях аэрогенного загрязнения увеличивается морфологическая разнокачественность пыльцы, происходит снижение ее фертильности, изменяются размеры (Бессонова, 1992; Николаевская, 1997; Кондакова и др., 2004; Третьякова, Носкова, 2004; Голованова и др., 2006). Загрязнение окружающей среды вызывает изменения в оболочке пыльцевого зерна. Это касается таких признаков, как число борозд, пор, появление или исчезновение бугорков или шипов на поверхности зерна, нарушение симметрии. Разные виды растений неодинаково реагируют на загрязнение окружающей среды. Вы-

явление видов, чувствительных к загрязнению по признаку морфологической изменчивости, – важное направление современных палинологических исследований.

В период с 1998 по 2008 г. проведены исследования состояния пыльцы ряда древесных и травянистых растений, произрастающих на участках с разной интенсивностью аэрогенного загрязнения. Опытные участки находились в черте городов Киров, Кирово-Чепецк, окрестностях пос. Марадыковский Оричевского р-на Кировской области. Контрольные участки располагались в непромышленных районах (Белохолуницкий, пос. Дубровка; Богородский, пос. Богородское; ГПЗ «Нургуш»).

Изучались растения: сосна обыкновенная – *Pinus sylvestris* L., лиственница сибирская – *Larix sibirica* Ledeb., береза бородавчатая – *Betula pendula* Roth., липа мелколистная – *Tilia cordata* Mill., яблоня домашняя – *Malus domestica* Borkh., клен остролистный – *Acer platanoides* L., тополь бальзамический – *Populus balsamifera* L., рябина обыкновенная – *Sorbus aucuparia* L., карагана древовидная – *Caragana arborescens* Lam., сирень обыкновенная – *Syringa vulgaris* L., черемуха обыкновенная – *Padus racemosa* (Lam) Gibb, таволга вязолистная – *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim, валериана лекарственная – *Valeriana officinalis* L., вероника длиннолистная – *Veronica longifolia* L., зверобой продырявленный – *Hypericum perforatum* L., тысячелистник обыкновенный – *Achillea millefolium* L.

Пыльцу для анализа собирали в период массового цветения. Для определения фертильности пыльцы использовался йодный метод, в основе которого лежит определение крахмала при помощи йодной реакции. Фертильные (нормальные) пыльцевые зерна интенсивно окрашиваются, имеют одинаковые размеры и правильную форму, свойственную виду растения. Окраска зерен может быть темно-синей, желтой, оранжевой или бурой. Стерильные (абортивные) пыльцевые зерна остаются неокрашенными или окрашенными очень слабо. Кроме интенсивности окраски стерильные пыльцевые зерна характеризуются изменением размеров и неправильной формой. На препарате по нескольким полям зрения подсчитывается количество нормальных и абортивных пыльцевых зерен (не менее 200 в каждой пробе). Изменение пыльцы проводилось с помощью окулярного микрометра. Данные измерений и счета обрабатывались статистически (Вольф, 1966).

Изучение параметров морфологической изменчивости пыльцы растений показало, что в условиях загрязнения среды доброкачественность пыльцы по сравнению с контролем снижается. Существенно возрастает стерильность пыльцы у видов: сосна обыкновенная до – 43.4%, лиственница сибирская – 50.9, яблоня до

машняя – 67.2, береза бородавчатая – 32, черемуха обыкновенная – 37.2, сирень обыкновенная – 25.5% (табл. 17). В контрольных пробах показатели стерильности пыльцы данных видов не превышали 6%. Так, в черте г. Кирово-Чепецк процент доброкачественной пыльцы *Pinus sylvestris* за три года наблюдений (2004–2006 гг.) составлял 40–56%. В контроле этот показатель равнялся 95–97%. Одной из причин высокой чувствительности хвойных растений к аэрогенному загрязнению является длительность развития мужского гаметофита. Процесс формирования пыльцевых зерен продолжается около десяти месяцев, при этом наиболее длительная ранняя стадия характеризуется особо высокой чувствительностью. У большинства исследованных видов растений с опытных участков наблюдалось уменьшение размеров пыльцевых зерен, что является реакцией на техногенное загрязнение. Например, пыльца березы бородавчатой в г. Кирово-Чепецк имела размер 10.22 ± 0.09 , а в контроле – 12.62 ± 0.15 .

На участках экологического мониторинга объекта хранения и уничтожения химического оружия (ОХУХО) «Марадьковский» в 2007 г. процент доброкачественной пыльцы сосны обыкновенной составлял 89.8–55%. В контроле этот показатель равнялся 97–95%. Наиболее высокий процент нормальных пыльцевых зерен сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. – 89.8–80% отмечен для участков экологического мониторинга № 25, 28, 30–31, 63, 65, наиболее низкий – 59.6–55% – для участков № 19/1, 16–17, 56, 57.

Анализ пыльцы березы бородавчатой *Betula pendula* Roth. показал более высокий процент доброкачественной пыльцы на всех исследуемых участках мониторинга – 98.8–84.9%. Данный показатель близок к контролю (98–94%).

На ряде участков, где произрастали оба из исследуемых видов, отмечена сходная реакция живых клеток пыльцы на состояние среды. Процент нормальных пыльцевых зерен *Pinus sylvestris* и *Betula pendula* составлял соответственно 82.9 и 95.5% (участок № 28); 89.8 и 97.5 (участок № 63); 82.4 и 91% (участок № 65). На участках производственного мониторинга ОХУХО доля доброкачественной пыльцы *Pinus sylvestris* составляла 89.8–53.9%, *Betula pendula* – 99.7–89.4%.

Анализ пыльцы на участках мониторинга ОХУХО в 2008 г. показал высокий процент абортивности пыльцы сосны обыкновенной. На рис. 8 приведена карта-схема расположения пробных площадок с отражением уровня абортивности пыльцы сосны обыкновенной.

Высокий уровень абортивности пыльцы сосны говорит о значительной степени антропогенного воздействия на данной территории, однако при этом корреляции абортивности с расстоянием

Таблица 17

Палинологический анализ древесных растений

Растения	Опытные участки						Контрольные участки									
	Общее число обследованных пыльцевых зерен, шт.		Нормальные пыльцевые зерна		Абортивные пыльцевые зерна		Общее число обследованных пыльцевых зерен, шт.		Поселок Богородское		Общее число обследованных пыльцевых зерен, шт.		Поселок Дубровка			
	число	%	число	%	число	%	число	%	число	%	число	%	число	%		
															число	%
Яблоня домашняя	2188	718	32.8	1470	67.2	1154	1134	98.3	20	1.7	1266	1223	96.6	43	3.4	
Лиственница сибирская	2135	1048	49.1	1089	50.9	1184	1142	96.5	42	3.5	2120	2075	97.9	45	2.1	
Сосна обыкновенная	2298	1302	56.6	996	43.4	2411	2304	95.6	99	4.4	2197	2156	98.1	41	1.9	
Береза бородавчатая	2104	1430	68	674	32	2500	2389	95.6	111	4.4	2402	2255	94	147	6.0	
Черемуха обыкновенная	1742	1103	63.3	639	36.7	1167	1128	96.7	39	3.3	1280	1229	96	51	4	
Сирень обыкновенная	2098	1559	74.5	536	25.5	—	—	—	—	—	1349	1319	97.8	30	2.2	
Липа мелколистная	2103	1719	81.7	384	18.3	1143	1118	97.8	25	2.2	—	—	—	—	—	
Карагана древовидная	2117	1760	83.1	357	16.9	—	—	—	—	—	1280	1230	96.1	50	3.9	
Клен остролистный	2122	1790	84.4	332	15.6	—	—	—	—	—	1307	1276	97.6	31	2.4	
Рябина обыкновенная	1678	1496	89.2	182	10.8	—	—	—	—	—	1269	1248	98.3	21	1.7	
Тополь бальзамический	1659	1571	94.8	86	5.2	1213	1164	96	49	4	—	—	—	—	—	

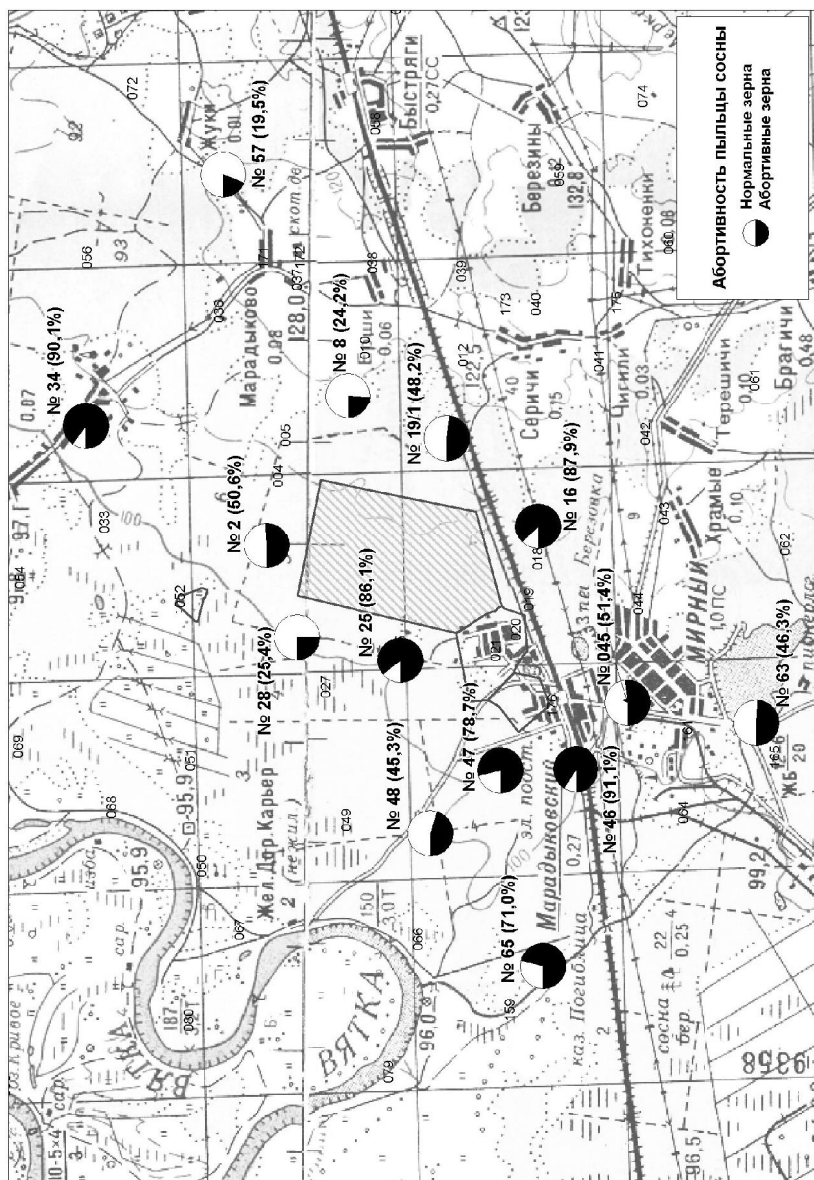


Рис. 8. Абортивность пыльцы сосны обыкновенной вблизи объекта Марадьковский в Кировской области.

Таблица 18

Палинологический анализ травянистых растений

Растения	Район ОХУХО						Контроль						Участок
	Общее число обследованных пыльцевых зерен, шт.		Нормальные пыльцевые зерна		Абортивные пыльцевые зерна		Общее число обследованных пыльцевых зерен, шт.		Нормальные пыльцевые зерна		Абортивные пыльцевые зерна		
	число	%	число	%	число	%	число	%	число	%	число	%	
Таволга вязолистная	2935	1947	66.3	988	33.7	1268	1240	97.8	28	2.2	Поселок Богородское		
Валериана лекарственная	217 1057	188 869	87 82.6	29 188	13 17.4	260	235	90	25	10	Пойма р. Вятка Уржумский район		
Вероника длинноплодная	470 1057	398 869	84.7 82.6	72 188	15.3 17.4	1076	1043	96.9	33	3.1	Поселок Богородское		
Зверобой продырявленный	1682	1443	85.8	239	14.2	217	197	91	20	9	Пойма р. Вятка Уржумский район		
Тысячелистник обыкновенный	539	518	96.1	21	3.9	391	381	97	10	3	Заповедник «Нургуш» Афанасьевский район		
Иван-чай узколистный	208	192	92	16	8	1247	1167	93.6	80	6.4	Поселок Богородское		

от объекта хранения и уничтожения химического оружия не отмечается. По-видимому, наблюдаемые нарушения микроспорогенеза обусловлены влиянием различных источников воздействия: крупного населенного пункта (пгт. Мирный), железнодорожного узла Марадьковский и другими причинами техногенного характера, связанными не только с функционированием объекта по хранению и уничтожению химического оружия.

Доля нормальных пыльцевых зерен березы бородавчатой находится в диапазоне 64–97%, что соответствует допустимым нагрузкам на природную среду.

Сравнение морфометрических показателей пыльцы данных видов указывает на более высокую чувствительность к техногенной нагрузке биоиндикатора-сосны обыкновенной.

Анализ пыльцы травянистых растений позволил выделить виды биоиндикаторов, чувствительные к загрязнению пыльцы (табл. 18). Это таволга вязолистная, валериана лекарственная, вероника длиннолистная, зверобой продырявленный. Так, процент abortивной пыльцы на техногенных и контрольных участках у таволги вязолистной составляет 33.7 и 2.2%, валерианы лекарственной 13–17.4 и 3.1%.

Палинологический анализ чувствительных к техногенной нагрузке видов дает информацию экологического состояния природной среды конкретного объекта.

2.6. *Pinus sylvestris* – биоиндикатор загрязнения воздушной среды

Ареал вида *Pinus sylvestris* охватывает почти весь континент Северной Евразии. *Pinus sylvestris* – признанный биоиндикатор аэрогенного загрязнения окружающей среды. Для оценки загрязненности атмосферы используются следующие параметры сосны: хвоя (хлороз, некроз, продолжительность жизни, размеры), годовой прирост главного побега, генеративные органы (число шишек на деревьях, их размеры, количество нормально развитых семян). Информативными по техногенному загрязнению являются анатомические изменения хвои. Исследования проводились в 1997–2008 гг.

В ходе экспедиционных работ 1997–2001 гг. исследованы морфологические характеристики сосны, в частности – величина годового прироста центрального побега. Исследования проводились на 12 контрольных участках, однородных по освещенности и возрасту деревьев (9–12-летний подрост). Выборка составляла 100–200 деревьев, результаты подвергались статистической обработке.

В подзоне подтаежных лесов были заложены два участка в Малмыжском р-не; в подзоне средней тайги – один участок в Подосиновском р-не; в центральной части области (подзона южной тайги) заложено девять участков. Участки в Малмыжском, Подосиновском районах, а также на территории ГПЗ «Нургуш» (центральная зона области) по величине антропогенной нагрузки отнесены к фоновым. Остальные участки центральной зоны испытывают различное по величине техногенное давление.

Такое расположение участков наблюдения позволило оценить влияние на величину годового прироста сосны а) климатических условий в пределах области и б) уровня загрязнения среды обитания в пределах одной природно-климатической зоны.

Анализ полученных результатов показал следующее:

1. Величина ежегодного прироста сосны на фоновых участках зависит прежде всего от их зонального положения и возраста дерева. Максимальный ежегодный прирост наблюдается в южных районах. В центральной зоне области (ГПЗ «Нургуш») величина прироста в те же годы составила примерно 50%, а на фоновом участке в Подосиновском р-не – около 25% от величины, характерной для южных районов.

2. В период с 1997 по 2000 г. на юге области наблюдалось ежегодное увеличение прироста сосны, которое связано, по-видимому, с климатическим фактором. Устойчивая тенденция увеличения ежегодного прироста в эти же годы отмечается также на фоновом участке «Нургуш» центральной зоны. На фоновом участке севера области (Подосиновский р-н) наблюдались небольшие колебания величины прироста. Таким образом, на фоновых участках в пределах территории Кировской области абсолютная величина прироста центрального побега сосны является, прежде всего, функцией природно-климатических условий произрастания.

3. Контрольные участки в центральной части области расположены в районах со значительными различиями в уровне техногенной нагрузки: ГПЗ «Нургуш» – фоновый уровень, Оричевский р-н (возле Марадыковского арсенала) – средний, в зоне непосредственного влияния промышленных предприятий Киров–Кирово-Чепецкой городской агломерации – максимальный для Кировской области уровень загрязнения среды обитания.

Показано, что прирост сосны на фоновой территории ГПЗ «Нургуш» и на участках в этом районе практически одинаков (в пределах погрешности). Следовательно, имевшийся на территории Оричевского р-на уровень антропогенной нагрузки на эту характеристику фитоиндикатора не влиял.

В зоне Киров–Кирово-Чепецкой промышленной агломерации величина прироста сосны составила в разные годы 25–50% от при-

роста на фоновом участке «Нургуш». Кроме того, в течение 1996–2001 гг. ежегодный прирост сосны в этой зоне оставался величиной практически постоянной и составлял 7–13 см/год. Улучшение погодных условий в период, который стимулировал рост сосны на фоновых участках, в условиях интенсивного загрязнения на величине прироста не сказался.

Таким образом, в пределах одной природно-климатической зоны выявлена существенная зависимость прироста молодых растений сосны обыкновенной от уровня загрязнения атмосферы и комплекса экологических факторов. В зоне высокого химического загрязнения техногенный фактор по своему влиянию на фитоиндикатор превосходит действие климатического фактора и для величины прироста сосны является определяющим.

Полученные данные позволяют сделать следующие выводы: а) величину показателя «прирост сосны» для деревьев одного возраста в условиях Кировской области целесообразно использовать для определения границ зоны влияния наиболее мощного источника химического загрязнения на территории области – зоны влияния Киров–Кирово-Чепецкой промышленной агломерации; б) показатель «прирост сосны» целесообразно использовать для контроля территорий со средним уровнем загрязнения, где по различным причинам возможны значительные колебания в уровне загрязнения воздушной среды.

В ходе экспериментальных исследований в период 2001–2008 гг. проведены морфологические и анатомические исследования состояния хвои обыкновенной. Техногенная зона – г. Киров и его окрестности, район ОХУХО «Марадыковский». Фоновая территория – ГПЗ «Нургуш» и пос. Сосновка Белохолуницкого р-на Кировской области.

Известно, что основным диагностическим признаком повреждения сосны от атмосферного загрязнения являются хлорозы и некрозы. Отмечается возрастная чувствительность листьев: наименьшую реакцию на загрязнение имеет растущая хвоя, наибольшую – полностью закончившая рост. У *Pinus sylvestris* хлорозы желтоватого, желтого и оранжево-бурого цветов в виде точек, поясков, пятен неправильной формы и сплошных участков, охватывающих преимущественно верхнюю часть хвоинок. Первые визуально наблюдаемые сигналы неблагополучия – пожелтение или побурение кончиков старых хвоинок и некоторое снижение продолжительности жизни хвои. С усилением интенсивности загрязнения воздуха происходит более широкое распространение хлорозов и появление некрозов. Некрозы начинаются с кончика хвоинки и распространяются к основанию. Наиболее интенсивное некротирование и опадение хвои происходит в начале весны при

переходе от отрицательных к положительным температурам. В период активного роста хвои некрозы обычно не возникают, растущая хвоя повреждается лишь при концентрациях двуокиси серы, в десятки раз превышающих ПДК. Начало острых повреждений происходит достаточно быстро: через несколько часов после газовых атак появляются хлорозы, через сутки-трое развиваются некрозы (Добровольский, Никитин, 1986).

Мониторинговые исследования состояния хвои *Pinus sylvestris* в г. Киров показали, что наибольшее проявление хлороза и некроза наблюдается на участках с повышенной техногенной нагрузкой.

Так, процент хвои с хлорозом и некрозом с деревьев, произрастающих на ул. Ленина (район Зонального института), составлял 25.5%. В пробах хвои, собранных на Октябрьском проспекте (район цирка), – 24.3; ул. Красноармейской (областная больница) – 20.1%. В пробах с территории пос. Порошино (12 км от г. Киров) данный показатель равнялся 15.7%. Повреждение некрозом кончиков хвои также увеличивается с усилением техногенной нагрузки: в г. Киров 11.9–16.9% хвоинок имели некрозы кончика листа, в контроле – только 2.4%. Реакция хвои на техногенное воздействие проявляется и в размерах хвои. В контроле средняя длина хвои составляла 56.3 мм, в г. Киров – 39.1–43.4 мм.

В анатомической структуре хвои с территории города по сравнению с контролем отмечается утолщение клеточных стенок эпидермиса, гиподермы, что является защитной реакцией на действие загрязнителей. Изменяются соотношения размера ассимиляционной и трансфузионной тканей.

Индекс продолжительности жизни хвои в условиях городской среды составлял 2.3–2.9, в контроле – 3.6.

Показателями уровня техногенной нагрузки могут быть: процент хвои, поврежденной хлорозом и некрозом; размеры листа; изменения в анатомической структуре хвои; продолжительность жизни хвои.

2.7. Биотестирование с помощью тест-культуры *Chlorella vulgaris* Beijer

В методике определения острой токсичности проб поверхностных пресных, грунтовых, питьевых, сточных вод, водных вытяжек из почвы, осадков сточных вод и отходов по изменению оптической плотности в качестве тест-организма используется термофильный штамм одноклеточной зеленой протокочковой водоросли хлореллы (*Chlorella vulgaris* Beijer).

Хлорелла была описана в 1890 г. датским ученым М.У. Бейерингом. Свое название она получила благодаря греческому корню «chloros», что значит желто-зеленый, а латинское окончание – ella – означает «маленький». Хлорелла встречается повсеместно: в составе фитопланктона рек, озер, прудов, в почве. Клетки у хлореллы шаровидные или эллиптические, диаметром 2–10 мкм, с тонкой оболочкой без слизи, одним или двумя ядрами и одним чашеобразным хлоропластом, содержащим пигменты хлорофилл и каротин. Размножение бесполое – автоспорами, образующимися в результате деления содержимого материнской клетки. Количество автоспор от двух до 32 в зависимости от условий выращивания. В условиях интенсивной культуры (оптимальный температурный режим, освещение, питательная среда) хлорелла способна к активному размножению (четыре-шесть делений в сутки) и устойчива к микробному загрязнению.

В силу своих физиологических особенностей (наличие чувствительной пигментной системы) одноклеточные водоросли обладают большой отзывчивостью на присутствие токсикантов. Короткий цикл развития позволяет проследить на нескольких поколениях действие токсических веществ. Поэтому одноклеточные водоросли используются для биотестирования широкого класса веществ (тяжелые металлы, хлор, фосфорорганические соединения, ПАВ) сточных вод, загрязненных природных вод и грунтов. Для биотестирования водной среды с использованием *Chlorella vulgaris* предложены тест-реакции, основанные на изменении показателей выживаемости, численности, содержания хлорофилла в клетках при культивировании на питательных средах в течение 24 ч (Мелехова и др., 2007).

Метод биотестирования по выживаемости *Chlorella vulgaris* в загрязненном водоеме включен в Международные стандарты ИСО 14000 (Пашков, 1997).

Лабораторией биомониторинга и биотестирования Регионального центра государственного экологического контроля и мониторинга комплекса объектов хранения и уничтожения химического оружия по Кировской области используется методика для определения токсичности проб поверхностных, грунтовых, питьевых, сточных вод, водных вытяжек из почвы, осадков сточных вод и отходов по изменению оптической плотности тест-культуры водоросли хлорелла *Chlorella vulgaris* ФР.1.39.2004.01143, ПНД Ф Т 14.1:2:3:4.10-04/16.1:2.3:3.7-04 (ред. 2007 г.), разработанная сотрудниками Красноярского государственного университета и допущенная для целей государственного экологического контроля.

Методика основана на регистрации различий в оптической плотности тест-культуры водоросли хлорелла, выращенной на сре-

де, не содержащей токсических веществ (контроль), и тестируемых проб воды (водных вытяжек), в которых эти вещества могут присутствовать.

Критерием токсичности воды является снижение на 20% (подавление роста) или увеличение на 30% (стимуляция роста) величины оптической плотности культуры водоросли, выращиваемой в течение 22 ч в культиваторе. Используемые для суточного выращивания культиваторы (КВ-05) и 22-часовой экспозиции (КВМ-05), а также среда Тамия создают оптимальные условия для интенсивного роста культуры.

Качество исследуемых проб устанавливается по разбавлению, при котором рассчитанный процент отклонения величины оптической плотности по сравнению с контролем оказался выше критерия токсичности (табл. 19).

С помощью этого токсикологического метода были проанализированы пробы воды 11 объектов: участок р. Вятка от дер. Тиваненки Оричевского р-на до дер. Шестаковы Котельничского р-на, ее притоки первого порядка – рек Молома, Большая Холуница, Погиблица, Истобница, притоки второго порядка – рек Березовка, Холуница, Пыча, Низяна, Бражиха, Токовица, Черняница, Карповые озера, а также крупный искусственный водоем – пруд на р. Погиблица у пгт. Мирный. На них была заложена 31 станция отбора проб. Анализ грунтовых вод осуществлялся из шести колодцев, расположенных в деревнях Новожилы, Марадыково, Серичи, Чигили.

Экотоксикологический анализ поверхностных вод с помощью тест-культуры *Chlorella vulgaris* показал, что качество проб воды р. Вятка на изучаемом отрезке, отобранных из разных точек, в разные годы различается. Если в 2006 г. большинство проб воды оценивались как слаботоксичные по снижению величины оптической плотности культуры водоросли, то в 2007 г. многие из них были не токсичными.

По-видимому, это обусловлено процессами естественного самоочищения реки при снижении антропогенной нагрузки.

Хлорелла предпочитает воды с высоким содержанием органических веществ, ее сапробный индекс равен 3.6 (ФР.1.39.2004.01143),

Таблица 19
Токсикологическая характеристика
качества исследуемых проб

Концентрация тестируемой пробы (%), при которой превышен критерий токсичности	Качество исследуемой пробы
100	Слаботоксичная
33	Среднетоксичная
11	Токсичная
3.7	Сильнотоксичная
1.2	Гипертоксичная

и эвтрофирующее загрязнение водоема вызывает стимуляцию роста числа клеток хлореллы. Если увеличение оптической плотности в пробе равно или выше 30% по сравнению с контролем, это говорит о сильном загрязнении и токсичности тестируемой воды. Такое увеличение оптической плотности хлореллы было отмечено в 2006 г. при анализе проб воды из р. Вятка, отобранных в районе г. Котельнич и в двух точках р. Молома, а также в пробах из р. Вятка в районе с. Истобенск и в точке отбора, расположенной на 500 м ниже впадения р. Погиблица в р. Вятка, в 2007 г. Повидимому, сброс плохо очищенных сточных вод в населенных пунктах и смыв органических удобрений вызвал загрязнение воды на этих участках. Экотоксикологический анализ проб воды, проведенный в последующие годы (в 2007 г. в р. Вятка у г. Котельнич и р. Молома), не выявил их токсичности.

С целью выявления химических факторов, влияющих на интенсивность размножения хлореллы, были проанализированы парные корреляции данных биотестирования проб воды, отобранных из семи точек на р. Вятка и двух точек на р. Молома, с 12-ю гидрохимическими показателями за 2006 г. Достоверность наличия корреляционной связи оценивали при уровне значимости $p = 0.05$ (Макрушин, 1974; Гланц, 1998).

Статистический анализ показал достоверную зависимость качества проб воды от количества сухого остатка. Повышение содержания сухого остатка коррелирует с уменьшением оптической плотности клеток хлореллы (слаботоксичные пробы воды). Высокая концентрация ионов аммония и значений ХПК (химическое потребление кислорода) коррелирует с высокой стимуляцией роста числа клеток хлореллы. Коэффициенты корреляции составляли соответственно 0.908, 0.838, 0.714 при критическом значении 0,666 для объема выборки $n = 9$ (рис. 9-11).

Оценка воды небольших рек (притоки р. Вятка первого и второго порядков) определяется в большинстве случаев как слаботоксичная по снижению величины оптической плотности культуры водоросли. По гидрохимическим показателям вода в них от умеренно-жесткой до жесткой (4.0–7.4) и только в ручье у дер. Паньшины – очень жесткая. Наблюдается достоверная прямая зависимость данных биотестирования от общей жесткости воды (суммарная концентрация ионов Ca^{2+} и Mg^{2+}) и сухого остатка. Например, в 2006 г. проба воды из ручья оценена как среднетоксичная по угнетению роста хлореллы – общая жесткость воды составила 9.63 мг экв./дм³, сухой остаток – 353 мг/дм³ (самые высокие показатели у изучаемых рек). Чем выше значения общей жесткости воды, тем токсичнее по подавлению роста хлореллы исследуемая проба. Коэффициенты корреляции равны 0.601, 0.545 при критическом значении 0.514 для объема выборки $n = 15$ (рис. 12, 13).

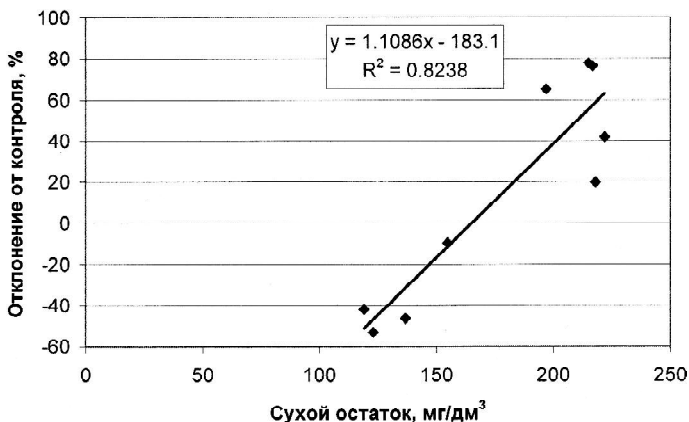


Рис. 9. Отклонение оптической плотности культуры *Chlorella vulgaris* от контроля в зависимости от сухого остатка в пробе воды (здесь и далее положительный знак отклонения означает подавление размножения хлореллы, отрицательный – стимуляцию).

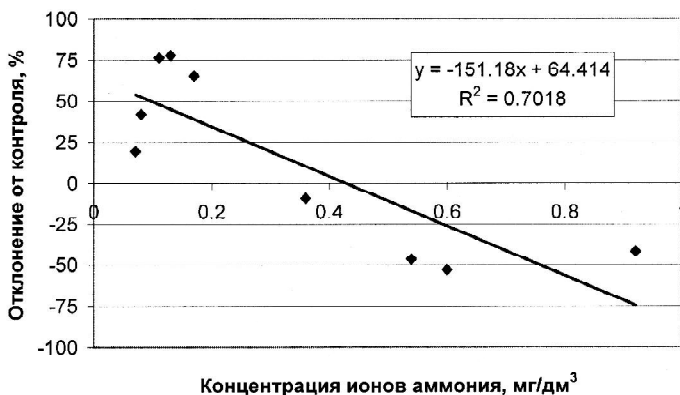


Рис. 10. Отклонение оптической плотности культуры *Chlorella vulgaris* от контроля в зависимости от концентрации ионов аммония в пробе воды.

Река Погиблиця изучалась наиболее тщательно, так как в нее сбрасываются хозяйственно-бытовые стоки с очистных сооружений пгт. Мирный и воинской части. Пробы воды на р. Погиблиця отбирались в четырех (2006 г.) и пяти точках (2007 г.). В точках 159 (ниже) и 159-1 (выше сброса хозяйственно-бытовых стоков) пробы отбирались четыре раза за год. Экоотоксикологический анализ изученных проб свидетельствует о недостаточно эффективной работе очистных сооружений. В 2006 г. анализ проб воды пока-

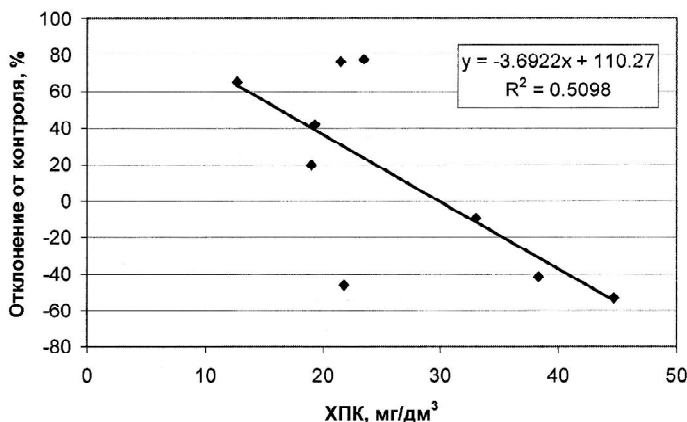


Рис. 11. Отклонение оптической плотности культуры *Chlorella vulgaris* от контроля в зависимости от химического потребления кислорода (ХПК) в пробе воды.

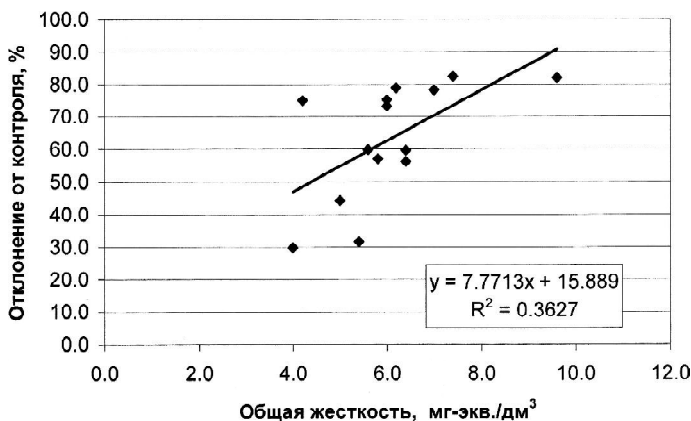


Рис. 12. Отклонение оптической плотности культуры *Chlorella vulgaris* от контроля в зависимости от общей жесткости в пробе воды.

зал, что вода р. Погиблица загрязнена и вызывает стимуляцию роста клеток хлореллы, в 2007 г. результаты экотоксикологического анализа были нестабильными – от нетоксичных до токсичных и среднетоксичных и по стимуляции, и по угнетению.

Результаты количественного химического анализа подтвердили, что в пробах воды р. Погиблица ниже сброса хозяйственно-бытовых сточных вод с очистных сооружений пгт. Мирный отмечено превышение установленных нормативов по БПК₅ и содержанию загрязняющих веществ: аммоний-ионов, нитритов, фосфатов,

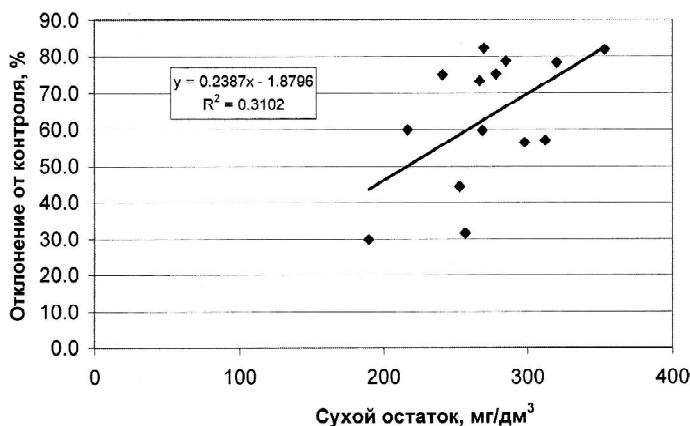


Рис. 13. Отклонение оптической плотности культуры *Chlorella vulgaris* от контроля в зависимости от сухого остатка в пробе воды.

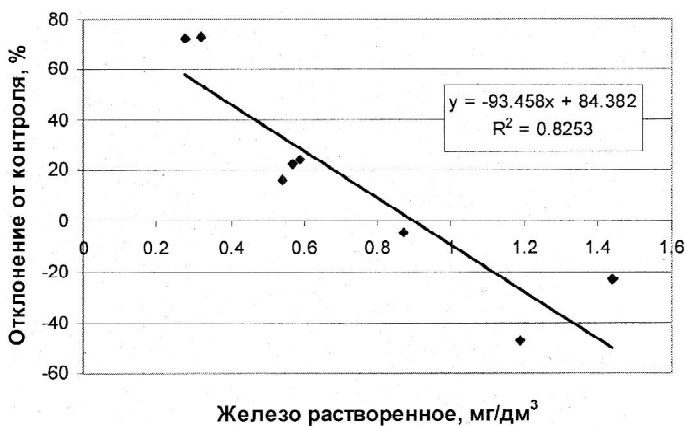


Рис. 14. Отклонение оптической плотности культуры *Chlorella vulgaris* от контроля в зависимости от содержания железа, растворенного в пробе воды.

железа растворенного, нефтепродуктов. Прослеживается достоверная зависимость величины оптической плотности культуры хлореллы от содержания растворенного железа и АПАВ (анионные поверхностно-активные вещества). Увеличение количества этих веществ ведет к росту числа клеток хлореллы (рис. 14, 15). Коэффициенты корреляции равны 0.909 и 0.783 при критическом значении 0.707 для объема выборки $n = 8$.

Пробы воды из шести колодцев, расположенных в населенных пунктах, для экотоксикологического анализа отбираются дважды

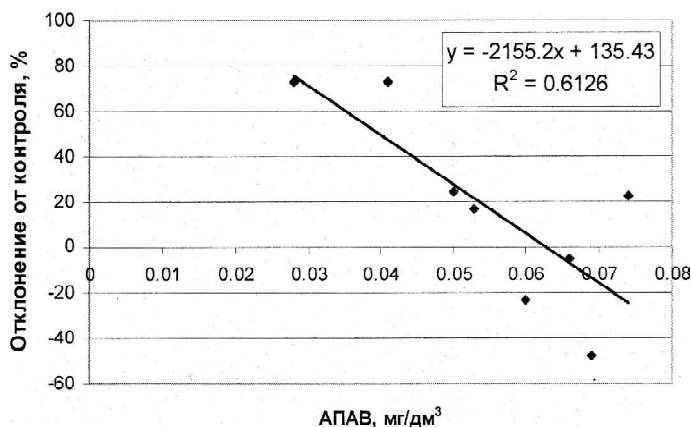


Рис. 15. Отклонение оптической плотности культуры *Chlorella vulgaris* от контроля в зависимости содержания АПАВ в пробе воды.

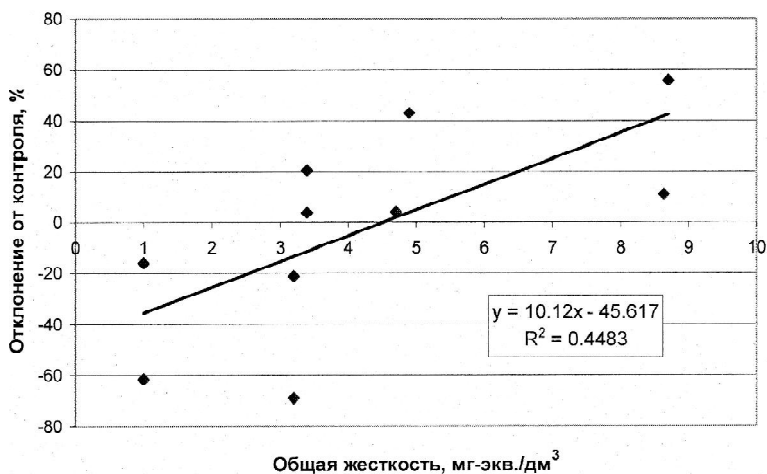


Рис. 16. Отклонение оптической плотности культуры *Chlorella vulgaris* от контроля в зависимости от общей жесткости в пробе воды.

ды за весенне-летний сезон. Сравнивая показатели экотоксикологического анализа с данными количественного химического анализа 2006 г., отметим, что качество воды колодцев определяется, главным образом, общей жесткостью воды. Чем выше показатели жесткости воды, тем токсичнее проба по подавлению роста хлореллы (рис. 16). Снижает оптическую плотность культуры водоросли и увеличение содержания нитратов (отмечено превышение

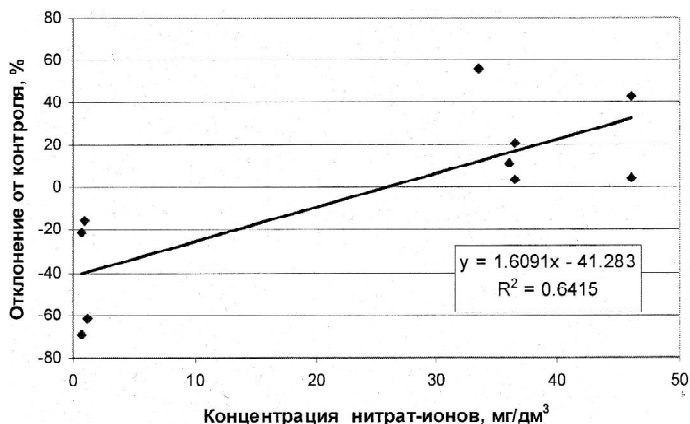


Рис. 17. Отклонение оптической плотности культуры *Chlorella vulgaris* от контроля в зависимости от концентрации нитрат-ионов в пробе воды.

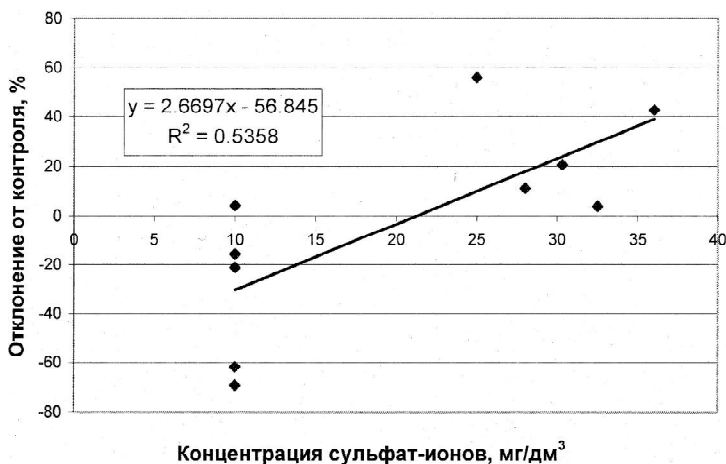


Рис. 18. Отклонение оптической плотности культуры *Chlorella vulgaris* от контроля в зависимости от концентрации сульфат-ионов в пробе воды.

установленных нормативов по их содержанию) и сульфатов (рис. 17, 18.) Коэффициенты корреляции равны соответственно 0.670, 0.801, 0.733 при критическом значении 0.632 для объема выборки $n=10$.

Загрязнение воды органическими соединениями приводит к стимуляции роста культуры водоросли. Данные 2007 г. показали, что чем выше содержание ионов аммония, тем выше стимуляция

роста культуры хлореллы. Коэффициент корреляции равен 0.878 при критическом значении 0.811 для объема выборки $n = 6$ (рис. 19).

Исследование качества природных вод, экотоксикологический контроль с помощью тест-культуры *Chlorella vulgaris* позволяют оценить состояние водоемов, выявить зоны загрязнения. Однако для получения достоверных результатов необходимо выявлять вещества, вызывающие токсичность, т.е. применять и химико-аналитические методы.

Использовалась методика по изменению оптической плотности тест-культуры водоросли хлорелла и для определения токсичности проб водных вытяжек из почвы. Нами проанализированы более 60 проб почв, отличающихся по генезису и гранулометрическому составу, отобранные с пробных площадок в зоне влияния объекта по уничтожению химического оружия «Марадыковский» в различных фитоценозах.

В экспериментах по определению острой токсичности водных вытяжек из почвы даже при разбавлении их до 33, 11, 3.7, 1.2% -ных концентраций отмечается стимуляция роста и увеличение оптической плотности культуры водоросли по сравнению с контролем. Объясняется это тем, что хлорелла из вытяжки получает дополнительное минеральное и органическое питание, так как содержащиеся в почве подвижные формы элементов питания, переходя в водную вытяжку, являются дополнительным фактором роста и развития водоросли. И если строго следовать методике, то

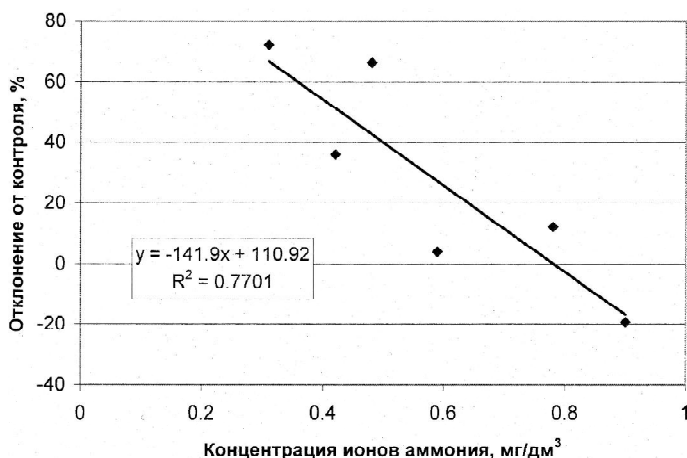


Рис. 19. Отклонение оптической плотности культуры *Chlorella vulgaris* от контроля в зависимости от концентрации ионов аммония в пробе воды.

мы должны сделать вывод о том, что почти все почвы в районе исследования токсичны (от слаботоксичных до гипертоксичных). Как и следовало ожидать, наиболее «токсичными» (по шкале – от токсичных до гипертоксичных) являются верхние органогенные горизонты в подзолистых почвах.

Для проверки полученных данных проведена химико-аналитическая характеристика почв в образцах, отобранных в 2006 г., где был определен элементный состав по 64 показателям. Показатели химического состава почвы почти на всех участках соответствовали фоновым значениям.

Мы считаем, что для характеристики качества водной вытяжки из почвы критерий токсичности по стимуляции не корректен. Вероятно, наиболее приемлемым способом определения токсичности почв по тест-культуре *Chlorella vulgaris* можно считать оценку по подавлению роста водоросли (более 20%).

2.8. Биотестирование с помощью культуры *Paramecium caudatum* Ehrenberg

Инфузории (Infusoria) – это группа наиболее высокоорганизованных гетеротрофных простейших, насчитывающих 6000–8000 видов. Они произошли от примитивных жгутиконосцев. Внешний облик инфузорий разнообразен: среди них встречаются сидячие и подвижные, одиночные и колониальные организмы, меняющие форму клетки. Инфузории обитают и в пресной, и в морской воде (как в толще воды, так и возле дна), и в почве.

Среди множества видов инфузорий видное место занимает инфузория туфелька (*Paramecium caudatum* Ehrenberg), размеры которой 200×40 мкм.

Туфелька относится к типу Инфузорий (Ciliophora), классу Ресничные инфузории (Ciliata). Она среднего размера и имеет стройное веретенообразное тело, напоминающее подошву туфли, покрыта прочной эластичной оболочкой, на которой имеются многочисленные волосовидные реснички (у инфузории туфельки их 10–15 тыс.). Особые группы ресничек направляют пищу к ротовому отверстию и в небольшую трубчатую глотку. Питается туфелька в основном бактериями и водорослями. В пищеварительной вакуоле пища переваривается в течение часа, вначале при кислой, а затем при щелочной реакции. В свою очередь инфузории служат пищей для мальков рыб и многих беспозвоночных животных. Иногда туфельки разводят для корма только вылупившихся из икринок мальков рыб.

Размножается инфузория туфелька поперечным делением (бесполое размножение), которому предшествует митотическое деление малого ядра и характерные для митоза процессы в большом ядре. После многократного бесполого размножения в жизненном цикле происходит половой процесс, или конъюгация. Биологическая сущность конъюгации состоит в периодической реорганизации ядерного аппарата, его обновлении и повышении наследственной изменчивости инфузорий.

Инфузория туфелька широко распространена в пресных водоемах. Ее существование зависит от наличия в воде разлагающегося органического вещества. По сравнению с другими группами простейших инфузория имеет наиболее сложное строение и отличается разнообразием функций. Инфузория туфелька находится в непрерывном движении. Скорость ее перемещения при комнатной температуре – 2.0–2.5 мм/с. Траектория движения сложная: инфузория движется вперед, вращаясь вдоль продольной оси тела с помощью ресничек. Изменение внешних условий (температура, химический состав среды и другие факторы) воспринимается организмом, и первая ответная реакция – изменение характера движения: уменьшение или увеличение скорости, частоты остановок и разворотов, разнообразные таксисы, например, гео-, магнито-, аэро-, хемотаксис.

Степень отклонения от стандартных поведенческих реакций животных служит одним из первичных сигналов изменений в окружающей среде, регистрируемым на визуальном уровне, и используется для выявления суммарной токсичности среды.

Существует несколько методов подхода к выбору биотеста: 1. Биохимический подход. 2. Генетический. 3. Морфологический. 4. Физиологический. 5. Биофизический. 6. Иммунологический подход.

Вопрос о роли поведения в иерархии индикационных показателей состояния окружающей среды освещали в своих работах такие ученые, как Н.С. Строганов, А.Д. Слоним, Б.А. Флеров, Л.П. Брагинский, Н.А. Тушмалова.

В опытах на инфузориях показателями исходного функционального состояния служат объективно регистрируемые реакции: спонтанная двигательная активность, уровень пищевой возбудимости, состояние ядерного аппарата.

Экспресс-метод биотестирования почв, донных отложений, сточных, поверхностных и грунтовых вод с использованием в качестве тест-объекта культуры инфузории. Методика разработана ООО «Спектр» (г. Санкт-Петербург) и внесена в Федеральный государственный реестр ФР. 1.31.2005.00735, ФР. 1.31.2005.00734, ФР. 1.31.2005.01882, ФР. 1.31.2005. 01881. Применяется при

биотестировании вытяжек из почв, донных отложений, поверхностных и грунтовых вод.

В методике используется способность инфузорий реагировать на присутствие в воде веществ, представляющих опасность для жизнедеятельности тест-объекта, особенности их поведения, проявляющаяся в направленном перемещении по градиенту концентраций (в направлении изменения концентрации) этих веществ (хемотаксическая реакция), избегая их вредного воздействия.

В данной методике критерием токсического действия является значимое различие в числе клеток инфузорий, наблюдаемых в верхней зоне кюветы в контрольной пробе, не содержащей токсических веществ, с этим же показателем, наблюдаемым в исследуемой пробе (опыт).

Количественная оценка параметра тест-реакции, характеризующая токсическое действие, производится путем расчета соотношения числа клеток инфузорий, наблюдаемых в контрольной и исследуемых пробах, и выражается в виде индекса токсичности (Т). По величине индекса анализируемые пробы классифицируются на три группы (табл. 20).

Таблица 20

Классификация анализируемых проб по группам токсичности

Группа	Величина индекса токсичности Т, у.е.	Степень токсичности пробы
1	$0.00 < T \leq 0.40$	Допустимая
2	$0.41 < T \leq 0.70$	Умеренная
3	$T > 0.71$	Высокая

Параметры поведенческой реакции инфузорий определяются с помощью прибора серии «Биотестер-2». Данная методика является экспресс-методом, определение общей острой токсичности происходит в течение 30 мин. Культура тест-объекта первоначально подается в прибор «Биотестер-2», а в дальнейшем она выращивается в условиях лаборатории.

В 2006–2008 гг. лабораторией биомониторинга и биотестирования Регионального центра государственного экологического контроля и мониторинга объекта хранения и уничтожения химического оружия по Кировской области проведено исследование органо-генного и минерального горизонтов почвы, осуществляемое в ходе комплексного обследования санитарно-защитной зоны и зоны защитных мероприятий объекта хранения и уничтожения химического оружия «Марадыковский». За данный период было проанализировано более 700 проб почв, отобранных со 150 точек мониторинга. Пробы почв отбирались с мая по ноябрь. Отбор проб

почвы, их хранение и транспортировка осуществлялись в соответствии с ГОСТ 17.4.4.02-84. При биотестировании проводился экотоксикологический анализ органогенного, минерального и смешанного слоев почв.

Анализ водных вытяжек из почвы показал, что 91% почвенных вытяжек имели допустимую степень токсичности, умеренную – 9.0%. Из них 50% составляли пробы из органогенного слоя, остальные делились поровну из минерального и смешанных слоев. Сильной токсичности пробы не показали. Вытяжки из верхних и нижних слоев по токсичности не отличались. Таким образом, данные исследования не выявили нарастания уровня токсичности почв с глубиной на исследуемой территории.

В январе-апреле 2006–2008 гг. на 65 точках, расположенных в санитарно-защитной зоне объекта «Марадыковский», производился отбор снега. Пробы снега анализировались как поверхностная вода. В разные годы проводили экотоксикологический анализ от 77 до 33 проб атмосферных осадков (снега). Анализ данных показал, что допустимую степень токсичности имели от 88.3 до 83.5 % проб; умеренную – от 11.7 до 16.5%. Умеренная степень токсичности преобладает в снеге, который отобран в марте-апреле (9.1%), из чего можно полагать, что это связано с аэрогенным загрязнением. Сильная степень токсичности не тестировалась ни в одной пробе.

В мае-ноябре 2006–2008 гг. лабораторией биомониторинга и биотестирования проведен экотоксикологический анализ поверхностных и грунтовых вод территории санитарно-защитной зоны (СЗЗ) и зоны защитных мероприятий (ЗЗМ) ОХУХО «Марадыковский». В 2006 г. осуществлен отбор 27 проб поверхностных природных вод. Анализ показал, что пробы 87.3%, взятые из небольших рек: Березовки, Бражихи, Погиблицы, Прудиче (створ дер. Тарасовы), Пычи (створ дер. Заболотье), Большой Холуницы (створ автомобильного моста и створ устья), Низяны (створ дер. Пустоши), Токовицы (створ дер. Кунгуровы), Черняницы (створы деревень Веснины и Екименки), Низяны (створ дер. Пустоши), из небольшого ручья у дер. Паньшины, оз. Карповые (в пойме р. Вятка), из р. Молома (створы деревень Омеличи и Юрьево), а также р. Вятка ниже впадения р. Молома (створы г. Котельнич и дер. Шестаковы), имеют допустимую степень токсичности. 12.7% проб, отобранных из р. Вятка выше впадения в нее р. Молома (створ дер. Ковровы, ниже 500 м устья р. Погиблица, створы с. Источенск и дер. Тиваненки), имели умеренную токсичность. Проб с высокой степенью токсичности не было.

Донные отложения были отобраны параллельно взятию проб из поверхностных природных вод (в тех же точках). Полученные

данные показали, что 69.7% проб донных отложений имеют допустимую степень токсичности (24.2%), умеренную – 6.1%. Пробы из пруда на реках Погиблица и Холуница – сильной степени токсичности. Следует отметить, что пробы поверхностных природных вод и донных отложений не совпали по токсичности. Наличие проб из донных отложений с умеренной и сильной степенью токсичности можно объяснить накоплением техногенного загрязнения в донных отложениях.

Проведенный экотоксикологический анализ в 2007 г. показал: из 45 проб природных поверхностных вод 95.5% имели индекс токсичности, не превышающий 0.41 у.е. (допустимая степень токсичности), только 4.4% проб воды, взятых из пруда на р. Погиблица и из р. Погиблица выше сброса хозяйственно-бытовых сточных вод пгт. Мирный, показали умеренную токсичность, т.е. индекс токсичности превысил 0.41 у.е.

Параллельно взятию проб из поверхностных природных вод в тех же точках были отобраны донные отложения. Две пробы донных отложений, взятых из малых рек (реки Черняница и Молома), показали умеренную степень токсичности, все остальные – допустимую. В 2008 г. проведенный экотоксикологический анализ поверхностных вод показал, что только в двух точках (пруд на р. Погиблица и пруд воинской части) они имели индекс токсичности выше 0.41 у.е. – умеренная степень токсичности, все остальные пробы поверхностной воды были хорошего качества. Итак, все пробы донных отложений имели допустимую степень токсичности, т.е. индекс токсичности не превысил 0.41 у.е.

В эти же 2006–2008 гг. с помощью тест-объекта инфузория (*Paramecium caudatum*) проведен анализ грунтовых вод. Пробы отбирались из шести колодцев, находящихся в деревнях Чигили, Новожилы, Серичи, Марадыково, а также из 11 наблюдательных скважин, расположенных по периметру ОХУХО «Марадыковский».

Всего в 2006–2008 гг. проанализировано от шести до 12 проб из колодцев, отобранных в марте-сентябре. Если же качество воды в 2006 г. оценивалось допустимой степенью токсичности – вода хорошего качества, то в 2007 г. анализ показал, что 83.3% проб подземной воды имели допустимую степень токсичности – вода хорошего качества, а 16.7% – умеренную, в 2008 г. качество воды оценивалось как хорошее (допустимая степень токсичности).

Из наблюдательных скважин в 2006 г. проанализировано 11 проб воды, в 2007 г. – 23. По качеству вода во всех скважинах имела допустимую степень токсичности, в скважине № 3 – умеренную. В 2008 г. вся вода из наблюдательных скважин характеризовалась как хорошего качества.

Результаты биотестирования по тест-объекту инфузория (*Paramecium caudatum*) показали, что состояние водных объектов на обследуемой территории удовлетворительное. Сильной степени токсичности не установлено.

2.9. Биотестирование с использованием тест-системы «Эколюм»

Тест-система «Эколюм» (биосенсер «Эколюм») представляет собой лиофилизированную культуру люминесцентных генно-инженерных бактерий штамма М-17, содержащихся в среде инертных газов в специальных стеклянных флаконах. Биосенсер производится согласно ТУ, флаконы с тест-системой «Эколюм» хранятся в морозильной камере до 12 мес. В лабораторных условиях тест-объект не культивируется.

С помощью тест-системы «Эколюм» определяется острая интегральная токсичность воздуха, поверхностных пресных, грунтовых, питьевых, сточных и очищенных водных экстратов из объектов окружающей среды (почва, отходы производства и потребления, осадки сточных вод и др.) в лабораторных и полевых условиях с использованием измерительного прибора «Биотокс-10М». Методика (ПНД Ф Т 14.1:2:3:4.11-04 16.1:2:3:3.8-04) основана на определении изменения интенсивности биолюминесценции бактерий при воздействии химических веществ, присутствующих в анализируемой пробе (по сравнению с контролем). Уменьшение интенсивности биолюминесценции пропорционально токсическому эффекту. Данная методика является экспресс-методом, острое токсическое действие исследуемой пробы на препарат «Эколюм» определяется по гашению их биолюминесценции за 30-минутный период экспозиции. Тест-система «Эколюм» реагирует на токсические соединения разнообразной химической природы и их смесей.

Тест-система «Эколюм» может применяться при экспрессном контроле за отходами и сбросами промышленных предприятий; контроле технологических процессов в режиме реального времени; постоянном мониторинге питьевой воды, водоемов, почв и воздуха на содержание токсичных веществ; определении уровня токсичности новой продукции; контроле за токсическим эффектом фармацевтических материалов и лекарственных веществ; контроле качества и безопасности продуктов питания; оценке профвредности рабочих мест на предприятиях. «Эколюм» обладает хорошей чувствительностью к разнообразным химическим соединениям, характерным для промышленных сбросов, загрязнений почвы, воды, воздуха (тяжелые металлы, фенолы, формальдегид, пестициды).

Количественная оценка параметра тест-реакции выражается в виде индекса токсичности. Методика допускает три пороговых уровня токсичности (табл. 21).

Таблица 21

Классификация анализируемых проб по группам токсичности

Группа	Величина индекса токсичности Т	Степень токсичности образца
1	Меньше 20	Не токсичен (допустимая степень токсичности)
2	От 20 до 49.9	Токсичен
3	Равна или больше 50	Сильно токсичен

Лабораторией биомониторинга и биотестирования Регионального центра государственного экологического контроля и мониторинга объекта хранения и уничтожения химического оружия по Кировской области в 2007–2008 гг. на территориях санитарно-защитной зоны (СЗЗ) и зоны защитных мероприятий (ЗЗМ) ОХУХО «Марадыковский» проведен экотоксикологический анализ почв, поверхностных и грунтовых вод, атмосферных осадков (снега), атмосферного воздуха по методике с использованием тест-системы «Эколюм».

Отбор проб почвы, их хранение и транспортировка осуществлялись в соответствии с ГОСТ 17.4.4.02-84. С мая по ноябрь 2007–2008 гг. отобрано около 320 проб почв двух горизонтов, а также смешанной почвы. Был проведен их экотоксикологический анализ, который показал, что если в 2007 г. 79.5% почвенных вытяжек имели первую группу токсичности (образец не токсичен), 18.9 – вторую (образец токсичен), 1.5 – третью группу токсичности (образец сильно токсичен), то в 2008 г. 99.3% показали первую группу токсичности и 0.7% – вторую, сильная токсичность не выявлена. Зависимость токсичности проб от отобранного горизонта в наших исследованиях не установлена.

Отбор и экотоксикологический анализ проб природной поверхностной воды производился в период с апреля по ноябрь 2007–2008 гг. в 29 точках, расположенных в СЗЗ ОХУХО «Марадыковский». Основными водными объектами здесь являются р. Вятка и ее притоки первого порядка – реки Большая Холуница и Погиблицы, притоки второго порядка – реки Березовка, Холуница, Бражиха, оз. Карповые и два искусственных пруда в пгт. Мирный. Всего было отобрано более 80 проб, в отдельных точках пробы отбирались неоднократно. Анализ показал, что в 2007 г. 53.3% проб были не токсичными, 40.0 – токсичными и 6.7% – сильно токсичными. Сильная токсичность указывает на эвтрофное за-

грязнение природной воды. Токсичной оказалась вода р. Бражи-ха, пруда на р. Погиблица, оз. Карповые, рек Погиблица и Большая Холуница в районе автодорожного моста, рек Токовица, Нязяна, Пыча. Реки Большая Холуница (створ – дер. Поздняки) и Черняница показали сильную токсичность, т.е. индекс токсичности более 50 у.е. В 2008 г. из всех проб поверхностной воды одна проба показала токсичность (индекс токсичности более 20 у.е.) – это р. Погиблица выше сброса хозяйственно-бытовых сточных вод пгт. Мирный. Однако следует отметить, что все пробы, взятые из р. Вятка в 2007–2008 гг., оказались не токсичными, т.е. индекс токсичности ниже 20 у.е.

В 2007–2008 гг. экспресс-методом с использованием тест-системы «Эколюм» проведен экотоксикологический анализ более 20 проб воды из колодцев. Пробы отбирались с апреля по сентябрь. Качество воды в колодцах оценивалось как не токсичное. В эти же годы в период с мая по сентябрь экспресс-методом были исследованы около 50 проб, отобранных из наблюдательных скважин. Если же в 2007 г. в 78.3% всех анализов вода была не токсична, в 21.7% – токсична, т.е. индекс токсичности составлял более 20 у.е. (11-я группа токсичности), то в 2008 г. пробы с токсичной водой получены в 3.4%. Показатели токсичности при исследовании в разные месяцы колебались от токсичных до нетоксичных.

За 2007–2008 гг. данной методикой было проанализировано более 80 проб атмосферного воздуха и атмосферных осадков (снега).

Отбор проб воздуха, их хранение и транспортировка осуществлялись в соответствии с руководящими документами, действующими в системе Государственного санитарно-эпидемиологического контроля (РД 52.04.186-89. Руководство по контролю загрязнений атмосфер. Утв. Госкомгидромет СССР и Минздрав СССР. М., 1991). Пробы воздуха отбирались с января по декабрь. Анализ данных проб воздуха за 2007 г. показывает, что 86.2% имеют допустимую степень токсичности (образец не токсичен), 3.8% – токсичны. Сильная степень токсичности не обнаружилась ни в одной пробе воздуха. В 2008 г. при биотестировании воздуха наличие острого токсического эффекта также не выявлено. Индекс токсичности не превысил 20 у.е.

В январе-марте на 33 точках, расположенных в СЗЗ ОХУХО «Марадыковский», был произведен отбор снега. Пробы снега анализировались как поверхностная вода. Анализ данных 2007 г. показывает, что 87.9% проб имеют допустимую степень токсичности (образец не токсичен), 9.1% – токсичны, одна проба – сильно токсична. Результаты исследований в 2008 г. показали, что 96.5% образцов снега были не токсичны и два образца, взятые из одной

точки, токсичны (индекс токсичности больше 20 у.е.). Токсичная и сильно токсичная степень обнаружилась в снеге, который отобран в конце марта и можно предположить, что это связано с аэрогенным загрязнением снега.

Данные исследования подтверждают пригодность предложенной методики с использованием тест-системы «Эколюм» и прибора «Биотокс-10М» для оценки острой интегральной токсичности почвенных вытяжек, грунтовых и поверхностных вод, атмосферных осадков (снега), атмосферного воздуха.

2.10. Использование черенков древесных растений в экотоксикологических исследованиях

В настоящее время для оценки качества среды существует множество методов, которые основаны на реакции живых систем. Растения являются наиболее удобными организмами для проведения мониторинговых исследований. Для оценки токсичности природных сред в качестве модельных растений используются крестоцветные, бобовые, злаковые, которые возделываются в сельском хозяйстве. Однолетние растения удобно выращивать в лабораторных условиях, изучать зависимости доза-реакция на действие токсикантов. Однако в природной среде большинство используемых в целях биотестирования видов растений не встречаются. Поэтому изучаемые ответные реакции видов сельскохозяйственных растений являются лишь моделью, которая отражает возможные изменения в растительном покрове в условиях загрязнения среды.

Для получения объективной оценки степени токсичности природных сред целесообразно использовать как однолетние, так и многолетние растения, широко распространенные в природе. Примером таких тест-объектов могут служить черенки различных древесных растений. Их применение в мониторинговых исследованиях имеет ряд преимуществ: черенкование не приносит особого вреда растениям, для токсикологических экспериментов возможно применение нескольких видов растений, подобные исследования можно проводить в зимне-весенний период.

Цель работы – изучение возможности использования черенков древесных растений в экотоксикологических исследованиях.

Опыты проводили в лабораторных условиях в весенний период. Были отобраны годовичные побеги древесных растений: ольха серая (*Alnus incana* (L.) Moench), береза повислая (*Betula pendula* Roth), тополь бальзамический (*Populus balsamifera* L.), срезанные на черенки. Черенки тополя отбирались в первых числах апреля

во время весенней обрезки (период покоя растений). Черенки других видов растений отобраны в начале мая, в период активного сокодвижения и набухания почек. Длина черенков варьировала в зависимости от вида растений и составляла 25–38 см. В лабораторных условиях черенки растений помещали в растворы модельного токсиканта метилфосфоновой кислоты разной концентрации: $5 \cdot 10^{-5}$, $5 \cdot 10^{-4}$, $5 \cdot 10^{-3}$, 0.01 моль/л (рН 2.4–3.8). С целью выделения эффекта подкисления в опыте с черенками тополя тестировали токсичность растворов МФК разной концентрации и МФК с добавлением цитратного буфера (рН 4.0–4.6). Контроль – дистиллированная вода. Наблюдения за влиянием МФК на состояние черенков березы и ольхи проводились в течение 14 дней, в опыте с черенками тополя – 30 дней. Изучали влияние МФК на следующие показатели: раскрытие почек, продолжительность распускания листьев, размеры листьев, содержание воды в листьях, количество пластидных пигментов в листьях, образование корней. Концентрацию хлорофиллов *a* и *b* и каротиноидов в листьях определяли в ацетоновой вытяжке на спектрофотометре Specol1300 при длинах волн 662, 644 и 440,5 нм соответственно (Шлык, 1971). Полученные данные обрабатывали с использованием стандартных статистических методов (Лакин, 1973).

В первой серии опытов было изучено влияние растворов МФК и МФК с добавлением буфера (МФК+буфер) на состояние черенков тополя. Черенки тополя отбирались в период, когда растения находились в покое, почки еще не набухли. Физиологический статус побегов позволил оценить влияние МФК на процессы набухания и раскрытия почек. Наблюдения, проведенные в течение 14 дней опыта, показали, что растворы МФК высокой концентрации ($5 \cdot 10^{-3}$, 0.01 моль/л) не оказывали влияния на набухание почек, но вызывали ингибирование их раскрытия. В опыте с добавлением буфера к растворам МФК также выявлена подобная закономерность, однако угнетающее действие на раскрытие почек установлено только в варианте с самой высокой концентрацией МФК (0.01 моль/л). Под действием МФК с буфером ($5 \cdot 10^{-3}$ моль/л) почки набухали, листья начали разрастаться, но в течение всего периода наблюдений (30 дней) полностью не развернулись, находясь в сложенном виде. В вариантах опыта на растворах с низкой концентрацией ($5 \cdot 10^{-4}$ моль/л) МФК и МФК+буфер происходило набухание и раскрытие почек, развертывание и разрастание листовых зачатков, листья по размеру были близки к контрольным (табл. 22).

МФК в низкой концентрации $5 \cdot 10^{-4}$ моль/л независимо от наличия буфера не оказывала влияния на состояние черенков тополя – происходило формирование каллуса и образование корней. Под действием высоких концентраций МФК $5 \cdot 10^{-3}$ и 0.01 моль/л и

Таблица 22

**Влияние метилфосфоновой кислоты (моль/л)
на линейные размеры листьев тополя (13-й день опыта)**

Вариант	МФК		МФК+буфер	
	Длина, см	Ширина, см	Длина, см	Ширина, см
0 (контроль)	3.2±1.3	2.4±0.8	3.0±0.6	2.00±0.4
5·10 ⁻⁴	3.10±0.4	2.0±0.5	2.80±0.5	1.90±0.5
5·10 ⁻³	–	–	–	–
0.01	–	–	–	–

Примечание: здесь и в табл. 23 прочерк – листья не раскрылись.

в варианте МФК+буфер (0,01 моль/л) к 30-му дню опыта отмечали обезвоживание тканей, высыхание почек, засыхание черенков. Добавление буфера к раствору МФК (5·10⁻³ моль/л) приводило к смягчению токсического действия, но направленности изменений сохранилась: отмечали угнетение роста листа, снижение тургора тканей листа, засыхание нераскрывшихся почек.

Опыты на черенках тополя позволили выявить негативное действие МФК, проявившееся в угнетении скорости раскрытия почек, роста листа, нарушении водного режима и процессов корнеобразования. Установлено, что МФК независимо от наличия буфера оказывает токсическое действие, сила которого зависит от дозы. Присутствие буфера снижает негативное действие МФК.

Во второй серии опытов в качестве объектов исследования использованы побеги березы и ольхи, отобранные в первых числах мая. В данный период в растениях активно сокодвижение, корни поглощают воду из почвы, и она по сосудам ксилемы поступает в надземную часть растений. В почках идут процессы деления клеток листового зачатка, что приводит к набуханию почек. Черенки помещались на растворы МФК в концентрациях 5·10⁻⁵, 5·10⁻⁴, 5·10⁻³, 0.01 моль/л (рН 2.4–3.8). Наблюдения, проведенные в течение четырех дней опыта, не выявили различий между вариантами в опыте с черенками березы. Одновременно во всех вариантах на черенках березы раскрылись почки, начали разворачиваться листья. В опыте с черенками ольхи различия между вариантами были видны уже на вторые сутки опыта. Под действием высоких концентраций МФК 5·10⁻³ и 0.01 моль/л происходило торможение процессов раскрытия почек. В большей степени нераскрывшиеся почки были сосредоточены в верхних узлах черенков. В данных вариантах в нижних узлах побегов начали распускаться листья, но по размеру они были меньше, чем в других вариантах. Более низкие концентрации МФК не вызывали сущест-

венных изменений, на черенках все почки раскрылись, распустились и начали расти листья.

Установлено, что инкубирование черенков березы и ольхи на растворах МФК высокой концентрации $5 \cdot 10^{-3}$ и 0.01 моль/л оказывало влияние на рост листовой пластинки (табл. 23). В опыте с черенками березы под действием раствора МФК ($5 \cdot 10^{-3}$ моль/л) отмечали изменение окраски листьев – побурение, отмирание клеток по краю листа, которое распространялось от края к центру листовой пластинки. Листья по размеру существенно отличались от контрольных. В варианте с черенками березы под действием самой высокой концентрации МФК (0.01 моль/л) листья не раскрылись, находились в свернутом состоянии, начали засыхать, степень некротических повреждений листьев была значительно больше, чем в варианте с $5 \cdot 10^{-3}$ моль/л МФК. В опыте с черенками ольхи высокие дозы МФК $5 \cdot 10^{-3}$ и 0.01 моль/л вызывали ингибирование процессов разворачивания и роста листьев. На протяжении всего периода наблюдений листья были сложены, отмечали образование краевого некроза, засыхание листьев по краю, что приводило к их деформации. В большей степени были повреждены листья в варианте с самой высокой концентрацией МФК (0.01 моль/л).

Таблица 23

**Влияние метилфосфоновой кислоты (моль/л)
на линейные размеры листьев (восьмой день опыта)**

Вариант	Береза		Ольха	
	Длина, см	Ширина, см	Длина, см	Ширина, см
0 (контроль)	2.0±0.3	1.3±0.2	2.1±0.4	1.7±0.30
$5 \cdot 10^{-5}$	2.0±0.3	1.4±0.3	2.2±0.5	1.70±0.4
$5 \cdot 10^{-4}$	1.9±0.3	1.4±0.2	1.9±0.3	1.5±0.30
$5 \cdot 10^{-3}$	1.40±0.2	1.0±0.2	1.7±0.3	Листья сложены, не развернулись
0.01	–	–	1.2±0.3	

Одной из причин серьезного повреждения листьев в вариантах с высокой концентрацией МФК является нарушение водного режима. Установлено, что содержание воды в листьях зависело не только от концентрации МФК, но и от расположения листьев (табл. 24). В верхних узлах листья были в большей степени оводнены по сравнению с листьями, расположенными в нижних узлах.

МФК оказывала влияние на пигментный комплекс листьев (рис. 20). Под влиянием МФК в высокой концентрации $5 \cdot 10^{-3}$ моль/л происходило достоверное снижение уровня пластидных пигментов. Причем практически одинаково снизилось содержание как зеленых, так и желтых пигментов. Ранее нами изучены эффекты

Таблица 24

Содержание воды в тканях листьев березы, %

Расположение листьев	МФК, моль/л				
	0 (контроль)	$5 \cdot 10^{-5}$	$5 \cdot 10^{-4}$	$5 \cdot 10^{-3}$	0.01
Верхние узлы	78.50±0.92	85.49±0.99	80.78±0.09	68.84±0.69	64.89±6.83
Нижние узлы		65.75±1.78	57.56±7.72	46.33±2.75	47.88±2.32

МФК на пигментный комплекс травянистых растений, однако в большей степени происходило снижение уровня хлорофилла *a* и каротиноидов, тогда как хлорофилл *b* был более устойчив к действию токсиканта (Огородникова, Головки, 2005). Выявленные ответные реакции пигментного комплекса листьев ольхи на действие МФК, по-видимому, связаны с видовыми особенностями.

Таким образом, проведенные эксперименты показали, что черенки растений являются удобным объектом для проведения токсикологических исследований. Отмечены четкие зависимости доза-реакция, которые соотносятся с данными, полученными нами ранее на других видах растений (Огородникова и др., 2004). В качестве показателей при проведении экспериментов с применением черенков могут быть использованы состояние почек, размеры листьев, оводненность тканей, накопление пластидных пигментов, корнеобразование. Наиболее удобны для проведения токсикологических исследований побеги деревьев с набухшими почками, ответные реакции на действие токсикантов можно наблюдать уже в первые дни эксперимента. Опыты с черенками, отобранными ранней весной, с почками, находящимися в покое, требуют большего количества времени. Среди исследованных видов растений (во второй серии опытов) чувствительной к действию МФК была ольха,

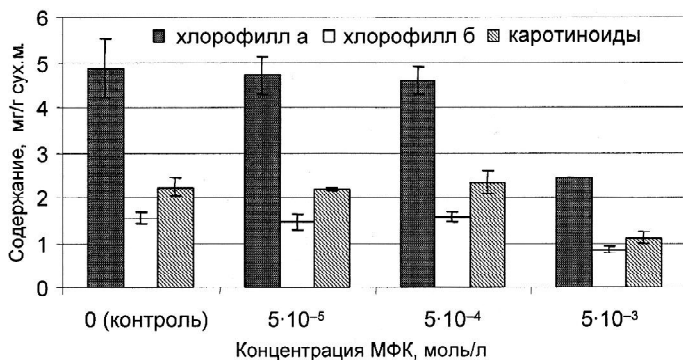


Рис. 20. Влияние МФК на содержание пластидных пигментов в листьях ольхи.

береза характеризовалась большей устойчивостью. Черенки деревьев могут быть использованы в экотоксикологических исследованиях для оценки степени загрязнения почв, вод, донных осадков.

2.11. Биоиндикация состояния водотоков и водоемов по зообентосу

Программа комплексного экологического мониторинга в зоне защитных мероприятий (ЗЗМ) объекта по уничтожению химического оружия «Марадыковский» в Кировской области включает исследование зообентоса как надежного индикатора долговременных процессов трансформации водных биоценозов под влиянием антропогенного фактора.

Исследования осуществлялись в период строительства объекта (2005 г.), проведения пуско-наладочных работ (сентябрь 2006 г.), а также во время функционирования его первой очереди по детоксикации отравляющих веществ (ОВ) (2007 г.). Материалом для работы послужили количественные и качественные пробы зообентоса, отбирившиеся на сети станций систематического наблюдения. Пять станций располагались на 60-километровом участке р. Вятка, попадающем в ЗЗМ объектов хранения и уничтожения химического оружия (ОХУХО): ст. 128 – самая верхняя (фоновая), ст. ЗМИ (зона международной инспекции) – выше устья р. Погиблицы, ст. 79 – в 1 км ниже устья р. Погиблицы, ст. 122 – ниже слияния старого и основного русел р. Вятка, ст. 146 – самая нижняя (контрольная). Две станции были заложены на р. Погиблицы, являющейся водоприемником хозяйственно-бытовых сточных вод очистных сооружений пгт. Мирный и объекта уничтожения химического оружия: ст. 159–1 – выше выпуска очистных сооружений, ст. 66–1 – в устье реки, ниже выпуска сточных вод (рис. 21). Нумерация станций дана в соответствии с единой схемой комплексного экологического мониторинга территории ЗЗМ.

Пробы зообентоса отбирались ежегодно в августе-сентябре, в период наиболее активного функционирования донных биоценозов. Отбор проб проводили гидробиологическим скребком и штанговым трубчатым дночерпателем Мордухай-Болтовского по стандартным методикам (Руководство..., 1982; Руководство..., 1983). На каждой станции отбирали по две количественных и одной качественной пробе. Далее их промывали с помощью сита из мельничного газа № 23 и фиксировали 4%-ным формалином. В зависимости от таксономической группы беспозвоночных определяли до уровня вида, рода, семейства, отряда или класса. Представителей отрядов Odonata, Ephemeroptera, Plecoptera и Trichoptera определяли до вида.

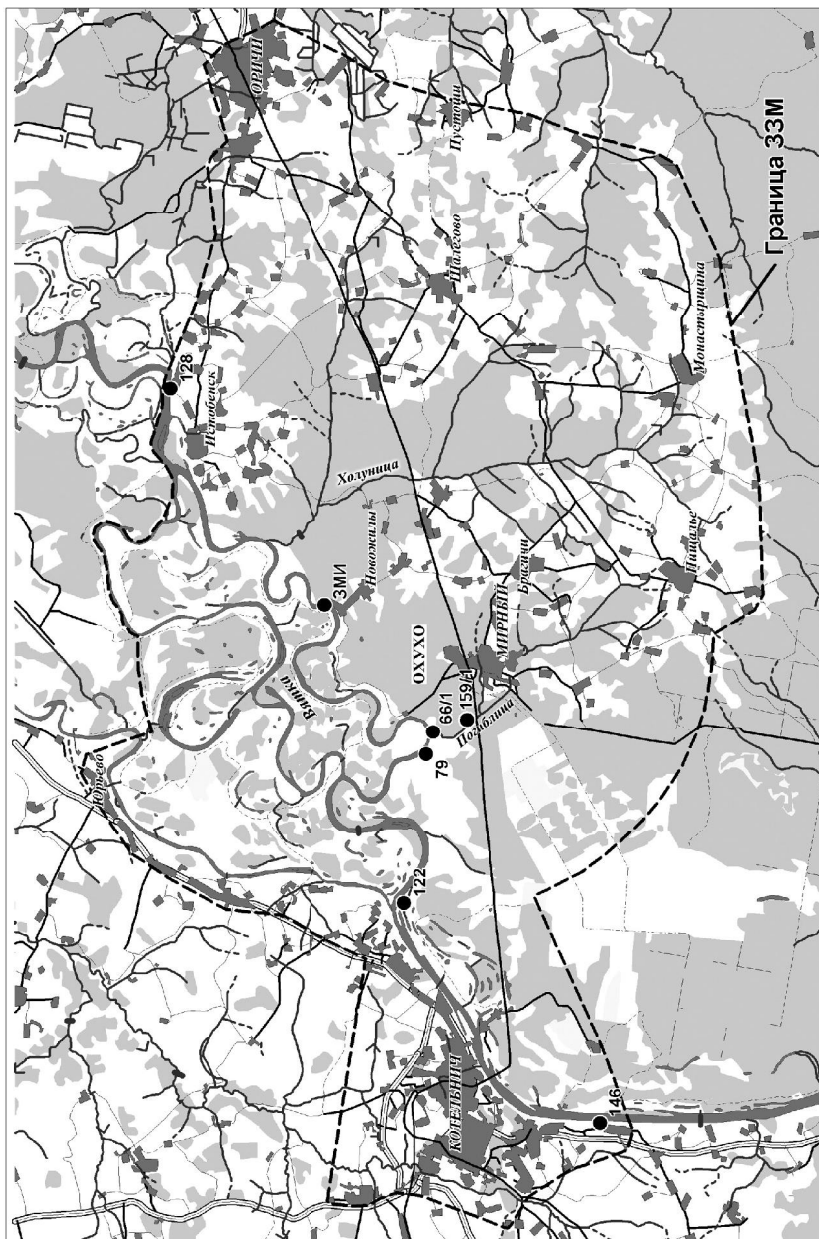


Рис. 21. Карта-схема расположения станций гидробиологического мониторинга в ЗЗМ ОХУХО «Марадыковский».

Для характеристики состояния донных биоценозов использовали показатели: число видов, численность и биомассу. При определении качества поверхностных вод применяли индексы Вудивисса (Вудивисс, 1977; Руководство..., 1983), олигохетный индекс Гуднайта и Уитлея (Руководство..., 1983; ГОСТ 17.1.3.07-82), индекс Балужкиной (Балужкина, 1976). При статистической обработке результатов 2005 г. проанализированы парные корреляции структурных характеристик зообентоса (количество видов, численность, биомасса) и рассчитанных на их основе индексов с 21 гидрохимической характеристикой и 10 показателями донных отложений. Достоверность корреляционной связи оценивали при $p = 0.05$ (Гланц, 1998).

Донные отложения исследуемых рек в основном были представлены песками с разной степенью заиления. На фоновой и контрольной станциях р. Вятка преобладали каменисто-песчаные грунты. В результате исследований обнаружены представители 20 систематических групп зообентоса: гидры (*Hydrida*), нематоды (*Nematoda*), малощетинковые черви (*Oligochaeta*), пиявки (*Hirudinea*), двустворчатые и брюхоногие моллюски (*Mollusca*), клadoцеры (*Cladocera*), копеподы (*Copepoda*), ракушковые (*Ostracoda*) и равноногие (*Isopoda*) раки, водяные клещи (*Hydrachnidia*), водяные клопы (*Heteroptera*), личинки стрекоз (*Odonata*), веснянок (*Plecoptera*), поденок (*Ephemeroptera*), жуков (*Coleoptera*), ручейников (*Trichoptera*), хирономид (*Chironomidae*), мокрецов (*Ceratopogonidae*), мошек (*Simuliidae*) и других двукрылых (*Diptera*). На всех участках встречены олигохеты, остракоды, копеподы, клadoцеры и личинки хирономид. Широкое распространение имели нематоды, водяные клещи, личинки поденок рода *Heptagenia*. Представители этих групп отсутствовали лишь в устье р. Погиблица. Высокая встречаемость отмечена для мелких двустворчатых моллюсков и клопов из сем. *Corixidae*. По биомассе доминировали моллюски и хирономиды. На каменистых грунтах фоновой и контрольных станций р. Вятка к числу доминантов присоединялись ручейники, поденки и пиявки. В 2006–2007 гг. в состав доминирующих групп вошли олигохеты. Численно преобладали хирономиды и олигохеты.

На исследованной территории установлено обитание представителей 126 низших определяемых таксонов¹ (НОТ) донных беспозвоночных, относящихся к пяти типам: кишечнополостные (*Cnidaria*), первичнополостные черви (*Nemathelminthes*), кольчатые черви (*Annelida*), моллюски (*Mollusca*), членистоногие (*Arthropoda*).

¹ При исследованиях многие группы организмов не были идентифицированы до вида, а определялись до таксона более высокого ранга. Перечень определяемых таким образом организмов, следуя рекомендациям А.И. Баканова (2002), лучше называть не списком видов, а списком низших определяемых таксонов (НОТ).

Количество таксонов на общих станциях наблюдения (ст. 128, 79, 122, 66–1, 146) за период с 2005 по 2007 г. несколько возросло: в 2005 г. их отмечалось 66, в 2006 г. – 70, в 2007 г. – 74.

Встречено 17 видов-индикаторов сапробности. На долю олиго- и β -мезосапробов в отдельные годы приходилось от 53 до 64%. Качественный состав видов-индикаторов в течение трех лет во многом был сходен, за исключением устья р. Погиблица (ст. 66–1), где в 2007 г. отмечено массовое размножение полисапробного вида *Tubifex tubifex* O.F. Muller. Это свидетельствует о нарастании органического загрязнения на данном участке.

Количественные характеристики зообентоса р. Вятка представлены графически (рис. 22–24). В 2006 г. отмечен рост числа видов на верхних станциях (128, 79), в то время как на нижних (122, 146) оно оставалось практически неизменным. В 2007 г. на ближайших к объекту станциях (ЗМИ, 79) этот показатель резко снизился до значений ниже уровня 2005 г., а на станциях 122 и 146 зафиксирован его рост, т.е. за время строительства и функционирования ОХУХО произошло увеличение, а затем сокращение числа видов зообентоса. По имеющимся в литературе сведениям зависимость количества видов от степени загрязнения водоема не является линейной, вначале отмечается увеличение данного показателя и лишь при дальнейшем усилении антропогенного пресса – снижение (Балушкина, 1997; Шитиков и др., 2003).

Рядом авторов (Балушкина, 2004) число видов в сообществе донных животных признается наиболее уязвимой характеристикой и показывает зависимость от наибольшего числа гидрохимических параметров. По нашим исследованиям для количества видов установлены значимые отрицательные корреляции с семью гидрохимическими показателями: биохимическое потребление

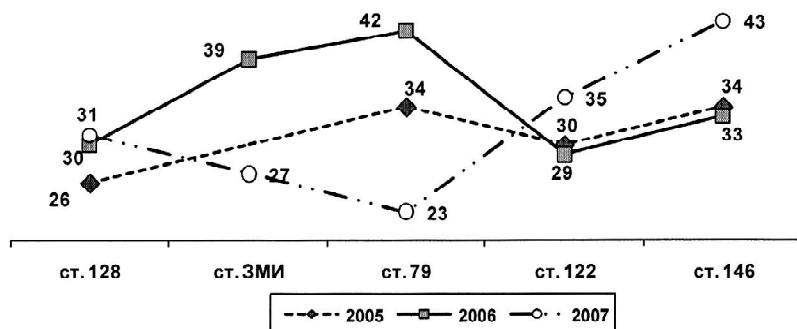


Рис. 22. Число видов зообентоса на участке р. Вятка в ЗЗМ ОХУХО «Мардыковский».

кислорода (БПК_5 , $\text{БПК}_{\text{полное}}$), индекс загрязнения воды, концентрации аммонийного и нитритного азота, сульфатов и фосфора фосфатов.

Численность зообентоса в р. Вятка колебалась от 2.1 до 34.2 тыс. экз./ м^2 (рис. 23). Среднее значение данного показателя на протяжении трех лет несколько уменьшилось (с 13.2 до 11 тыс. экз./ м^2). Самые низкие значения численности отмечались на станции 79, расположенной ниже впадения р. Погиблицы.

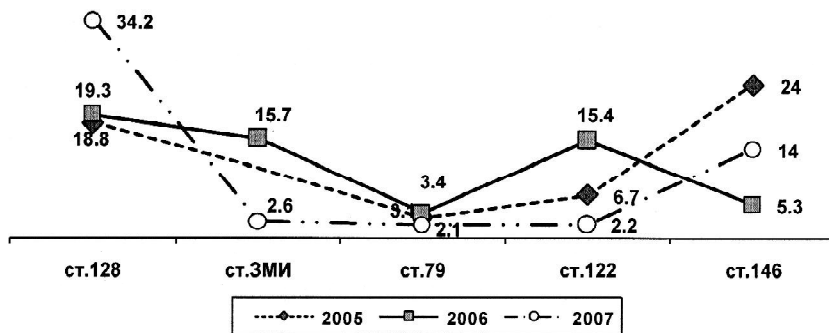


Рис. 23. Численность зообентоса (тыс. экз./ м^2) на участке р. Вятка в ЗСМ ОХУХО «Марадыковский».

Биомасса зообентоса колебалась от 0.9 до 381.9 г/ м^2 (рис. 24). В целом для наблюдаемого участка отмечено увеличение среднего значения биомассы с 28.3 в 2005 г. до 162.3 г/ м^2 в 2007 г. (без учета крупных двустворчатых моллюсков – до 56.4 г/ м^2). Рост данного показателя в основном обусловлен увеличением массы моллюсков, выходом их в доминирующую группу, что является нормальным для бентосных сообществ р. Вятка.

По результатам биоиндикационной оценки с использованием биотического индекса Вудивисса воды р. Вятка на протяжении всего периода наблюдения характеризовались вторым классом качества (чисто). Индекс Балашкиной на большинстве станций соответствовал классу умеренно загрязненных вод, однако в пределах указанного класса отмечен рост его среднего значения по годам (2005 г. – 2.1, 2006 г. – 3.4, 2007 г. – 4.3).

Олигохетный индекс также проявил тенденцию к увеличению (рис. 25). В 2005 г. он соответствовал I–II классам качества воды. В 2006 г. установлен рост олигохетного индекса на протяжении всего участка р. Вятка до значений II–IV классов. В 2007 г. на средних станциях продолжалось его нарастание с максимальным значением (V класс, грязно) на ст. 79. Динамика олигохетного

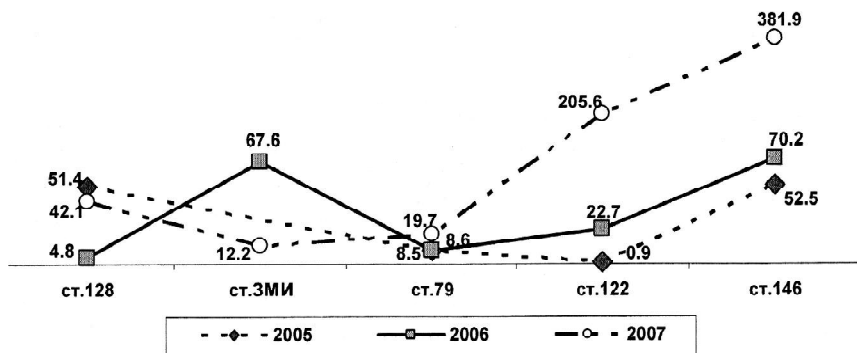


Рис. 24. Биомасса зообентоса ($\text{г}/\text{м}^2$) на участке р. Вятка в ЗЗМ ОХУХО «Марадыковский».

индекса свидетельствует об усилении степени органического загрязнения и эвтрофикации р. Вятка в ЗЗМ ОХУХО.

Неблагоприятные тенденции изменения бентосных сообществ, наиболее ярко выраженные у левого берега на ст. 79 в 2006–2007 гг., проявились в сокращении основных групп зообентоса, исчезновении личинок поденок, ручейников, увеличении численности олигохет до 96.3%. Выявленные изменения, вероятно, обусловлены влиянием вод р. Погиблицы.

В устье р. Погиблицы, расположенной ниже выпуска сточных вод, условия обитания бентосных организмов за время наблюдения существенно изменились. Изначально этот участок характеризовался быстрым течением, низкой температурой воды, наличием песчаных грунтов, присутствием в бентосе олиго- и β -мезо-

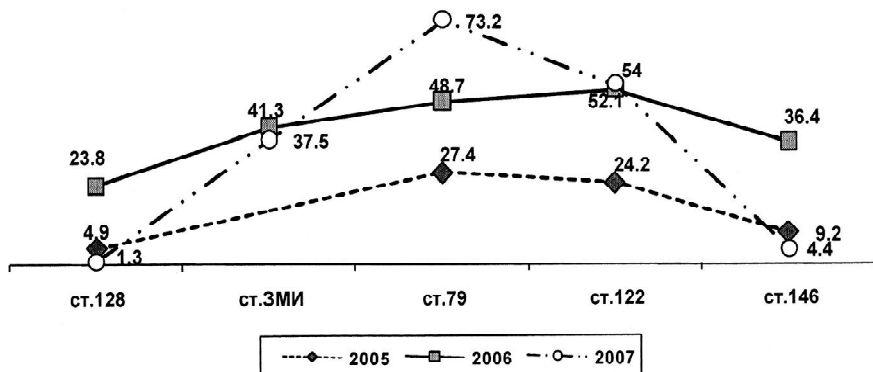


Рис. 25. Значения олигохетного индекса на участке р. Вятка в ЗЗМ ОХУХО «Марадыковский», %.

сапробных видов. Однако еще до начала строительства объекта уничтожения химического оружия здесь отмечалось снижение био-разнообразия зообентоса, происходящее под влиянием сброса сточных вод пгт. Мирный и воинской части. В 2006 г. зарегистрировано ухудшение состояния донных сообществ, проявившееся в сокращении числа видов, резком уменьшении численности и биомассы зообентоса, снижении индекса Вудивисса до пяти баллов. Отмечено угнетение всех групп организмов, в первую очередь, личинок веснянок, поденок, ручейников, на фоне слабого развития хирономид и олигохет.

В период летне-осеннего сезона 2007 г. из-за высокого уровня воды в р. Вятка произошло подпруживание устья р. Погиблицы, что послужило причиной замедления течения и заиления дна. Накоплению ила на дне реки также способствовало поступление загрязняющих веществ, в том числе соединений азота и фосфора, по которым отмечалось превышение нормативов предельно допустимых сбросов (Ашихмина и др., 2008). Иловые массы на дне реки имели черный цвет и неприятный запах, что свидетельствовало о преобладании в них восстановительных процессов. Подобная ситуация часто бывает обусловлена поступлением аллохтонной органики, с переработкой которой водоем не справляется. Изменившиеся абиотические факторы повлекли перестройки в бентосном сообществе. Биомасса возросла с ничтожно малых значений до 7.3 г/м². Численность также увеличилась с 1.5 до 7.1 тыс. экз./м². Ведущее место в видовой структуре заняли представители пеллофильной фауны (обитатели илистых грунтов). Как по численности, так и биомассе преобладали олигохеты, составляя соответственно 77.5 и 75.1%. Индекс Вудивисса составил 6 баллов, что соответствовало третьему классу качества воды (умеренно загрязненный водоем). Индекс Балашкиной равнялся 5.1 и также характеризовал реку как умеренно загрязненную. Олигохетный индекс составил 77.5% и в сравнении с предшествующими годами вырос до значений V класса (грязно). Результаты многолетних наблюдений позволяют говорить о полной смене бентосного сообщества в устье р. Погиблицы и ухудшении биоиндикационных показателей.

Гидробиологические исследования 2007 г., ст. 159–1 р. Погиблицы, показали, что по количеству видов, общей численности и биомассе биоценозы устьевых участков оказались беднее расположенных выше (рис. 26). Вероятной причиной снижения этих показателей является поступление в реку сточных вод с очистных сооружений. Таксономическое богатство зообентоса на ст. 159–1 на треть превышало значение данного показателя на ст. 66–1. На верхнем участке встречены гидры и личинки веснянок – обитате-

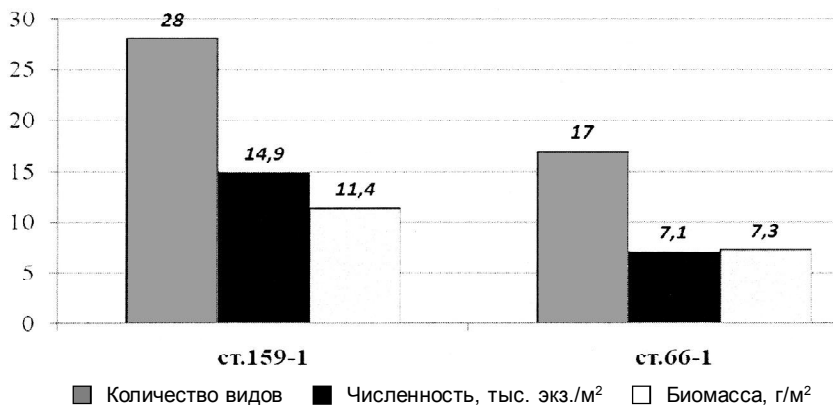


Рис. 26. Количественные показатели зообентоса р. Погиблицы в ЗЗМ ОХУХО «Марадыковский» по данным 2007 г.

ли чистых вод. Отмечено присутствие организмов – индикаторов β-мезосапробной зоны: моллюск *Acroloxis lacustris* Linne и личинка поденки *Baetis vernus* Curtis. Доминирующие организмы – олигохеты, доля которых составила 66.6% численности и 46.6% биомассы. В качестве субдоминантов выступали личинки хирономид. Значительная часть численности приходилась также на долю кладоцер, а биомассы – на долю моллюсков. По данным биотического индекса Вудивисса вода в створе характеризовалась как чистая, по индексу Балушкиной – как умеренно загрязненная, по олигохетному индексу – как загрязненная. Несмотря на то, что большинство характеристик на ст. 159–1 р. Погиблицы свидетельствовали о лучшем состоянии бентосных сообществ, чем в устье реки, высокие значения индекса Балушкиной и, в особенности, олигохетного индекса (57.1%) позволяют предположить наличие источника органического загрязнения на расположенном выше участке реки.

Статистический анализ выявил наличие парных корреляций между структурными характеристиками зообентоса рек в ЗЗМ ОХУХО с химическим составом донных отложений. Установлено, что изменения, происходящие в бентосных сообществах, в наибольшей степени связаны с концентрациями мышьяка и хлорид-иона. Выявлена обратная зависимость общей биомассы зообентоса, а также биомассы моллюсков, личинок ручейников и поденок от данных показателей. Индекс Балушкиной с их увеличением достоверно возрастал. Индекс Гуднайта и Уитлея положительно коррелировал с содержанием в донных отложениях кадмия.

Таким образом, в ходе гидробиологического мониторинга рек в ЗЗМ ОХУХО «Марадыковский» проведена инвентаризация фауны зообентоса, составлен фаунистический список, включивший 126 таксонов донных беспозвоночных. Определены количественные показатели зообентоса. Средняя численность на протяжении трех лет удерживалась на уровне 11–13 тыс. экз./м². Отмечен рост среднего значения биомассы в р. Вятка с 28.3 г/м² в 2005 г. до 162.3 – в 2007 г., в основном обусловленный увеличением массы моллюсков.

Наблюдаемые станции по индексам Вудивисса и Балужкиной отнесены к классу чистых и умеренно загрязненных вод. Полученные в 2007 г. значения олигохетного индекса позволяют говорить о возросшем уровне нетоксичного органического загрязнения рек Погиблица (ст. 66–1) и Вятка (ст. 79).

2.12. Использование организмов и биосистем в ремедиации территорий

При постоянном антропогенном воздействии на почву меняются и разрушаются микробоценозы, свойственные «здоровой» почве. Под «здоровьем» почвы можно понимать способность почвенной биосистемы в заданных пространственных границах поддерживать продуктивность растений и животных, сохранять приемлемое качество воды и воздуха, а также обеспечивать здоровье людей, животных и растений (Кожевин, 2007). Одним из наиболее эффективных методов очистки окружающей среды от техногенных загрязнений является биоремедиация, при которой постепенное восстановление исходных параметров почвенного плодородия может происходить спонтанно за счет растительно-микробной системы. Однако процессы эти порой очень медлительны и требуются усилия по повышению скорости репарационных процессов, что является одной из первостепенных задач почвенной биотехнологии.

В сравнении с другими методами очистки окружающей среды от загрязнения, биоремедиация *in situ* гораздо дешевле. По экспертным оценкам средняя стоимость способов биоремедиации составляет менее 20% от стоимости химических методов. При рассеянном загрязнении альтернативы биоремедиации просто не существует (Боронин, 1999). В отличие от промышленной биотехнологии, где имеется возможность выдерживать все параметры технологического процесса, биоремедиация, как правило, осуществляется в открытой системе, т.е. в окружающей среде. Разнообразие поллютантов, включая токсины биологического происхождения,

попадающих в окружающую среду, диктует и разнообразие методов биоремедиации и применение широкого круга организмов-биоремедиаторов. В конечном итоге, скорость и качество биоремедиационных процессов определяются тремя возможностями организмов или биосистем: 1) способностью к разрушению поллютантов до соединений менее токсичных или не токсичных совсем, 2) способностью извлекать поллютанты из окружающей среды и тем или иным способом производить их детоксикацию, 3) способностью ингибировать деятельность организмов-токсикообразователей. Первая особенность биоремедиаторов связана с синтезом экзоферментов, чаще всего гидролитических или оксидоредуктаз; вторая особенность определяется различными метаболическими механизмами, переводящими токсиканты в неактивное состояние; третья основана на механизме антагонистической репрессии (Фокина и др., 2008; Домрачева и др., 2009).

В системе биоремедиационных мероприятий опираются на следующие группы организмов, способных снижать токсичность загрязненных почв:

- аборигенную микрофлору, при этом требуются дополнительные приемы, обеспечивающие более активное размножение автохтонных видов, разрушающих или адсорбирующих ксенобиотики;

- выделенные и отселектированные штаммы микроорганизмов, обладающие деструктивной способностью в отношении загрязняющих веществ. В этом случае используют и отселектированную аборигенную микрофлору, и специализированные микроорганизмы, выделенные из других загрязненных местообитаний, чуждые для данного места (прием получил название «биоаугментация»);

- скомбинированные консорциумы микроорганизмов, члены которых аддитивно дополняют оздоровительные функции партнеров;

- высшие растения-фиторемедиаторы, способные аккумулировать загрязняющие вещества в своих органах, благодаря чему происходит удаление поллютантов непосредственно из почвы или воды с последующим удалением из экосистемы самих растений;

- ассоциативные растительно-ризомикробные комплексы, в которые микробы-детоксиканты вводятся путем инокуляции семян или иного посадочного материала.

Таким образом, накоплен сравнительно большой опыт биорекультивации техногенных территорий с использованием организмов различных систематических групп. Помимо этого, проводятся стандартные исследования, в которых изучаются абиотические факторы, влияющие на скорость процесса биодеградации и глуби-

ну очистки от загрязнителя (температура, рН, влажность, уровень аэрации, концентрация самих загрязняющих веществ, наличие минеральных и органических источников питания для организмов-деструкторов и т.д.).

Для эколого-токсикологической характеристики биоремедиационных мероприятий предлагаются критерии оценки безопасности и эффективности технологий биоремедиации почвы: 1. Выделенные штаммы-биодеструкторы изучают на безвредность для теплокровных тест-животных по наиболее строгим критериям, принятым в международной практике для микроорганизмов-продуцентов лекарственных препаратов. 2. Перед биоремедиацией составляют (на основе данных химического анализа) карту участка, содержащую информацию о фактическом содержании загрязняющих веществ в почве и их распределении по почвенным горизонтам. 3. Для всесторонней оценки эффективности биоремедиации изучают интегральную токсичность почвы и ее биофункциональную активность. 4. Оценивают риск заболеваемости населения, проживающего в зоне биоремедиации (Жариков и др., 2005).

Стратегия использования микроорганизмов в охране окружающей среды осуществляется по двум главным направлениям – экстенсивному и интенсивному. Экстенсивные методы основаны на стимулировании или ингибировании деятельности аборигенных микроорганизмов, разрушающих ксенобиотики и представляют собой самостоятельный раздел биотехнологии, оперирующий с естественными ассоциациями в местах их природного существования. Эти методы основаны на процессах, характеризующихся небольшими скоростями, но они могут быть применены для охраны от загрязнения огромных объемов почв и природных вод при небольших капитальных затратах. Интенсивные методы основаны на интродукции активных микроорганизмов-деструкторов в загрязненную почву в виде суспензии свободных или иммобилизованных на специальных носителях клеток.

Биоремедиация с использованием аборигенной микрофлоры. Это группа приемов, которая в настоящее время используется наиболее часто. На загрязненные территории для стимуляции аборигенных микробных популяций вносят различные вещества: окислители, косубстраты (мелассу, этанол, навоз, навозные стоки), источники азота и фосфора, эмульгаторы. Для улучшения аэрации проводится вспашка почвы. Применимость и эффективность использования различных технологий активации автохтонной микрофлоры зависит от «возраста» и характера загрязнения, механического состава почвы, размера очищаемой территории и направления ее хозяйственного использования (Ножевникова, 2004; Градова, 2007). В последнее время предложен сорбционно-биоло-

гический метод, основанный на использовании природных сорбентов и агроприемов, создающих оптимальные условия для развития и жизнедеятельности собственной специфической почвенной биоты (Васильева и др., 2003). При этом сорбент играет роль своеобразного буфера, который поддерживает концентрацию химикатов в почвенном растворе на низком уровне токсичности, обеспечивая тем самым условия для детоксикации как растворенных, так и сорбированных ксенобиотиков.

Предложен оригинальный прием активизации аборигенной микрофлоры, участвующей в деструкции нефти, который заключается в периодическом (один раз в 4 мес.) внесении в загрязненную почву углеводородокисляющих бактерий (Скворцова, 2002). Другими авторами (Плешакова и др., 2005) для стимуляции аборигенной нефтеокисляющей микрофлоры в почвах, имеющих разный срок и тип нефтяного загрязнения, предлагаются приемы, основанные на внесении минеральных удобрений, мелассы и поверхностно-активных веществ. Самая значительная убыль нефти (46% за 9 мес. культивирования) наблюдалась при внесении всего комплекса стимулирующих добавок. Снижение содержания нефти в почве на 98.2% за 7 мес. биоремедиационных работ было достигнуто при комплексном использовании аборигенной микрофлоры, стимуляцию развития которой проводили путем внесения азотно-фосфатных удобрений. Дальнейшая интенсификация процесса деструкции углеводородов осуществлялась путем интродукции в нефтезагрязненную почву предварительно выделенных из нее же нефтеокисляющих микроорганизмов, биомасса которых наращивалась в лабораторных условиях и в полевом резервуаре. Для ликвидации остаточных углеводородов, снижения фитотоксичности почвы и доведения всех агрохимических характеристик до нормы очищенную почву засеивали люцерной (Карасева и др., 2005).

Биоремедиация с использованием интродуцируемых активных штаммов микроорганизмов-деструкторов. Обязательными условиями успеха интродукции являются: подробное исследование состояния экосистемы, в которую будут введены микроорганизмы-деструкторы; уровня концентрации загрязняющего вещества; деструктивной активности интродуцента. Прогноз успеха интродукции выделенного микроорганизма-деструктора составляется на основании проверки его стабилизации в модельной экосистеме и проявления деструктивных свойств на уровне микробной нагрузки при соответствующих концентрациях загрязняющего вещества. Данные прогноза должны сочетаться с показателями абсолютной экологической безопасности интермедиатов тех метаболических преобразований, которые свойственны данному микроорганизму (Самсонова, 2000). Кроме того, значительные успехи

биоремедиационных мероприятий зависят от способа закрепления микроорганизмов-деструкторов на различных носителях – природных для почвы (торф, сапропель, различные растительные остатки) и тонковолокнистых, мелкозернистых, образующих большую поверхность для закрепления – при очистке сточных вод.

Комбинацией необходимых свойств для проведения биоремедиации, включая ростстимулирующий эффект и антагонистическую активность против фитопатогенов обладают, в частности, бактерии рода *Pseudomonas* (Боронин, 2002; Логинов, 2004). Биопрепараты, разработанные на основе штаммов этого рода, применяются как для защиты культурных растений от болезней, так и для ремедиации почв и водоемов, загрязненных нефтью и тяжелыми металлами. Биовыщелачивание для очистки почв, загрязненных ТМ, с последующей постадийной экстракцией осуществляется с помощью автотрофных бактерий *Thiobacillus* spp., продуцирующих серную кислоту (Kauser et al., 2001). Наибольшее извлечение ТМ (~90%) установлено для Ba, Cu, Pb; для Cd, Co, Ni, Sr – 60–80%.

Изучена возможность удаления высокотоксичного металла кадмия из сточных вод с помощью живой и неживой биомассы актиномицетов (Kefala et al., 1999). Было показано, что параметры, влияющие на эффективность процесса удаления кадмия, – это время контакта, pH раствора, температура и концентрация биомассы бактерий и токсичного металла. Вслед за биосорбцией кадмия был использован метод дисперсионно-воздушной флотации для отделения собранных суспендированных нагруженных металлом микроорганизмов. При использовании оптимальных условий достигалось более чем 95%-ное удаление кадмия из раствора. В результате экспериментального и математического моделирования популяционной динамики ризосферных бактерий в условиях кадмиевого стресса была рекомендована к использованию в составе биопрепаратов для стимуляции роста растений в условиях загрязнения тяжелыми металлами бактерия *Klebsiella mobilis* 880, которая обладала наибольшей миграционно-иммобилизационной активностью, наибольшей выживаемостью при кадмиевом стрессе (Пищик и др., 2005). При удалении из растворов ТМ используют и такую бактерию, как *Arthrobacter vicosus* (Quintelas, Tavares, 2002). Популяция бактерий, помещенная на гранулированный активированный уголь, способствовала удалению из загрязненного раствора 50–100% свинца и 30–100% железа. Для удаления свинца из синтетических сточных вод используется отработанная биомасса *Corynebacterium glutamicum*, которая накапливается в ходе промышленной ферментации лизина (Choi, Yun, 2004). Когда свинец связывается с биомассой, pH раствора падает, указывая, что

протоны в биомассе замещены на ионы свинца. По сравнению с другими сорбентами, такими как природный цеолит, активированный уголь и синтетические ионообменные смолы, протонированная биомасса коринебактерий признана вполне удовлетворительным биоматериалом для биоочистки загрязненных вод.

Интродукция микроорганизмов-деструкторов в активный или II и III очередей биологических очистных сооружений г. Могилев успешно активизировала очистку производственных и ливневых стоков объемом 130 тыс. м³/сут. от ингредиентов производства лавсана – метанола, динила, этиленгликоля, параксилола, диметилового эфира терефталевой кислоты до ПДК для очистных сооружений (Алещенкова и др., 1994, 1997).

Высокую эффективность удаления свинца из водных растворов показывают дрожжи *Rhodotorula glutinis*, способные за 10 мин. сорбировать 80% свинца (Cho Dae Haeng, Kim Eui Yong, 2003). Эффективность сорбции резко возрастала при увеличении концентрации биомассы до 2 г/л и далее сохранялась практически постоянной. Максимальная способность к сорбции свинца составляла 73.5 мг/г биомассы. Механизм удаления свинца с помощью дрожжей предусматривает прямое сорбционное взаимодействие с биомассой путем ионообмена или осаждения при высвобождении фосфата из биомассы. Эффективными биосорбентами таких металлов, как Ag, Au, Cd, Co, Cr, Ni, U, Th, Zn являются дрожжи родов *Saccharomyces*, *Candida*, *Pichia*. Оценка сорбционной способности организмов базируется на классической изотерме сорбции, которую получают в ходе равновесных экспериментов и которая зависит от pH, свойств ионов металлов, концентрации биомассы, присутствия различных органических и неорганических ионов, температуры. Дрожжевая биомасса может быть получена с помощью использования многих промышленных процессов, что значительно уменьшает стоимость сорбента (Подгорский и др., 2004). Не только дрожжи, но и мицелиальные микромицеты способны удалять ТМ из водных сред. Данная способность к биосорбции Pb, Cd, Ni, Cr обнаружена у *Rhizopus arrhizus* и *Aspergillus niger* (Bhattacharyya et al., 2002). Ризопус максимально адсорбировал свинец (44.5%). Аспергилл – кадмий (59.7%). Показана возможность адаптации грибов к высоким концентрациям ТМ (100 мг/л) на стадии активного роста. В этом случае адсорбция свинца ризопусом составляет около 60%. Авторы предлагают адаптированные к высоким концентрациям ТМ штаммы грибов использовать для удаления ТМ из промышленных сточных вод.

Спорообразующие бактерии *Bacillus* sp. (биопрепарат Бациспектин) успешно применяются для снижения фитотоксичности нефтезагрязненной серой лесной почвы. При этом снижение токсико-

за почвы происходит не только в результате деградации нефти, но и путем подавления бациллами фитотоксических форм микромицетов, численность которых через полгода инкубации внесенных бактерий уменьшается на 12–20%, через год – на 20–25% (Киреева и др., 2003). Скорость самоочищения почвы от нефти повышается и в случае внесения различных видов рода *Azotobacter*. Доказано, что эти бактерии способны усваивать углеводороды нефти в качестве единственного источника углерода и энергии как в присутствии связанного азота, так и при азотфиксации (Градова и др., 2003). Кроме того, азотобактер активирует размножение и аборигенных углеводородокисляющих бактерий, входящих в состав препарата деворойл. Вследствие этого использование *Azotobacter* рекомендуют для повышения эффективности биоремедиации нефтезагрязненных почв.

Наряду с бактериями в качестве основы биопрепаратов для ремедиации нефтезагрязненных почв применяются, хотя и реже, грибы, способные к утилизации ксенобиотиков. Так, при культивировании специально отобранных штаммов ксилосапротрофных базидиомицетов снижение содержания нефти в субстрате составило 37–39% (род *Trametes*) и 21–22% (род *Fomitopsis*) за три недели (Ильчибакиева и др., 2009). Грибы развивались не только на поверхности, но и по всему объему нефтезагрязненного субстрата.

Высоко оцениваются перспективы создания биопрепарата на основе штаммов бактерий р. *Bacillus* для ремедиации почв, загрязненных полихлорированными бифенилами (ПХБ). Коллекционные штаммы бацилл, выделенные из биогумуса и сероземных почв, загрязненных гексахлорциклогексаном, способны выживать в среде, где единственным источником питания и энергии являются ПХБ, и активно разрушают данные соединения (Ким и др., 2004).

На основании результатов изучения активности микроорганизмов-деструкторов хлорфенолов выявлена высокая способность представителей родов *Rhodococcus*, *Pseudomonas* и *Bacillus* разрушать токсиканты, что в полной мере оправдывает использование их в очистке загрязненной почвы (Алеценкова и др., 2004).

Разработаны технологии восстановления городских почв, загрязненных полициклическими ароматическими углеводородами (ПАУ) на основе биопрепаратов, в состав которых включены аборигенные микроорганизмы-деструкторы ПАУ, носители для микроорганизмов и сорбенты для загрязнителей (Малахова и др., 2007). Внесение в почву микробиологического препарата резко ускоряет процесс биodeградации ПАУ по отношению к контрольной необработанной загрязненной почве. За 3 мес. наблюдений в опытных вариантах разложилось от 65 до 95% ПАУ в зависимости от их концентрации и композиции препарата.

В экспериментах по биоремедиации нарушенных микробоценозов почв лесопитомников использовали метод биоаугментации, предполагающий внесение в загрязненную почву специализированных микроорганизмов, способных изменить почвенную микробиоту и, тем самым, улучшить фитосанитарное состояние почв. Опытами было установлено, что наиболее активными микроорганизмами-интродуцентами для санации серых почв южно-таежной зоны Сибири являются микромицеты из р. *Trichoderma* и бактерии из р. *Pseudomonas* (Сорокин и др., 2006).

В последние годы появился повышенный интерес к фотосинтезирующим микроорганизмам – цианобактериям (ЦБ) как предпочтительным биоремедиационным агентам по сравнению с гетеротрофными бактериями вследствие их независимости от углерода, а у азотфиксирующих гетероцистных штаммов – и от азота. Так, для очистки воды от фенолов, которые являются токсичными компонентами некоторых промышленных предприятий, использовали цианобактерию *Phormidium valderianum* (Shashirekha et al., 1997). Представители родов *Chroococcus*, *Oscillatoria*, *Phormidium* обнаружены в массе в сточных водах предприятий, производящих пестициды, удобрения, красители для тканей, что делает эти ЦБ перспективными в отношении создания биосорбционных ловушек для токсикантов (Parikh et al., 2006). Разрабатываются технологии удаления ТМ из сточных вод с помощью экзополисахаридов ЦБ *Cyanospira capsulate*. При этом установлено, что эффективность удаления металлов прямо связана с высоким соотношением поверхности к объему в системе, а биомасса ЦБ может многократно использоваться в циклах сорбции-десорбции металла без снижения эффективности его удаления (Papari et al., 2006).

Проведены исследования, которые доказали, что продукты жизнедеятельности ЦБ, развивающихся в очистных сооружениях, стимулируют рост и активность бактерий, утилизирующих фенол, дихлорацетат и дихлорфеноксиуксусную кислоту. Одновременное присутствие экссудатов ЦБ и указанных трех субстратов оказывало синергическое действие на бактерии, осуществляющие биodeградацию контаминатов (Kirkwood et al., 2006).

Оздоровительный эффект ЦБ проявляется также при их инокуляции в химически загрязненную почву. Антистрессорная способность ЦБ была показана в опытах с образцами почв, отобранных вблизи объекта хранения и уничтожения химического оружия (ОХУХО) «Марадыковский» в Кировской области и содержащих повышенную концентрацию мышьяка (Домрачева и др., 2006). Так, предпосевная обработка семян пшеницы культурой *Nostoc paludosum* значительно повышала всхожесть растений (табл. 25).

Таблица 25

Влияние цианобактериальной обработки на всхожесть семян пшеницы в образцах почвы, отобранных вблизи ОХУХО

Содержание As, мг/кг	Всхожесть, %	
	без цианобактериальной обработки	с цианобактериальной обработкой
2.04	70.0	73.3
2.26	23.3	40.0
3.44	30.0	60.0

Биоремедиация с использованием микробных консорциумов. Микробные консорциумы (сообщества, ассоциации), как правило, включают несколько видов или штаммов микроорганизмов, искусственно сконструированных или природного происхождения. В основном эти организмы объединяются за счет трофических связей типа метабиоза или протокооперации и успешно функционируют пока в среде есть субстраты, поддерживающие их жизнедеятельность, включая высокотоксичные соединения.

Так, из зон антропогенного загрязнения выделена ассоциация штаммов *Pseudomonas stutzeri* и *Ps. putida*, способная к деструкции цианидов и тиоцианатов при их очень высокой концентрации в различных средах (Григорьева, 2006). При совместном присутствии токсикантов ассоциация псевдомонад использует цианиды как источник азота, а тиоцианат – как источник серы.

С помощью двух различных подходов – эмпирического на основании физиологических и метаболических характеристик штаммов и селекции микроорганизмов деструкторов при периодическом культивировании с нефтью при пониженной температуре – получены микробные ассоциации как основа биопрепарата для биоремедиации почв, загрязненных нефтью и нефтепродуктами, в состав которых входят микроорганизмы-деструкторы углеводородов нефти родов *Rhodococcus* и *Pseudomonas*, психротрофные, галотолерантные, продуцирующие биоэмульгаторы (Нечаева, Филонов, 2006).

Ассоциация грибов, относящихся к родам *Acremonium*, *Aspergillus*, *Mucor*, *Penicillium*, была способна расти на сырой нефти и активно разрушала различные сочетания нефтяных углеводородов. Подобные ассоциации микромицетов-деструкторов перспективны для последующего их применения при разработке проектов биотехнологической очистки окружающей среды (Алиева, 2008).

При использовании созданного на основе природного консорциума микроорганизмов-нефтедеструкторов *Bacillus brevis* и *Arthrobacter* sp. биопрепарата Ленойл уменьшалась фитотоксичность рекультивируемого нефтезагрязненного выщелоченного чернозема

(Киреева и др., 2008). Ремедиационная способность микробного консорциума связана как со снижением содержания в почве остаточных углеводов, так и с перераспределением видов в комплексе почвенных микроорганизмов в сторону уменьшения удельного веса фитотоксических форм.

При исследовании возможного использования комплекса гриба *Pleurotus ostreatus* – почвенная микрофлора для биоремедиации нефтезагрязненных почв – было обнаружено, что гриб метаболизирует в основном ароматическую фракцию, тогда как почвенная микрофлора активно разрушает парафиново-нафтеновые углеводороды нефти. Интродукция гриба способствует деградации более широкого спектра углеводородов нефти (Позднякова и др., 2008).

Для очистки почвы и воды от нефти и нефтепродуктов разработан и внедрен на территории Новополоцкого отделения нефтепровода «Дружба» препарат «Родобел-Т». Способ очистки почвы и технология его использования запатентованы в Республике Беларусь. Этот экологически безопасный препарат предназначен для очистки окружающей среды от загрязнения нефтью и продуктами ее переработки, испытан на нефти, дизельном топливе, мазуте, тяжелых продуктах переработки нефти (гудрон, битум) (Самсонова и др., 2003). Препарат представляет собой ассоциацию микроорганизмов, активно утилизирующих углеводороды нефти. Содержит представителей гидрофильных и липофильных микроорганизмов, что обеспечивает возможность его действия на границе водно-нефтяного слоя и в толще загрязнителя. Микроорганизмы, входящие в препарат, выделены из природы, непатогенны, нетоксичны.

Биоремедиация с использованием природных микробных сообществ. Одним из недостатков использования в биоремедиации выделенных и отселектированных культур гетеротрофных микроорганизмов является то, что они обладают относительно узким спектром биогеохимических функций. В то же время природные сообщества имеют более широкий набор этих функций, так как включают в себя представителей нескольких трофических уровней, в том числе и фотосинтетиков: цианобактерий и эукариотных водорослей. Существование многовидовых микробных сообществ в виде биопленок имеет ряд экологических преимуществ. Биопленки проявляют более высокую адаптивную устойчивость в ответ на любые стрессовые воздействия в сравнении с «рассеянными» популяциями. В случае биопленок затруднено проникновение в глубинные слои токсических веществ. Поэтому удаленные от поверхности клетки успевают перейти в устойчиво-адаптационное состояние и противостоять действию токсических агентов (Szomolay et al., 2005). При использовании подобных многовидовых

вых сообществ для биоремедиации задача заключается в том, чтобы: 1) отыскать и селекционировать микробные сообщества, способные как выдержать токсичность среды, так и интенсивно разрушать загрязнение; 2) реализовать биопроцесс в лабораторном масштабе для демонстрации производительности и масштабируемости; 3) разработать технологическую схему для промышленного процесса и создать сопутствующие технологии, обеспечивающие накопление активной биомассы, запуск процесса и т.д. (Дунайцев, Азбаров, 2003).

Перспективным направлением совершенствования процессов биоремедиации водных и почвенных экосистем является использование альго-цианобактериальных сообществ. Особую устойчивость к загрязняющим веществам проявляют цианобактериальные ассоциации. Они способны адаптироваться к нефти и нефтепродуктам, тяжелым металлам, продуктам уничтожения химического оружия, поддерживать окислительный уровень экосистем за счет выделения кислорода, увеличивать численность гетеротрофных спутников в ассоциациях (Шадрина, 2001; Сопрунова, Дзержинская, 2003; Киреева и др., 2007; Огородникова и др., 2008). Установлено, что консорциум, образуемый матообразующей цианобактерией (ЦБ) *Microcoleus chthonoplastes* и бактериями внутри ее чехла, способен расти в присутствии неочищенной нефти и разлагать ее компоненты. Большинство симбионтов в биопленке относятся к альфа, бета и гамма подклассам *Proteobacteria*, а также группе *Cytophaga/Flavobacterium/Bacteroides*. Отмечено присутствие азотфиксаторов, близких к *Rhizobium* и *Agrobacterium*. Это означает, что, по крайней мере, некоторые бактерии консорциума осуществляют азотфиксацию и разложение углеводов в чехле ЦБ, в то время как сама ЦБ снабжает их «жилем» и продуктами фотосинтеза – кислородом и органическим веществом (Sanchez et al., 2005). Например, при внесении в загрязненную почву нарощенной биомассы природных биопленок с доминированием цианобактерии р. *Oscillatoria* эффективность очистки почвы от нефтепродуктов за 30–90 дней доходила до 100% в зависимости от концентрации нефтепродуктов. Активизация деятельности сообщества и интенсификация процессов разрушения загрязнителя зависела не от внесенной биомассы, а от числа внесенных отрезков осцилляториевых тяжелей, так как из любого отрезка образуется одна зона зарастания, распространение которой не зависит от изначальной биомассы (Шадрина, 2001). Показано также, что цианобактериальные биопленки с доминированием *Phormidium tenuissimum*, *Synechocystis minuscula*, *Synechococcus elongates*, выделенные из техногенных экосистем, при внесении в комплексе с минеральными удобрениями в нефтезагрязненные почвы активи-

зируют процессы деградации нефти (Сопрунова, 2006). Во многом деградационная способность цианобактерий по отношению к нефти объясняется тем, что в колониальной слизи цианобактерий создаются благоприятные условия для развития других микроорганизмов. Например, обнаружено, что даже при концентрации нефти в 5% в биопленках *Nostoc commune* резко возрастает количество углеводородокисляющих бактерий, способных использовать в своем метаболизме компоненты нефти (Киреева и др., 2007).

В опытах с рядом сельскохозяйственных культур установлено, что природные пленки *Nostoc commune* смягчали токсическое действие свинца и метилфосфоновой кислоты (МФК) при выращивании пелюшки и горчицы в загрязненной среде (Огородникова и др., 2008).

Приведенные примеры позволяют считать цианобактериальные сообщества перспективными биотехнологическими объектами для разработки принципиально новых методов реабилитации техногенно загрязненных территорий.

Биоремедиация с использованием высших растений (фиторемедиация). Фиторемедиация – применение растений для очистки загрязненных экосистем. Более десяти фиторемедиационных систем, в которых используют способность растений адсорбировать загрязнители, стали главной составляющей «очистительных» программ по всему миру. К 1998 г. повсеместно было обнаружено около 400 природных растений, способных адсорбировать различные вещества, такие как тяжелые металлы, мышьяк и фтор. Основные достоинства фиторемедиации заключаются в возможности рекультивации больших территорий, более низкой стоимости по сравнению с другими технологиями, высокой эффективности и отсутствии негативного влияния на окружающую среду. Потенциальные возможности детоксикации у растений обусловлены их анатомическим и морфологическим строением, особенностями физиологических и биохимических процессов. Основные фиторемедиационные технологии: фитоэкстракция, ризофилтрация, фитостабилизация, ризодеградация, фитодеградация, фитоиспарение (обзоры: Назаров, Иларионов, 2005; Турковская, Муратова, 2005; Хидака и др., 2005). *Фитоэкстракция* (фитоаккумуляция) заключается в поглощении тяжелых металлов (ТМ) корнями и транслокации их в надземную часть растений и применяется для очистки загрязненных тяжелыми металлами почв. Высокой способностью накапливать тяжелые металлы часто характеризуются трансгенные растения. Например, введением гена крысы в геном табака и водоросли группа ученых под руководством Ру Бинггена из Пекинского университета получила растения, продуцирующие металлотионин – белок, образующийся в печени человека и дру-

гих млекопитающих, который легко связывает тяжелые металлы. По экспертным оценкам, ГМ растения недороги и эффективны в накоплении тяжелых металлов из загрязнений окружающей среды. Теоретически, некоторые гены могут быть внедрены в геном риса для создания его ГМ разновидности, которая будет адсорбировать тяжелые металлы, не накапливая их в зерне. Существуют трансгены – гипераккумуляторы тяжелых металлов, накапливающие в пересчете на сухую массу более 1% Mn, более 0.1% Ni, Co, Cu, Cr, Zn и Pb, более 0.01% Cd (Baker e tal., 2000). При *ризотриации* (фитотриация) происходит адсорбция или осаждение растворенных в воде солей металлов на поверхности корней или других частей водных или наземных растений. Высушенные, сожженные или компостированные остатки растений, содержащих повышенные концентрации загрязнителей, после их аккумуляции, сорбции или осаждения утилизируются или перерабатываются. При *фитостабилизации* осуществляется перевод веществ из растворимой формы в нерастворимую в корневой зоне растений. Технологии *фитовыпарения* (фитовыпаривание, фитоволятизация) позволяют удалить загрязнители из почвы и грунтовых вод в газообразной форме, после чего он рассеивается до безопасных концентраций или подвергается фотоокислению. При *ризодеградации* (фитостимуляция) активными участниками фиторемедиационных мероприятий становятся ризосферные микроорганизмы, осуществляющие деструкцию органических загрязнителей. *Фитодеградации* (фитотрансформация) – процесс биотрансформации или деградации загрязнителей растительными ферментами.

Предпринята попытка создания стратегии биоремедиации экосистем в зонах химического загрязнения высокотоксичным ракетным топливом, которая основывается на результатах комплексных исследований закономерностей взаимодействия с токсикантом почв, растений и сопутствующей микрофлоры (Ермаков и др., 2005). Важнейшим элементом разрабатываемой стратегии является снижение содержания ксенобиотиков в хозяйственно полезной части культурных и дикорастущих растений в районах падения отделяющихся ступеней ракет и зонах действия особо опасных химических производств с помощью созданного авторами стратегии кремнийсодержащего хелатного микроудобрения (КХМ) и его новых композиций. Данные препараты снижают поступление ксенобиотика и продуктов его деструкции в растение, а также компенсируют в зонах экологического риска в получаемой растительной продукции недостающие микроэлементы и биологически активные соединения.

При отборе растений для биоремедиации используют результаты опытов по тестированию на устойчивость при проращивании

семян различных видов на загрязненных средах или непосредственно, отбирая растения в природных условиях при тех или иных видах загрязнения. Так, в серии вегетационных опытов с искусственным загрязнением почвы химически чистыми солями тяжелых металлов (Cu, Pb, Zn) было установлено, что все испытываемые культуры при внесении в почву 5 ОДК (ориентировочно-допустимое количество) ТМ по величине урожайности располагаются в следующем порядке: кормовые бобы > сурепка > гречиха > пырей > тимофеевка луговая (Буравцев и др., 2005).

Было проведено сравнение прорастания семян люцерны и овсяницы на почве, постоянно загрязненной дизельным топливом. Показано, что овсяница проявляет более высокую жизнеспособность, чем люцерна, является относительно толерантной к дизельному топливу и поэтому семена овсяницы могут быть использованы для фитовосстановления дизельнозагрязненных почв (Al-Ghazawi et al., 2005).

Экспедиционные работы в 1998 г. под руководством Чена Тонгина на территориях с плавильными предприятиями выявили папоротник *Pteris vittata*, который не только интенсивно растет в окружающей среде с высоким содержанием мышьяка, но и накапливает его высокий уровень в биомассе. До этого во всем мире не было обнаружено растения, способного к гипераккумуляции мышьяка в концентрации свыше 1000 мг/кг. К настоящему времени изучена генетическая основа гипераккумуляции мышьяка у растений *Pteris vittata*, и этот вид рассматривается как наиболее перспективный для фиторемедиации в Китае.

Такие растения, как крестовник и лисохвост, способны в условиях тундры заселять почву с загрязнением нефтью 10–27%, создавая при этом, благодаря активности почвенных микроорганизмов, очищенные зоны вблизи корней. Как показывает микробиологический анализ, в ризосфере этих растений численность бактерий и грибов на три-четыре порядка выше, чем в загрязненной почве без растений. Делается вывод, что крестовник и лисохвост ускоряют самоочищение загрязненных нефтепродуктами почв и могут быть рекомендованы для их фиторемедиации (Хабибулина, 2009).

Интересны опыты по использованию декоративных культур как фитомелиорантов в городской среде. Показано, что бархатцы, бегонии, амарант и четыре вида газонных злаков (райграс пастбищный, овсяница красная, костер безостый, мятлик луговой) способны аккумулировать свинец и кадмий в своих органах. В конце вегетационного периода растения следует удалять с клумб и цветников вместе с корневой системой для дальнейшей утилизации (Гальченко, Мажайский, 2004).

Создана концептуальная модель технологии фитоэкстракции как одного из экономичных и «мягких» способов ремедиации почв, загрязненных ТМ. Среди культурных или местных дикорастущих растений подбираются виды, производящие большую биомассу и максимально аккумулирующие ТМ без выраженных признаков фитотоксичности. Скорость очистки почв от ТМ повышается за счет использования так называемых эффекторов фитоэкстракции, многократно увеличивающих накопление загрязнителей в пожинаемой надземной массе. В этом качестве чаще всего выступают хелатообразующие агенты. Полученную биомассу утилизируют путем рекуперации ценных цветных металлов либо используют как биотопливо (Галиулин, Галиулина, 2003).

Биоремедиация с использованием растительно-ризомикробных комплексов. Одним из факторов, снижающих эффективность детоксикации поллютантов микроорганизмами, является их относительно низкая численность в почве без дополнительных источников органического вещества, которое для гетеротрофных микробов необходимо как источник питания и энергии. В то же время в ризосфере, где в результате экзоосмоса постоянно депонируются легкодоступные органические вещества в виде сахаров, органических кислот, аминокислот (у бобовых), численность микроорганизмов может быть на один-два порядка выше. В силу взаимовыгодного сосуществования растительно-микробные ассоциации и симбиозы имеют большие преимущества при выживании в неблагоприятных условиях. При этом их выживание обусловлено не только повышением толерантности к ксенобиотикам, но и активным удалением токсикантов из сферы обитания (Турковская, Муратова, 2005). Фитопротекторный эффект реализуется последовательностью событий: бактерии синтезируют фитогормоны (ИУК, этилен), за счет чего усиливается экскреторная активность корней, соответственно растет число бактерий в ризоплане и увеличивается число бактерий, связывающих токсичные ионы в ризосфере. В результате уменьшается число свободных ионов, попадающих в растение (Пищик и др., 2005). В связи с этим привлекательно и перспективно комбинированное использование растений и ризосферных микроорганизмов, стимулирующих рост растений и одновременно обладающих способностью к деградации поллютантов, устойчивости к тяжелым металлам и другим неблагоприятным факторам. В этом плане можно рассматривать два аспекта интродукции толерантных микроорганизмов в ризосферу: 1) при выращивании хозяйственно ценных растений на загрязненных территориях добиваться снижения поступления токсикантов в органы растения и делать сельскохозяйственную продукцию безопасной для человека; 2) снижать токсичность почвы вследствие

деградации поллютанта или закрепления его в клетках микроорганизмов или высших растений, которые в дальнейшем отчуждаются из почвы без использования на пищевые или кормовые цели.

В серии опытов было показано, что микробиологическая обработка семян снижает поступление ТМ в органы растений. Так, при инокуляции семян ассоциативными ризобактериями *Azospirillum lipoferum*, *Arthrobacter mysorens*, *Agrobacterium radiobacter*, *Flavobacterium* sp. происходила активная колонизация корней ячменя сорта Абава в присутствии токсичных для растений концентраций свинца и кадмия в почве (до 10 ПДК). Бактеризация семян положительно влияла на рост и улучшала потребление питательных элементов растениями из обогащенной тяжелыми металлами почвы в условиях вегетационного и полевого опытов. Предпосевная обработка семян агро- и флавобактериумами снижала поступление кадмия в разные органы растений на 6–40%. Бактеризация семян азоспириллой и агробактерией понижала поступление кадмия и свинца в растения на 10–50% (Степанок и др., 2003; Белимов и др., 2004). Инокуляция семян пшеницы бактериальными штаммами *Bacillus cereus* и *Ochobactrum intermedium* смягчала токсические эффекты шестивалентного хрома, что выражалось значительным увеличением роста, а также проявлялось в анатомических признаках растения (Faisal et al., 2005).

Инокуляции семян ячменя плазмидосодержащими штаммами бактерий р. *Pseudomonas*, разлагающими полициклические ароматические углеводороды, выделенными из образцов почв, загрязненных углеводородами нефти, эффективно защищала растения от фитотоксического действия последних (Анохина и др., 2004).

Для фиторемедиации почв, загрязненных мышьяком, использовали сахарное сорго, семена которого инокулировали природными и генетически модифицированными штаммами ризосферных бактерий *Pseudomonas aureofaciens*. Генетически модифицированные штаммы бактерий содержали конструкции, которые несли оперон устойчивости к мышьяку и содержали ген цитратсинтазы, продукты которой способствуют повышению растворимости фосфатов и арсенатов в почве, переводя их тем самым в доступную для растений форму. Растения сорго, выращенные из семян, инокулированных рекомбинантными штаммами, лучше выживали в почве, содержащей мышьяк, по сравнению с контрольными растениями. Через 35 сут. после обработки растения, инокулированные штаммом, растворяющим фосфаты, содержали мышьяка почти на 30% больше, а растения, инокулированные штаммом, повышающим устойчивость к мышьяку, – на 20% больше, чем не инокулированные (Сизова и др., 2004). Техника комбинированной био-фитоочистки загрязненных почв или вод пред-

полагает выращивание растений хлопчатника, бобов, кукурузы или папоротника на загрязненных ТМ, мышьяком, цианидами субстратах в ассоциациях с ризосферными микроорганизмами, синергически взаимодействующими, не токсичными, не патогенными, способными питаться корневыми экссудатами растений (грибами *Trichoderma* spp., бактериями *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Burkholderia*). Эта система, будучи привнесена в загрязненный субстрат, эффективно и быстро поглощает токсины, аккумулирует и разлагает загрязнители и сильно снижает токсичность полициклических ароматических углеводородов и фенолов в почве и воде (Vinale et al., 2003).

Определено, что фототрофные и хемотрофные микроорганизмы разных таксономических групп и их консорциумы с водными растениями (азолой, ряской, эйхорнией) способны аккумулировать ионы металлов Ni, Pt, Cu, Pb, Cr, Zn, Ti, Au, а также участвовать в деградации углеводов и других поллютантов. Это позволяет использовать их для очистки сельскохозяйственных и промышленных сточных вод от токсичных тяжелых металлов и для получения рассеянных дорожных металлов (Гоготов, 2005).

Накоплен определенный опыт применения сертифицированных биопрепаратов. Было доказано, что под влиянием ассоциативных микроорганизмов, входящих в состав препарата Микробиовит «Енисей», происходит полное или частичное снижение негативного действия солей цинка на рост и развитие проростков пшеницы. Ассоциативные микроорганизмы в концентрациях 10^4 – 10^5 клеток/мл снижали отрицательное действие солей цинка в интервалах от двух до 32 ПДК (Сомова и др., 2005).

В связи с уничтожением химического оружия на территории России в окружающей среде потенциально могут оказаться продукты детоксикации отравляющих веществ, в частности, такие как тиодигликоль (продукт гидролиза иприта) и метилфоснофая кислота (продукт гидролиза зомана, зарина и отравляющего вещества типа Vx). Установлено, что сорго, овес и подсолнечник при выращивании на почвах, загрязненных данными соединениями, способны при определенных условиях аккумулировать до 25% этих веществ. При совместном действии растений и интродуцированных штаммов микроорганизмов-деструкторов, адаптированных к данным загрязнениям, снижение в почве продуктов детоксикации иприта и зомана в течение 2 мес. достигает 50–60% (Ермакова и др., 2004).

Растительно-микробные системы в биоремедиации универсальны тем, что их можно применять для очистки среды от самых разных загрязнителей, подбирая комбинации компонентов: микроорганизмы–растения–загрязненная среда.

Глава 3 БИОМОНИТОРИНГ ПРИРОДНЫХ СРЕД И ОБЪЕКТОВ

3.1. Мониторинг фоновых территорий

Биологический мониторинг как составная часть экологического мониторинга обязательно должен сопровождаться исследованиями на фоновых территориях.

В рамках программы регионального экологического мониторинга в Кировской области в качестве фоновых определены четыре особо охраняемых территории – это Государственный природный заповедник «Нургуш», заказники «Былина» и «Тулашор» и национальный парк «Атарская Лука». Из данных территорий в центральной части Кировской области, относящейся к зоне листопадных лесов, находятся природный заповедник «Нургуш» и «Атарская Лука», которые по природно-климатическим условиям в наибольшей степени соответствуют исследуемым лабораторией биомониторинга техногенно-нагруженным территориям Кирово-Чепецкой промышленной агломерации, района размещения объекта хранения и уничтожения химического оружия в Оричевском р-не Кировской области.

Из фоновых природных территорий самая близкая от объекта «Марадыковский» и Кирово-Чепецкого химического комбината является территория заповедника «Нургуш» Котельничского р-на, где с 1996 г. в рамках экологического мониторинга коллективом лаборатории биомониторинга проводится мониторинг природного фона. В ходе полевых исследований проведен поиск и выявлены ключевые участки, максимально близкие по биоценотическим условиям к участкам в районе размещения арсенала химического оружия, Кирово-Чепецкого химкомбината и др. Именно на этих участках были заложены постоянные пробные площадки биомониторинга, выполнено их комплексное обследование, составлены экопаспорта фоновых участков.

Специалистами, научными сотрудниками Государственного природного заповедника «Нургуш» мониторинг природных сред и объектов на данной территории проводится с 1994 г. Результаты отражены в книгах «Летопись природы» (2000, 2002–2004, 2006–2009 гг.).

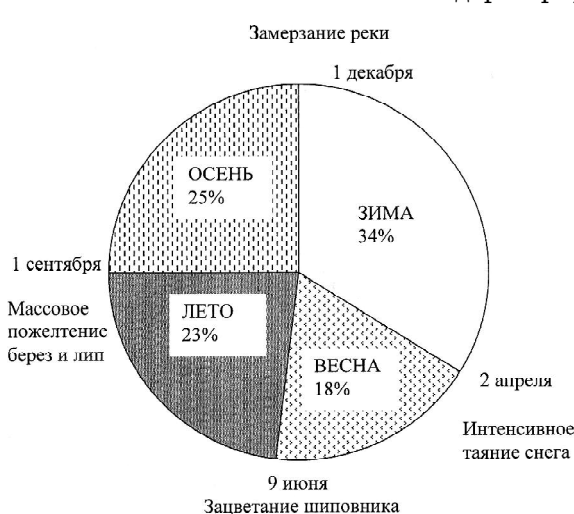
3.2. Календарь природы в Государственном природном заповеднике «Нургуш»

Программа «Летопись природы» предусматривает ведение в заповедниках комплексных фенологических наблюдений (Преображенский, Галахов, 1948). Программа фенологических наблюдений заповедника «Нургуш» составлена с учетом специфики его природно-климатических условий. В нее включены легко различимые и наиболее значимые явления. За основу взят общепринятый список фенологических наблюдений (Шернин, 1960, 1978; Шульц, 1981; Филонов, Нухимовская, 1985; Соловьев, 2005), который в дальнейшем может быть использован для анализа многолетней динамики сезонного развития природы в условиях долины р. Вятка.

Календарь природы заповедника «Нургуш» составлен по результатам фенологических наблюдений научных сотрудников и государственных инспекторов по охране территории (Летопись природы..., 2000, 2002а, 2002б, 2002в, 2002г, 2002д, 2003, 2004, 2006, 2007а, 2007б, 2008, 2009). Для сбора информации были разработаны феноформы и карточки для регистрации явлений, охватывающие основные фенодаты. Фиксация фенодат осуществлялась регулярно на специализированных феномаршрутах.

Средние даты наступления явлений определены на основании непрерывных 10–14-летних наблюдений. Некоторые феноявления наблюдались нерегулярно, продолжительность сбора информации о них указана в табл. 26.

По результатам фенологического мониторинга в заповеднике за 1994–2008 гг. составлен календарь природы, отражающий сезонную динамику



и фенограмма времен года в заповеднике «Нургуш» (рис. 27).

Рис. 27. Фенограмма времен года по результатам наблюдений в заповеднике «Нургуш».

Таблица 26

Календарь природы заповедника «Нургуш» (1994–2008 гг.)

Фенологические явления	Количество лет наблюдений	Дата		
		средняя	ранняя	поздняя
ЗИМА				
Окончательное установление ледового покрова на р. Вятка	15	1.12	12.11.97	31.12.06
Первая песня большой синицы	3	30.01	29.01.08	2.02.03
Появление кольцевых проталин вокруг деревьев (не менее 200 м от опушки леса)	12	6.03.	8.02.99	28.03.06
Глухарь: черчение	3	6.03	26.02.02	15.03.03
Тетерев: первое токование	7	11.03	20.02.03	7.04.04
Дятел большой пестрый: первая "барабанная дробь"	7	13.02	4.01.97	25.03.98
Грач: первая встреча	14	15.03	2.03.98	31.03.95
Появление проталин на склонах южной экспозиции	5	21.03	8.03.03	25.03.08
Появление «барашков» на иве	10	25.03	22.03.03	12.04.95
Скворец: первая встреча	14	27.03	15.03.01	9.04.05
ВЕСНА				
Начало интенсивного таяния снега	14	2.04	15.03.03	21.04.98
Первые проталины на открытых местах	11	3.04	22.03.02, 22.03.04	28.04.98
Появления закраин на р. Вятка	13	5.04	18.02.08	23.04.98
Появление закраин на оз. Нургуш	9	5.04	18.02.08	24.04.98
Крапивница: первая встреча	12	7.04	20.03.02	24.04.98
Комары-толкунцы: первое появление	11	8.04	25.03.08	22.04.98
Мухи: первое появление	3	8.04	30.03.03	19.04.06
Жаворонок полевой: первая песня	9	8.04	28.03.07	28.04.02
Трясогузка белая: первая встреча	12	9.04	4.04.97	14.04.99 14.04.03
Зяблик: первая песня	10	10.04	26.03.02	14.05.00
Кряква: первая встреча особей	14	10.04	2.04.07	20.04.98
Тетерев: начало токования на земле	6	12.04	26.03.07	24.04.98
Чайка озерная (буроголовая, речная): первая встреча	14	12.04	4.04.06	22.04.98
Снег растаял на открытых местах (снег в канавах, ямах и т.п. в расчет не принимается)	14	14.04	4.04.07	30.04.98
Журавль: первая встреча	14	14.04	29.03.07	23.04.95
Чирок-свистунок: первая встреча особей	11	14.04	11.04.07	1.05.98
Гусь: первая встреча	13	15.04	8.04.02, 8.04.08	27.04.96
Первая подвижка льда на р. Вятка	13	15.04	1.04.07	1.05.98

Продолжение табл. 26

Фенологические явления	Количество лет наблюдений	Дата		
		средняя	ранняя	поздняя
Мать-и-мачеха: начало цветения	14	17.04	3.04.07	3.05.98
Начало ледохода на р. Вятка	13	18.04	3.04.08	3.05.98
Освобождение половины оз. Нургуш от о льда	6	18.04	5.04.07	4.05.98
Чирок-трескунук: первая встреча особей	11	20.04	10.04.02	30.04.96
Береза бородавчатая: начало сокодвижения	10	20.04	31.03.07	2.05.98
Конец ледохода на р. Вятка	12	22.04	10.04.07	6.05.98
Гадюка: первая встреча	12	22.04	15.04.00	26.04.07
Вальдшнеп: начало тяги	8	22.04	12.04.07	30.04.96
Шмели: первый вылет	6	23.04	13.04.02	6.05.98
Рябчик: первый писк самца весной	5	23.04	4.04.98	5.05.03
Муравей рыжий лесной: первое появление (оживление муравейников)	3	24.04	19.04.96	29.04.95
Уж: первая встреча	14	24.04	8.04.00	8.05.05
Начало выхода р. Вятка из берегов	14	25.04	10.04.95	10.05.04
Береза бородавчатая: начало зеленения кроны	9	25.04	9.04.04	8.05.05
Полное освобождение оз. Нургуш от льда	8	25.04	10.04.07	8.05.05
Щука: начало нереста	3	27.04	20.04.03	4.05.06
Кукушка: первое кукование	14	28.04	18.04.99	11.05.06
Прострел раскрытый (сон-трава): начало цветения	11	28.04	16.04.97	7.05.04
Бурая лягушка: первая встреча	10	28.04	19.04.06	10.05.98
Медведь: первая встреча	8	29.04	22.03.02	25.05.08
Осина: начало цветения	3	29.04	14.04.03	11.05.02
Бурая лягушка: первое урчание	7	29.04	16.04.08	6.05.98
Ящерица живородящая: первая встреча	5	30.04	24.04.08	15.05.07
Снег растаял в лесу полностью (снег на северных склонах, в оврагах и ямах в расчет не принимается)	12	1.05	22.04.00	24.05.98
Ласточка касатка (деревенская): первая встреча	13	1.05	13.04.02	11.05.06
Медуница: начало цветения	4	2.05	24.04.08	6.05.03
Зеленая лягушка: первая встреча	5	3.05	23.04.07	10.05.98 10.05.08
Появление строчков	3	3.05	23.04.08	13.05.05
Комары кровососущие: первое появление	14	4.05	20.04.01	31.05.99
Первая гроза	12	6.05	20.04.06	20.05.05
Сосна: начало цветения	6	7.05	30.04.03	15.05.05
Калужница болотная: начало цветения	8	8.05	1.05.05	20.05.07

Продолжение табл. 26

Фенологические явления	Количество лет наблюдений	Дата		
		средняя	ранняя	поздняя
Майский жук: первое появления	8	8.05	28.04.05	23.05.06
Пик половодья на р. Вятка	14	9.05	30.04.95, 30.04.08	19.05.98
Серая жаба: первая встреча	4	10.05	22.04.02	1.06.08
Одуванчик: начало цветения	6	11.05	2.05.08	16.05.03 16.05.05 16.05.06
Соловей: первая встреча (песня)	13	12.05	28.04.01	26.05.02
Дуб: начало цветения	3	13.05	6.05.05	19.05.08
Ель: начало цветения	3	14.05	8.05.08	19.05.03
Смородина черная: начало цветения	4	15.05	10.05.08	20.05.07
Черемуха: начало цветения	12	17.05	11.05.96, 11.05.05	3.06.98
Чистотел большой: начало цветения	6	18.05	12.05.03, 12.05.08	24.05.06
Лось: первая встреча лосят	7	22.05	17.05.98	29.05.02
Коростель: первый крик	8	23.05	19.05.00	28.05.97
Последний заморозок в воздухе	14	23.05	13.04.95	9.06.08
Мошки: первое появление	8	23.05	6.05.03	11.06.08
Начало разъединения водоемов	8	24.05	16.05.95	1.06.98
Комары кровососущие: массовое появление	7	24.05	18.05.96	15.06.06
Рябина: начало цветения	9	26.05	12.05.08	7.06.02
Земляника: начало цветения	9	26.05	19.05.08	3.06.99
Черника: начало цветения	11	26.05	17.05.00, 17.05.03, 17.05.07	10.06.02
Ландыш майский: начало цветения	12	29.05	17.05.02	12.06.95
Окончание разлива на р. Вятка (вхождение в берега)	13	29.05	18.05.01	14.06.98
Слепни: первое появление	10	31.05	17.05.01	11.06.08
Брусника: начало цветения	8	31.05	23.05.07	9.06.06
Масленок зернистый: первое появление	6	6.06	20.05.06	17.06.08
Клюква: начало цветения	5	6.06	27.05.08	27.06.03
Калина: начало цветения	6	7.06	30.05.05, 30.05.07	10.06.03
Кряква: первая встреча выводка	11	8.06	28.05.97	12.06.04 12.06.06 12.06.07
Костяника: начало цветения	5	8.06	31.05.07	21.06.02
Мошки: массовое появление	8	8.06	19.05.04	29.06.97

Продолжение табл. 26

Фенологические явления	Количество лет наблюдений	Дата		
		средняя	ранняя	поздняя
ЛЕТО				
Шиповник майский: начало цветения	12	9.06	1.06.01	15.06.95
Тысячелистник: начало цветения	4	12.06	7.06.05	20.06.03
Таволга вязолистная: начало цветения	4	14.06	1.06.07	22.06.06
Малина лесная: начало цветения	7	15.06	3.06.08	30.06.02
Подберезовик: первое появление	10	15.06	2.06.98	29.06.02
Слепни: массовое появление	7	16.06	3.06.04	1.07.08
Иван-чай: начало цветения	4	18.06	12.06.06	16.07.02
Ежевика: начало цветения	4	19.06	14.06.06	1.07.08
Земляника: начало созревания плодов	6	23.06	15.06.08	1.07.03
Кубышка желтая: начало цветения	6	23.06	15.06.05	3.07.02
Липа: начало цветения	3	26.06	21.06.02	1.07.08
Зверобой четырехгранный: начало цветения	3	1.07	23.06.06	10.07.02
Кувшинка чисто-белая: начало цветения	4	1.07	25.06.05	6.07.08
Подосиновик: первое появление	9	5.07	10.06.98	20.08.06
Лисички: первое появление	7	8.07	28.05.07	15.08.02
Белый гриб: первое появление	11	9.07	14.06.07	30.08.04
Черника: начало созревания плодов	7	11.07	29.06.05	3.08.97
Смородина черная: начало созревания плодов	8	15.07	25.06.08	29.07.97
Малина: начало созревания плодов	8	16.07	10.07.05	18.07.95 18.07.06
Костяника: начало созревания плодов	5	18.07	1.07.08	1.08.07
Мухомор красный: первое появление	4	26.07	20.06.98	2.09.08
Волнушка розовая: первое появление	6	29.07	29.06.07	22.08.06
Черемуха: начало созревание плодов	7	2.08	8.07.96	17.08.02
Рыжик сосновый: первое появление	5	7.08	30.06.05	11.09.08
Рябина: начало созревание плодов	5	11.08	24.07.06	25.08.98
Брусника: начало созревания плодов	8	12.08	2.08.06	25.08.03
Ежевика: начало созревания плодов	8	12.08	30.07.03	21.08.08
Береза бородавчатая: начало осенней раскраски листьев	14	16.08	1.08.02	1.09.97
Липа: начало осенней раскраски листьев	3	16.08	6.08.02	20.08.98
Слепни: исчезновение	5	20.08	2.08.06	1.09.07
Липа: начало листопада	6	25.08	15.08.03	12.09.98
Осина: начало осенней раскраски листьев	7	25.08	15.08.03, 15.08.08	3.09.08
Дуб: начало осенней раскраски листьев	3	28.08	14.08.08	18.09.97
Липа: полная окраска листьев	9	29.08	10.08.00, 10.08.02	20.09.97
Опенк осенний: первое появление	3	30.08	25.07.98	10.10.07

Окончание табл. 26

Фенологические явления	Количество лет наблюдений	Дата		
		средняя	ранняя	поздняя
ОСЕНЬ				
Береза бородавчатая: начало листопада	7	1.09	20.08.08	12.09.99
Клюква: начало созревания плодов	5	3.09	28.08.05	10.09.03 10.09.08
Калина: начало созревание плодов	8	5.09	16.08.05	27.09.96
Журавль: первая встреча пролетных стай	13	8.09	17.08.97	1.09.02
Шиповник майский: массовое созревание плодов	4	11.9	23.08.03	10.10.02
Осина: начало листопада	6	11.09	30.08.98	23.09.97
Лось: начало гона	8	11.09	22.08.01	18.09.97
Первый заморозок осенью	14	12.09	20.08.95	22.09.99 22.09.00 22.09.07
Береза бородавчатая: полная окраска листьев	8	15.09	10.09.05	27.09.97
Осина: полная окраска листьев	3	16.09	7.09.03	25.09.98
Дуб: начало листопада	5	21.09	16.09.02	26.09.00
Береза бородавчатая: массовый листопад	5	22.09	17.09.05	27.09.03
Ящерица прыткая: последняя встреча	3	23.09	29.08.08	24.10.98
Гадюка: последняя встреча	6	25.09	12.09.05	19.10.98
Мошки: исчезновение	4	27.09	5.09.02	27.10.98
Дуб: полная окраска листьев	4	28.09	18.09.03	20.10.97
Чирок-трескунок: последняя встреча пролетных стай	5	4.10	18.09.06	25.10.07
Комары кровососущие: исчезновение	6	4.10	10.09.02	10.11.08
Уж: последняя встреча	8	5.10	3.09.02	5.11.98
Осина: окончание листопада	3	6.10	3.10.98	10.10.02
Летучая мышь: последняя встреча	4	6.10	16.09.03	24.10.98
Журавль: последняя встреча пролетных стай	8	7.10	21.09.99	2.11.04
Береза бородавчатая: окончание листопада	4	8.10	4.10.05	12.10.96
Свиристель: массовое появление	5	9.10	12.09.08	21.10.97
Гусь: последняя стая	3	9.10	1.10.06	18.10.05
Чирок-свистунок: последняя встреча пролетных стай	5	12.10	15.09.98	2.11.07
Первый снегопад	15	15.10	17.09.07	3.11.08
Бурая лягушка: последняя встреча	4	22.10	5.10.03	5.11.07
Дуб: окончание листопада	3	22.10	14.10.08	31.10.97
Кряква: последняя встреча пролетных стай	13	27.10	5.10.95	28.11.06
Первый ледостав на оз. Нургуш	8	30.10	1.10.98	28.11.03
Медведь: последняя встреча	12	1.11	5.10.01, 5.10.08	22.12.04
Появление заберегов на р. Вятка, шуга	11	6.11	1.10.98.	1.12.05
Белка: окончание осенней линьки	3	12.11	11.11.05	13.11.07
Снежный покров установился	15	21.11	3.11.02	27.12.06

3.3. Мониторинг летнего населения птиц государственного природного заповедника «Нургуш»

Заповедники имеют исключительное значение для сохранения биологического и ландшафтного разнообразия биосферы. На реализацию этой основной функции направлена научно-исследовательская деятельность заповедников. Основой ее является мониторинг, осуществляющийся в рамках программы «Летопись природы». Цель мониторинга – получение оперативной информации о состоянии природных комплексов и их отдельных компонентов, а также многолетних рядов непрерывных наблюдений, характеризующих долговременные изменения этого состояния и отражающих изменения природной среды, происходящие без прямого воздействия хозяйственной деятельности. К числу приоритетных направлений мониторинга относится наблюдение за изменением уровня биоразнообразия позвоночных животных (Основные направления..., 2001).

Орнитологические исследования в заповеднике «Нургуш» были направлены на изучение фауны и населения птиц долинного комплекса. В статье представлены материалы, полученные в результате летних комплексных учетов, проведенных в период с 1998 по 2002 г. и в 2007–2008 гг. Дана характеристика гнездового населения и межгодовая динамика численности птиц. На примере фоновых видов показана взаимосвязь плотности населения с природно-климатическими параметрами (ПКП) района исследований.

Материал и методы исследования. Орнитологические исследования на территории долинного комплекса, включающего в себя территорию заповедника, охранную зону и прилегающие окрестности, начаты в 1995 г. В целях мониторинга населения птиц заложены четыре учетных маршрута: в сосняке-зеленомошнике, елово-мелколиственном лесу, заболоченном березняке и пойменном смешанном лесу.

Учеты проводились по методике Е.С. Равкина, Н.Г. Челинцева (1999), во II половине мая, I и II половинах июня. Доминантами по обилию считались виды, доля участия которых в населении (по суммарным показателям) составляла 10% и более, субдоминантами – доля которых находилась в пределах 1–9%. Для этой категории видов и для суммарной плотности птиц каждого из биотопов проведено попарное сравнение показателей обилия с ПКП и расчет степени их корреляции (684 пары). Оценка взаимосвязей проводилась с помощью коэффициента ранговой корреляции Спирмена (r). В связи с небольшим объемом выборки (7 лет) для анализа использовались результаты с высокой ($r \geq 0.7$) и средней ($r \geq 0.6$) степенью корреляции. В качестве ПКП рассматривались средне-

месячная температура воздуха (°С), месячная сумма осадков (мм), среднемесячный показатель влажности (%) мая и июня года учета, а также мая, июня, июля года, предшествовавшего учету. Рассматривались также показатели весеннего паводка р. Вятка (максимальный уровень и продолжительность затопления поймы) в учетный и предшествующий год. Использованные ПКП получены из архива ГМС г. Котельнич и «Летописей природы» заповедника. Деление птиц на экологические группы и по способам гнездования основано на работе А.В. Михеева (1996). Названия птиц приводятся по конспекту орнитологической фауны России (Степанян, 2003).

Результаты и обсуждение. За период с 1998 по 2002 г. и в 2007–2008 гг. с комплексными учетами пройдено 150 км маршрутов, из них в *сосняке-зеленомошнике* – 60 км, *елово-мелколиственном лесу* – 25, *березняке* – 33, *пойменном лесу* – 32 км. Всего учтено 72 вида птиц из 11 отрядов (табл. 27), что составляет 52% от общего числа гнездящихся здесь видов (138) и 69% от числа зарегистрированных отрядов (16) (Кондрухова, 2002). В целом доля воробьинообразных птиц (*Passeriformes*) составила 68% (65–79%), ржанкообразных (*Charadriiformes*) – 7 (6–12), дятлообразных (*Piciformes*) – 6 (2–7), гусеобразных (*Anseriformes*) и голубеобразных (*Columbiformes*) по 4 (0–5), журавлеобразных (*Gruiformes*) и кукушкообразных (*Cuculiformes*) – по 3 (0–5), курообразных (*Galliformes*), соколообразных (*Falconiformes*), совообразных (*Strigiformes*) и стрижеобразных (*Apodiformes*) – по 1% (0–2).

Во всех биотопах доля воробьинообразных значительно превышала долю остальных групп птиц. В *пойменном лесу* и *заболоченном березняке* этот показатель (65 и 72%) оказался чуть меньше, чем в *сосняке* и *елово-мелколиственном лесу* (по 79), из-за увеличения доли ржанкообразных (12), журавлеобразных (5), соколообразных (2), дятлообразных (7) в населении *поймы*, и гусеобразных (4), курообразных (2) в населении птиц *заболоченного березняка*. В *сосняке* и *елово-мелколиственном лесу* доля ржанкообразных составила 6 и 7% (по три вида). Присутствие этих «несвойственных» видов в данных биотопах связано с особенностями учетных маршрутов. В *сосняке* – с наличием приграничных участков и проявлением так называемого «краевого эффекта», в *елово-мелколиственном лесу* – с переувлажненным характером леса, наличием заболоченных прогалин. Кукушкообразные присутствовали во всех биотопах, голубеобразные – во всех, кроме *заболоченного березняка*, дятлообразных отмечено больше в *пойменном лесу* (7) и *сосняке* (6).

В целом в долинном комплексе ГПЗ «Нургуш» установлено преобладание лесной группы птиц. По числу видов она составила

Таблица 27

Число видов птиц по отрядам, отмеченных в результате комплексных учетов в долинном комплексе ГПЗ «Нургуш»

Биотоп Отряды	Сосняк-зеленомошник		Елово-мелко-лиственный лес		Заболоченный березняк		Пойменный лес		В целом	
	п	%	п	%	п	%	п	%	п	%
Anseriformes	-	-	1	2	2	4	1	2	3	4
Falconiformes	-	-	-	-	-	-	1	2	1	1
Galliformes	-	-	-	-	1	2	-	-	1	1
Gruiformes	-	-	-	-	2	4	2	5	2	3
Charadriiformes	3	6	3	7	3	7	5	12	5	7
Columbiformes	1	2	2	5	-	-	1	2	3	4
Cuculiformes	2	4	2	5	2	4	2	5	2	3
Strigiformes	1	2	-	-	-	-	-	-	1	1
Apodiformes	-	-	-	-	1	2	-	-	1	1
Piciformes	3	6	1	2	2	4	3	7	4	6
Passeriformes	37	79	33	79	33	72	28	65	49	68
Всего	47	100	42	100	46	100	43	100	72	100

Примечание: п – число видов.

52% (42–60), по плотности населения – 51% (32–62) (табл. 28, 29). Лесоопушечные виды также были многочисленны и по числу видов составили 31% (29–32), по плотности населения – 37 (34–45). Лишь в *заболоченном березняке* по плотности преобладали лесоопушечные виды (45%), хотя по числу видов лесные их превосходили (42 и 29%). Виды кустарниковые составили 8% (3–17) по числу видов и 10 (2–19) по плотности населения. Наибольшее число кустарниковых видов было отмечено в *заболоченном березняке* (17%) и *пойменном лесу* (8), доля по плотности – 19 и 16% соответственно, что напрямую связано с характером растительности этих биотопов – хорошо развитым кустарниковым ярусом и подлеском. Лугоболотные виды преобладали в *заболоченном березняке* и *пойменном лесу*: по числу видов – по 8%, а по плотности – 4 и 1% соответственно. Воднобереговые виды присутствовали лишь в *заболоченном березняке* (4%) и *пойменном лесу* (8) и по плотности составили 1 и 2%.

По способу гнездования преобладали виды, гнездящиеся в кронах деревьев и кустарников (57%), их доля по плотности составила 55%. Причем, по числу видов (52–65%) и плотности (37–73%) эта группа доминировала во всех биотопах, кроме *сосняка-зеленомошника*, где плотность кронников (37%) была несколько ниже плотности наземногнездящихся птиц (46%).

Наибольшее число видов (55%) и большая плотность (73%) кронников, в сравнении с наземногнездящимися (25 и 16%), были отмечены в *пойменном лесу*, что напрямую связано, на наш взгляд, с затопляемостью поймы в весенний период. В *заболоченном березняке* плотность кронников и наземногнездящихся была практически одинакова (49 и 48%), хотя по числу видов лидировали птицы-кронники – 52%, наземногнездящиеся в видовом отношении составляли 35%. В *елово-мелколиственном лесу* по числу видов и плотности преобладали птицы, гнездящиеся в кронах, причем, по числу видов в три (65 и 20%), а по плотности в два раза (62 и 30%) превосходили наземногнездящихся птиц. Наибольшее число видов полу- и дуплогнездников и наибольшая их плотность отмечены в *сосняке-зеленомошнике* (24 и 17%) и *пойменном лесу* (20 и 11%), что обусловлено преобладанием здесь спелых и перестойных деревьев. В *елово-мелколиственном лесу* и *заболоченном березняке* в видовом отношении эта группа составляла 15 и 13%, а плотность – всего 8 и 3% соответственно.

Плотность населения птиц в *сосняке-зеленомошнике* составила в среднем 727 особей/км² (459–875), среднее число учтенных видов – 30 (19–35) (табл. 29); в *елово-мелколиственном лесу* – 999 особей/км² (591–1454) и 25 видов (22–28); в *заболоченном березняке* – 789 (554–1297) и 23 (10–34); в *пойменном лесу* – 821 особь/км² (635–987) и 24 вида (13–32) (рис. 28).

Таблица 28
Пространственная структура населения птиц долинного комплекса ГПЗ «Нургуш»

Структура населения	Биотоп		Сосняк-зеленомошник		Елово-мелколиственный лес		Заболоченный березняк		Пойменный лес		В среднем по всем биотопам	
	п	D	п	D	п	D	п	D	п	D	п	D
Лесные	60	53	60	62	42	32	46	57	52	51		
Лесоопушечные	33	45	32	34	29	45	29	24	31	37		
Кустарниковые	3	2	4	3	17	19	8	16	8	10		
Лугоболотные	3	0,1	4	1	8	4	8	1	6	2		
Воднобереговые	–	–	–	–	4	1	8	2	3	1		
	Экологические группы											
	Способ гнездования											
Наземногнездящиеся	21	46	20	30	35	48	25	16	25	35		
В кронах деревьев и кустарников	55	37	65	62	52	49	55	73	57	55		
Полу- и дуплогнездники	24	17	15	8	13	3	20	11	18	10		

Примечание: п – число видов, %; D – плотность населения, %).

Таблица 29

Число видов и плотность населения птиц долинного комплекса ГПЗ «Нургуш»

Биотопы	1998 г.		1999 г.		2000 г.		2001 г.		2002 г.		2007 г.		2008 г.		Среднее	
	п	D	п	D	п	D	п	D	п	D	п	D	п	D	п	D
Сосняк-зеленомошник	35	459	33	803	34	860	19	851	32	875	26	561	28	678	30	727
Елово-мелколиственный лес	26	591	25	802	28	1239	25	1015	25	1090	23	808	22	1454	25	999
Заболоченный березняк	30	906	27	630	34	1297	10	554	24	854	19	650	16	635	23	789
Пойменный лес	13	788	26	635	30	987	14	798	32	863	29	927	24	746	24	821

Примечание: п – число видов; D – плотность населения (особей/км²).

Видами-доминантами по обилию в сосняке-зеленомошнике явились зяблик (*Fringilla coelebs*) – 23% (20–25), пеночка-весничка (*Phylloscopus trochilus*) – 18 (13–25), пеночка-трещотка (*Phylloscopus sibilatrix*) – 11 (5–16), лесной конек (*Anthus trivialis*) – 10% (6–14); субдоминантами – мухоловка-пеструшка (*Ficedula hypoleuca*) (5), зеленая пеночка (*Phylloscopus trochiloides*) (5), обыкновенная горихвостка (*Phoenicurus phoenicurus*) (4), желтоголовый королек (*Regulus regulus*) (3), большой пестрый дятел (*Dendrocopos major*) (3), буроголовая гаичка (*Parus montanus*) (3), обыкновенный клест (*Loxia curvirostra*) (1). Доминанты в елово-мелколиственном лесу – зяблик – 33% (22–42), зеленая пеночка – 13 (7–23), пеночка-весничка – 10 (5–14); субдоминанты – желтоголовый королек (4), пеночка-теньковка (*Phylloscopus collybita*) (3), буроголовая гаичка (3), зарянка (*Erithacus rubecula*) (3), крапивник (*Troglodytes troglodytes*) (2), славка-завирушка (*Sylvia curruca*) (2), малая мухоловка (*Ficedula parva*) (2), лесная завирушка (*Prunella modularis*) (2), мухоловка-пеструшка. Доминанты в заболоченном березняке – пеночка-весничка – 31% (25–39), зяблик – 18 (7–37), садовая славка (*Sylvia borin*) – 13% (8–19); субдоминанты – зеленая пеночка (6), черноголовая славка (*Sylvia atricapilla*) (3), зарянка (3), обыкновенная чечевица (*Carpodacus erythrinus*) (2), речной сверчок (*Locustella fluviatilis*) (2), болотная камышевка (*Acrocephalus palustris*) (2), бекас (*Gallinago gallinago*) (2), черныш (*Tringa ochropus*) (2). Доминанты в пойменном лесу – зяблик – 31% (20–42), садовая славка – 15 (11–19); субдоминанты – зеленая пересмешка (*Hippolais icterina*) (9), дрозд sp. (*Turdus* sp.) (7), дятел sp. (4), черноголовая

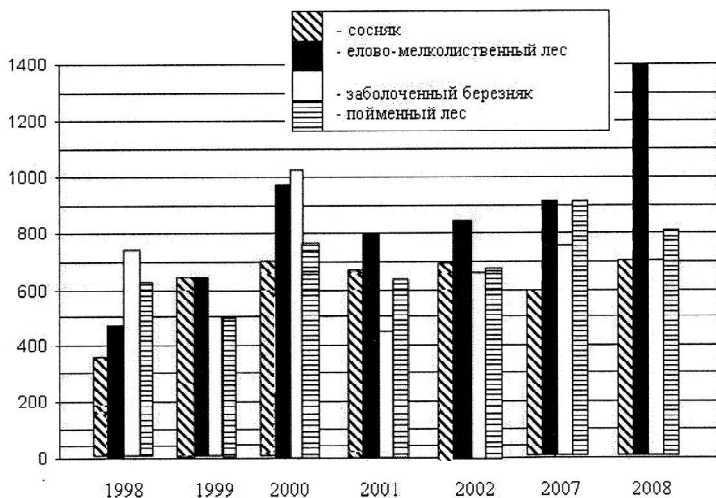


Рис. 28. Межгодовая динамика численности птиц (особей/км²) долинного комплекса ГПЗ «Нургуш».

славка (4), обыкновенная чечевица (3), зарянка (3), белобровик (*Turdus iliacus*) (3), мухоловка-пеструшка (3), перевозчик (*Actitis hypoleucos*) (1), мородунка (*Xenus cinereus*) (1).

Ядром населения птиц разных типов леса являются виды, тесно связанные с основными лесообразующими породами, и, несмотря на общие межгодовые колебания авифауны, это ядро (3/4 видов) сохраняется ежегодно (Иноземцев, 1987). На протяжении всего периода наблюдений во всех биотопах долинного комплекса лидирующее положение по обилию занимал зяблик, лишь в заболоченном березняке уступая пеночке-весничке.

По мнению А.А. Иноземцева (1987), в не затронутых или слабозатронутых хозяйственной деятельностью древостоях, где процессы биогеоценологического развития протекают с естественной скоростью, изменения разнообразия и обилия птиц невелики и обусловлены главным образом варьирующими по годам метеорологическими условиями, особенно «до» и в период размножения.

В районе исследований период гнездования птиц приходится на май-июль. В начале гнездования (май-июнь) погода часто бывает неустойчивой: нередки возвраты холодов, выпадает снег, наблюдается значительное колебание уровня паводковых вод. Погодные условия в период насиживания, выкармливания птенцов и перехода молодых особей к самостоятельной жизни (июнь-июль) также могут влиять на репродуктивный успех и выживаемость отдельных видов.

С целью выявления степени влияния погодных условий на динамику численности птиц района исследований нами было произведено попарное сравнение обилия фоновых видов и суммарной плотности птиц каждого из биотопов с восьми ПКП года учета и 11 ПКП предыдущего года. В результате в *сосняке-зеленомошнике* выявлено 32 корреляции обилия фоновых видов с 15 ПКП. Суммарная плотность населения птиц в данном биотопе положительно коррелировала с температурой июля ($r = +0.73$) предыдущего года и имела обратную связь с температурой мая ($r = -0.68$) года учета (рис. 29). В *елово-мелколиственном лесу* выявлено 18 корреляций обилия с девяти ПКП. Суммарная плотность населения птиц имела отрицательную связь с температурой июня года учета ($r = -0.75$). В *заболоченном березняке* выявлено 27 корреляций с 17 ПКП. Плотность населения птиц в данном биотопе имела среднюю степень корреляции с влажностью мая ($r = +0.54$) и осадками июля ($r = -0.53$) предыдущего года. В *пойменном лесу* выявлено 36 корреляций с 18 ПКП. Суммарная плотность населения поймы зависела от количества осадков июня ($r = +0.61$) в год учета и продолжительности затопления в предшествующий год (рис. 30).

В результате анализа полученных данных было выявлено, что каждый

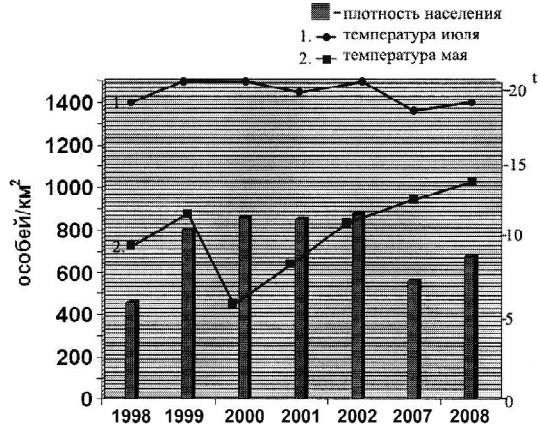


Рис. 29. Межгодовая динамика плотности населения птиц сосняка-зеленомошника в связи с динамикой среднемесячной температуры воздуха мая учетного года и июля предыдущего года.

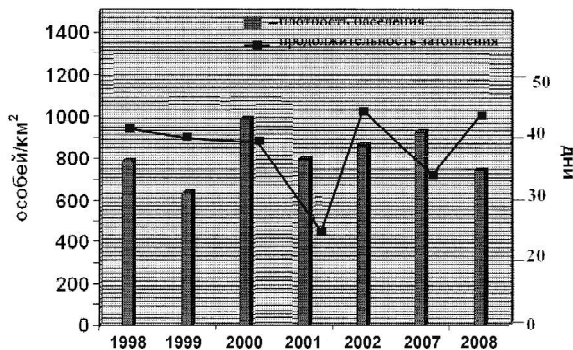


Рис. 30. Межгодовая динамика плотности населения птиц пойменного леса в связи с продолжительностью весеннего паводка в предучетный год.

вид по-своему реагирует на ПЖП. Кроме того, в разных биотопах один вид может иметь различный набор зависимостей от ПЖП. В ряде случаев прослеживались и общие тенденции. Так, у садовой славки в *заболоченном березняке*, пеночки-трещотки и зарянки в *сосняке-зеленомошнике*, зарянки и желтоголового короля в *елово-мелколиственном лесу* выявлена положительная зависимость обилия от влажности июня года учета. У пеночки-трещотки и зарянки в *сосняке-зеленомошнике*, пеночки-теньковки в *елово-мелколиственном лесу*, бекаса в *заболоченном березняке* и зеленой пересмешки в *пойменном лесу* наблюдалась положительная корреляция обилия с количеством осадков в мае учетного года. У зяблика в *заболоченном березняке*, пеночки-веснички, лесного конька, мухоловки-пеструшки в *сосняке-зеленомошнике*, пеночки-веснички, садовой славки и перевозчика в *пойменном лесу* выявлена положительная зависимость обилия от температуры июля предучетного года. У пеночки-веснички в *заболоченном березняке*, зеленой пеночки, обыкновенной горихвостки, мухоловки-пеструшки в *сосняке-зеленомошнике*, обыкновенного соловья, черныша и перевозчика в *пойменном лесу* установлена обратная зависимость от количества осадков в июне предучетного года. Положительная связь обилия с уровнем паводковых вод в предучетный год обнаружена в *заболоченном березняке* у наземногнездящихся видов: пеночки-веснички, зарянки, бекаса, в *пойменном лесу* – у пеночки-веснички и черныша.

Итак, по результатам летних комплексных учетов в населении птиц долинного комплекса заповедника преобладали лесные и лесоопушечные виды. Больше половины отмеченных видов пришлось на воробьинообразных. По способу гнездования преобладали виды, гнездящиеся в кронах деревьев и кустарников. Особенно это характерно для пойменного леса из-за специфики природных условий, связанных с затоплением. Плотность наземногнездящихся видов птиц оказалась выше в *сосняке-зеленомошнике*, несмотря на преобладание кронников в видовом отношении.

Относительно стабильный уровень численности птиц выявлен для *сосняка-зеленомошника*, где показатели плотности по годам незначительно отклонялись от своего среднего значения. В *елово-мелколиственном лесу* наблюдалась тенденция роста численности птиц. Характер изменения плотности птиц *заболоченного березняка* и *пойменного леса* в целом совпадал и представлял собой волну с четким чередованием пиков подъема численности в один год и ее спада в следующем.

Динамика численности птиц долинного комплекса в значительной степени зависит от метеорологических условий весенне-летнего периода года гнездования и предшествующего ему года.

На примере населения птиц долинного комплекса ГПЗ «Нургуш» было выявлено, что характер межгодовой динамики плотности населения птиц каждого из биотопов несмотря на некоторые сходные реакции на изменения окружающей среды во многом различен. Каждый вид по-своему реагирует на определенные ПКП. Для ряда видов выявлены и общие тенденции: положительная зависимость обилия птиц от количества осадков в мае, влажности июня в год учета, температуры июля и уровня паводковых вод в предучетный год, а также обратная зависимость от количества осадков июня предучетного года.

3.4. Мониторинг почв

Экологические функции почв многообразны. Важнейшая из них – способность депонировать загрязняющие вещества (ЗВ), предотвращая загрязнение сопредельных сред. Химический состав и свойства изменяются под воздействием ЗВ и являются предметом почвенно-химического мониторинга. Изменение физических свойств почв при техногенном воздействии влияет на водный и воздушный режимы почв, на жизнедеятельность ее обитателей. Будучи средой обитания живого, почва является объектом биологического мониторинга. Состояние живой фазы почвы – это интегральный показатель всех ее свойств.

Комплексное экологическое обследование почв на техногенных территориях предполагает, с одной стороны, соблюдение общих принципов мониторинга, с другой – дифференцированный подход к каждому конкретному объекту.

Опыт проведения мониторинга почв вокруг экологически опасных объектов Кировской области позволяет выявить ряд проблем и возможные пути их решения. Актуальной для всех объектов является проблема выбора фоновой площадки пробоотбора.

Наиболее крупные предприятия расположены на берегах основной водной артерии области – р. Вятка. Река обеспечивает предприятия водой, а также способствует рассеянию загрязняющих веществ, попадающих в нее в составе стоков. Многочисленные пойменные и старичные озера – барьеры на пути ЗВ. Изменчивый мезорельеф поймы обеспечивает множество сочетаний процессов почвообразования и, соответственно, почвенных разностей на ее территории. Аллювиальные почвы, распространенные в пойме, принято считать устойчивыми к загрязнению вследствие повышенного содержания гумуса, тяжелого гранулометрического состава (особенно в центральной и притеррасной пойме). Они депонируют загрязняющие вещества, предотвращая залповый выброс

их в воды реки. Аллювиальные почвы отличаются высокой изменчивостью свойств в пространстве и по профилю. Кроме природных особенностей аллювиальных почв, пестрота почвенного покрова связана с планировкой местности во время строительства и функционирования крупных предприятий. В этом случае выбрать фоновую площадку с идентичным почвенным покровом почти невозможно. Проблема фона актуальна как для химического, так и биологического мониторинга. Биологические показатели значительно варьируют в зависимости от типа почв (Дабах и др., 2005). Для корректного сравнения необходимо, чтобы почвы относились к одному разряду. Отчасти проблема решается – в том случае, если мониторинг проводится до начала функционирования объекта. Например, в окрестностях КОХУХО (комплексный объект по хранению и уничтожению химического оружия) образцы почв отбирались до ввода в эксплуатацию объекта по уничтожению химического оружия, соответственно, показатели свойств почв на тот момент можно было рассматривать как исходные (фоновые) для оценки уровня загрязнения при вводе в эксплуатацию линий по уничтожению отравляющих веществ.

Для Кирово-Чепецкого химического комбината, где производственный процесс длится более полувека, эта проблема весьма актуальна. Химический мониторинг почв проводился предприятием, биологический мониторинг начала осуществлять лаборатория биомониторинга только в 2006 г. При интерпретации результатов определения ферментативной активности, биотестирования без корректного сравнения с фоном трудно вычленить вклад техногенного фактора в общее неблагоприятное состояние биоты (Скугорева и др., 2009). Проблемы выбора фоновой площадки для отбора проб возникли при создании сети мониторинга почв на Кильмезском захоронении ядохимикатов в Кировской области. Объект находится в верхней части склона Ореховской возвышенности, сверху он перекрыт слоем насыщенного грунта. Загрязняющие вещества могут распространяться главным образом с подземными водами, разгружающимися в ручьи, стекающими вниз по склону. На заболоченных берегах ручьев, впадающих в р. Осиновка, идентифицировать почвы вообще довольно сложно, так как они в дождливые годы становятся донными отложениями соответствующих водотоков, в засушливые периоды представлены вязкой черной органоминеральной массой. Использование ПДК (ОДК) для таких почвенных образований весьма условно. В данном случае критерием оценки степени химического загрязнения могут быть увеличивающиеся в процессе наблюдений концентрации специфических веществ (пестицидов и продуктов их разложения). При подобном комплексном загрязнении сигналом для расширения списка кон-

тролируемых веществ могут быть результаты экотоксикологического анализа. Таким образом, можно обозначить вторую проблему мониторинга почв – оценку степени загрязнения. Разработанные нормативы ПДК и ОДК веществ в почвах не учитывают классификационной принадлежности почв, особенностей почвообразующих пород. Например, в почвах разных районов Кировской области содержание мышьяка нередко значительно выше принимаемых за предельно и ориентировочно допустимые значения – 2 и 10 мг/кг соответственно. Для многих веществ – продуктов трансформации в природных средах, выбрасываемых химическими предприятиями, – нормативов вообще не существует. В этом случае результаты, полученные биологическими методами, также могут быть критерием оценки состояния почв.

Третья проблема связана с загрязнением почв биогенными элементами, входящими в состав сложных техногенных соединений. С подобной проблемой мы столкнулись на КОХУХО, где проводится уничтожение фосфорорганических отравляющих веществ (ОВ), и в окрестностях Завода минеральных удобрений Кирово-Чепецкого химического комбината (КЧХК). Предприятия химической промышленности отличаются многообразием веществ, выбрасываемых в атмосферу и попадающих на почву, сбрасываемых в водные объекты и накапливающихся в составе отходов. Многие вещества являются ксенобиотиками. Они образуют новые соединения с компонентами природных растворов (поверхностных и подземных вод), почв. Определение элементного состава почв и донных отложений не всегда позволяет оценить уровень загрязнения из-за высокого природного варьирования содержания биогенных элементов. В этом случае определение токсичности биологическими методами может служить сигналом для более глубокого исследования вещественного состава почв. Биологические методы анализа почв эффективны при оценке загрязнения почв биогенными элементами.

На площадках мониторинга в окрестностях наиболее экологически опасных объектов Кировской области отбираются пробы и на химический, и на биологический анализ. Объектами биологического мониторинга почв, принятыми в лаборатории биомониторинга Коми НЦ УрО РАН и ВятГГУ, являются почвенные микроорганизмы (водоросли, грибы), почвенные ферменты. Биотестирование почв проводится с помощью микроводоросли хлорелла, по тест-объекту *Paramecium caudatum*, тест-системе «Эколюм». Косвенно состояние почв оценивается по показателям, определяемым у высших растений на участках мониторинга.

Таким образом, комплексное изучение почв химическими и биологическими методами дает наиболее объективное представление об уровне их загрязнения.

3.5. Мониторинг лесов

Лес – это один из основных типов растительности нашей планеты. Он представляет собой совокупность древесных, кустарниковых, травянистых и иных растений, животных, микроорганизмов и других природных компонентов, в своем развитии биологически взаимосвязанных и влияющих друг на друга и на внешнюю среду (Лесное хозяйство..., 2002). Лес является составной частью биосферы, элементом географического ландшафта, важнейшим сырьевым ресурсом и объектом ведения лесного хозяйства. Это главный механизм регулирования водного стока, сохранения и повышения плодородия почв, мощное средство очистки атмосферного воздуха от загрязнения, важнейшее звено глобального кругооборота углекислоты и кислорода, один из основных факторов формирования климата планеты (Лесная энциклопедия, 1985; Побединский, 1989).

Леса жизненно необходимы как для экологического благополучия населения и экономического развития каждой страны, так и для сохранения биосферы земли. Материалы конференции ООН по окружающей среде и развитию, проходившей в Рио-де-Жанейро в 1992 г., со всей очевидностью свидетельствуют об определяющей роли лесов в обеспечении устойчивого прогресса человечества и экологической безопасности его жизнедеятельности. В связи с этим в настоящее время в большинстве экономически развитых стран Европы, Азии, Северной Америки на правительственном уровне принимаются определенные решения, направленные на сохранение существующих лесов. Однако глобальные изменения природы и лесов в частности, обусловленные бурным ростом численности населения планеты, истощением природных ресурсов и загрязнением окружающей природной среды, требуют тесного международного сотрудничества. В результате совместных усилий многих государств за последние годы достигнуты определенные успехи в направлении принятия и последующей реализации ряда важнейших международных соглашений, направленных на сохранение и воспроизводство лесов планеты. В частности, в 1980 г. был проведен полный учет всех лесных ресурсов Земли, в 1990 г. завершился второй цикл глобальной оценки лесных ресурсов (ГОЛР), в 2000 г. – третий, в 2005 г. – четвертый (Нежлукто, 2008). Были также разработаны критерии и индикаторы сохранения и устойчивого управления лесами умеренной и бореальной зон (Монреальский процесс..., 2008). После присоединения к Монреальскому и Общеввропейскому процессам Россия обеспечивает подготовку национальных отчетов по оценке состояния лесов на основе принятых критериев и индикаторов (Филипчук, 2002), со-

хранению биологического разнообразия лесов (Доклад о выполнении..., 2008) и другим проблемам, связанным с сохранением лесов.

В комплексе мероприятий, направленных на сохранение и воспроизводство лесов, важное значение имеет их мониторинг, который в настоящее время проводится в большинстве экономически развитых стран, имеющих на своей территории древесную растительность. Под мониторингом лесов, или лесным мониторингом понимается систематическое долгосрочное слежение за состоянием лесных насаждений в целях обеспечения рационального лесопользования, контроля, предотвращения и устранения негативных процессов и тенденций (Филипчук, 2002; Нагулевич, 2008). Основой его проведения является ряд важнейших решений, принятых на международном и национальном уровнях.

В частности, в 1985 г. в Женеве была принята конвенция о трансграничном переносе загрязняющих веществ на приграничных территориях стран Балтийского бассейна (Международная программа ЕЭК ООН), а в 1989 г. подготовлена единая интернациональная методика мониторинга лесов – методика ЕЭК (Об основных положениях лесного мониторинга..., 1993). На основании этой методики в начале 90-х гг. XX в. в европейских странах были организованы национальные системы мониторинга лесов и начался сбор информации о состоянии лесных экосистем.

В Российской Федерации работы по обоснованию и созданию системы лесного мониторинга ведутся с начала 1970-х гг. (Филипчук, 2002), а единая научно-техническая политика в этом направлении начала реализовываться с 1993 г., когда коллегия Рослесхоза приняла постановление «Об основных положениях лесного мониторинга в России» (1993). Лесной мониторинг представляет собой подсистему единой государственной системы экологического мониторинга и является одной из главных функциональных задач органов управления лесным хозяйством. Объектом лесного мониторинга являются все леса России, независимо от форм собственности на землю и лес. Основу мониторинга составляют текущие изменения состояния лесов: данные государственного учета лесного фонда, государственного лесного кадастра и базового лесоустройства; данные регистрации лесохозяйственной деятельности; сведения, полученные при ведении общего надзора за состоянием лесов и специальных обследований и наблюдений (Нагулевич, 2008). Информация, полученная в процессе лесного мониторинга, и основанные на ней прогнозы, являются основанием для принятия органами управления лесным хозяйством соответствующих лесохозяйственных и лесозащитных мероприятий.

Лесной мониторинг отражает все факторы, оказывающие влияние на состояние лесов: лесные пожары, рубки леса, лесовосстановление, изменение санитарного состояния лесов под воздействием причин биотического и абиотического характера, техногенные воздействия, радиационное загрязнение и др. Специфика этих факторов, а также различия в деятельности, методах и средствах наблюдения за состоянием лесов, обуславливают выделение таких видов лесного мониторинга, как лесопожарный, лесопатологический, ресурсный, лесохозяйственный и др.

Мониторинг лесов в Российской Федерации осуществляется на трех уровнях: локальном, региональном и федеральном. Локальный мониторинг лесов проводится на территории лесничеств и лесопарков. Он включает регистрацию и передачу на региональный уровень текущих изменений лесного фонда, связанных с рубками леса, лесовосстановлением, лесными пожарами, болезнями, с воздействием на леса вредных насекомых, техногенных и иных факторов. Региональный мониторинг включает сбор данных о текущих изменениях лесного фонда лесничеств, лесопарков в субъектах Российской Федерации, их обобщение, анализ и передачу на федеральный уровень. Он проводится региональными органами управления лесами. Федеральный уровень лесного мониторинга обеспечивает органы управления лесным хозяйством оперативной, точной и полной информацией о состоянии и происходящих изменениях лесного фонда России с целью принятия стратегических государственных решений по охране, защите, воспроизводству лесов, рациональному, длительному и неистощительному использованию лесных ресурсов.

В связи с тем, что лесной мониторинг как составная часть экологического мониторинга обеспечивает создание исходной информационной базы для принятия важнейших управленческих решений, направленных на сохранение лесных экосистем и устойчивое развитие лесного комплекса отдельных территорий и страны в целом, представляется целесообразным сделать краткий аналитический обзор задач, методов и состояния отдельных видов мониторинга, обратив при этом особое внимание на специфику его проведения и результативность на локальном и региональном уровнях в условиях Кировской области.

Лесопожарный мониторинг. В связи с огромным воздействием пожаров на состояние лесного фонда этот вид мониторинга получил наибольшее развитие. Известно, что в лесном фонде России и в лесах, не входящих в лесной фонд, ежегодно возникает до 30 тыс. лесных пожаров, а общая площадь, пройденная огнем, составляет около 1 млн. га (Филипчук, 2002; Щетинкин, 2003). В Кировской области за период с 1954 по 2002 г. возникло 9450

лесных пожаров на общей площади 144 543 га (Леса..., 2008). В результате пожаров происходят значительные потери древесных ресурсов, образование непокрытых лесной растительностью земель, снижение биологического разнообразия и устойчивости лесных экосистем. Кроме того, на тушение лесных пожаров ежегодно отвлекается большое число работников, а также технических средств из других отраслей (Щетинкин, 2003).

Лесопожарный мониторинг в России проводится подразделениями ФГУ «Авиалесоохрана». В процессе мониторинга как важнейшей части общей системы информационного обеспечения службы охраны лесов от пожаров осуществляется слежение за возникновением пожаров, регистрация их последствий, анализ данных и прогнозирование пожарной опасности в лесу. В соответствии с основными задачами, выполняемыми службой охраны лесов от пожаров, которые заключаются в предупреждении лесных пожаров, их своевременном обнаружении, ограничении распространения и тушении (Справочник лесничего, 2003), а также в связи с необходимостью принятия согласованных решений на всех уровнях управления в составе федерального мониторинга выделяются пять функциональных подсистем (Нагулевич, 2008). Они включают: 1) прогнозирование лесопожарной обстановки; 2) мониторинг процессов возникновения и развития лесных пожаров; 3) мониторинг процессов обнаружения и тушения лесных пожаров; 4) оценку масштабов воздействия и последствий лесных пожаров; 5) геоинформационную поддержку управленческих решений.

Следует отметить, что многие задачи, входящие в данные функциональные подсистемы, решаются также и в процессе выполнения пожарного мониторинга на региональном уровне. Так, прогнозирование лесопожарной обстановки в условиях Кировской области включает определение сроков наступления и окончания пожароопасного сезона, оценку и прогноз текущей пожарной опасности в лесу по условиям погоды, оценку напряженности пожароопасных периодов и сезонов. Подсистема мониторинга процессов возникновения и развития лесных пожаров, реализуемая на уровне департамента лесного хозяйства Кировской области, направлена на регистрацию возникающих и действующих лесных пожаров, оценку их параметров и динамики, ведение баз данных о лесных пожарах. Подсистема мониторинга процессов обнаружения и тушения лесных пожаров на региональном уровне решает задачи учета состояния лесопожарных служб, средств пожаротушения, объемов выполненных работ по профилактике, обнаружению и тушению пожаров, оценке своевременности их обнаружения и локализации, а также учета затрат на охрану лесов от пожаров. В процессе мониторинга масштабов воздействия и последствий лес-

ных пожаров проводится оценка размеров и структуры пройденной огнем площади лесного фонда, а также контроль динамики гарей и поврежденных пожарами насаждений. Многие из этих функциональных задач на региональном уровне решаются на основе использования наземных и авиационных средств и методов наблюдения, применяемых в процессе наземного и авиационного патрулирования лесов, а также наблюдения за лесными массивами с пожарных вышек и мачт.

Лесопатологический мониторинг (ЛПМ) – это система сбора, анализа и использования информации о лесопатологическом и санитарном состоянии лесов, развитии и распространении очагов вредителей и болезней леса и повреждении (поражении) лесов другими неблагоприятными природными и антропогенными факторами (Лесное хозяйство..., 2002; Нагулевич, 2008). Он проводится с целью своевременного выявления насаждений, поврежденных вредителями и болезнями, проведения анализа лесопатологической ситуации, составления прогноза санитарного, лесопатологического состояния древостоев и развития популяций вредителей и возбудителей болезней, а также принятия решений по планированию и осуществлению эффективных лесозащитных мероприятий (Справочник лесничего, 2003).

Основными способами осуществления лесопатологического мониторинга являются наземные регулярные наблюдения за состоянием объектов ЛПМ выборочными методами, дистанционные наблюдения за санитарным состоянием лесов и лесопатологической обстановкой, лесопатологическая таксация, учеты численности вредителей и развития болезней, экспедиционные обследования (Руководство..., 2007). Объектами ЛПМ являются насаждения естественного и искусственного происхождения, лесокультурные площади, лесные склады, лесные питомники, лесосеменные плантации, насекомые и возбудители болезней, а также природные и антропогенные факторы, вызывающие повреждение или гибель лесов. Система ведения ЛПМ разрабатывается индивидуально для каждого лесничества и региона на основе лесопатологического районирования, учета природных и экономических условий, санитарного и лесопатологического состояния лесов.

Лесопатологический мониторинг организуется на локальном, региональном и федеральном уровнях. Локальный мониторинг проводят в лесничествах и организациях, осуществляющих ведение лесного хозяйства и лесопользование на основе договора аренды, а также в государственных природных заповедниках, национальных и природных парках и других особо охраняемых природных территориях. Задачей этого мониторинга является сбор первичной лесопатологической информации, оценка угрозы жизнеспособнос-

ти лесных насаждений, определение ущерба от повреждения древостоев вредными насекомыми и болезнями, проведение лесозащитных мероприятий.

Региональный лесопатологический мониторинг осуществляется при территориальных органах управления лесами (в субъектах Российской Федерации) на базе регионального центра защиты леса, станции защиты леса или специализированной группы мониторинга и лесозащиты (Справочник лесничего, 2003). Задачи данного мониторинга: 1) сбор лесопатологической информации и формирование региональной базы данных; 2) анализ, обобщение материалов ЛПМ и прогнозирование развития лесопатологической ситуации в регионе; 3) обоснование и проектирование лесозащитных мероприятий, оценка их эффективности; 4) составление обзоров санитарного и лесопатологического состояния лесов; 5) проведение комплекса работ по организации и ведению ЛПМ на локальном уровне.

Федеральный лесопатологический мониторинг осуществляется при государственном органе управлениями лесным хозяйством на базе «Рослесозащиты» (Справочник лесничего, 2003). Он обеспечивает общее организационное и методическое руководство ЛПМ в Российской Федерации, создание федеральной лесопатологической информационной базы, ее анализ и составление обзоров общей лесопатологической ситуации в стране и по отдельным регионам, а также принятие решений о проведении крупномасштабных лесозащитных мероприятий, требующих больших финансовых затрат.

В зависимости от методов и применяемых средств ведения ЛПМ подразделяется на наземный и аэрокосмический (Положение..., 1997; Справочник лесничего, 2003). При этом основным является наземный мониторинг, который представляет собой комплексную систему, состоящую из нескольких последовательных взаимозависимых этапов, позволяющих выявить повреждения насаждений, дать прогноз развития событий и принять оптимальные решения по стабилизации состояния биоценозов. Этот мониторинг включает: 1) надзор за состоянием насаждений и имеющихся популяций опасных насекомых и возбудителей болезней, который по точности и количеству получаемой информации подразделяется на общий, рекогносцировочный и детальный; 2) лесопатологические обследования.

Общий надзор проводится с целью своевременного обнаружения признаков повреждения или поражения лесных насаждений и питомников, выявление очагов массового появления дендрофильных насекомых. Он проводится специалистами лесничеств, как правило, попутно при проведении различных лесохозяйственных

работ. При этом выявляются все изменения лесопатологического состояния, в том числе: наличие повышенного количества ослабленных, суховершинных, усыхающих, сухостойных деревьев; преждевременное опадение хвои и листьев или изменение их цвета; обнаружение повышенной численности насекомых или поражения деревьев болезнями; появление ветровала, бурелома, снеголома в большем обычного количестве. Полученные в процессе проведения общего надзора материалы используются при составлении обзоров лесопатологического состояния лесов, при планировании текущих лесопатологических обследований.

С целью своевременного обнаружения отрицательного воздействия на лес определенных патологических факторов, раннего выявления признаков возникновения очагов массового размножения вредителей и распространения болезней, оценки степени поражения деревьев и размера усыхания насаждений в лесничествах проводится рекогносцировочный надзор. Он проводится за теми видами насекомых и возбудителей болезней, которые могут дать вспышки массового размножения и в результате этого вызвать гибель деревьев на значительных по площади участках леса.

Для получения количественных и качественных характеристик и оценок, позволяющих прогнозировать изменение состояния насаждений и численности вредных насекомых, распространение болезней, а также анализировать причины, обусловившие эти изменения, специалистами служб лесозащиты в лесничествах на постоянных пунктах наблюдения проводится детальный лесопатологический обзор.

В лесном фонде проводится также лесопатологическое обследование, которое представляет собой оценку лесопатологического и санитарного состояния насаждений, выявление очагов вредителей и болезней, учет численности и жизнеспособности популяций вредителей, установление степени развития болезней леса с целью прогнозирования развития очагов, определения угрозы повреждения насаждений и принятия решения о целесообразности осуществления лесозащитных мероприятий (Лесное хозяйство..., 2002). В зависимости от задач и форм организации лесопатологические обследования подразделяются на лесопатологические экспертизы, экспедиционные и текущие оперативные обследования.

Лесопатологическая экспертиза проводится высококвалифицированными специалистами с целью оперативного установления причин возникновения и оценки состояния очагов вредителей и болезней, определения видов вредных организмов, обусловивших повреждение лесов и решения вопроса о необходимости проведения лесозащитных мероприятий (Справочник лесничего, 2003). Экспедиционные лесопатологические обследования проводят спе-

специализированные лесопатологические экспедиции «Рослесозащиты» с целью определения санитарного и лесопатологического состояния лесов на значительных площадях в труднодоступных районах, а также в районах со сложной лесопатологической обстановкой, наличием массовых очагов вредных организмов (Руководство..., 2007). Текущие оперативные лесопатологические обследования выполняют специалисты лесозащиты и лесничеств. Их задачами являются: 1) проверка наземной сигнализации о появлении вредителей и болезней леса; 2) обследование очагов вредителей и болезней, выявленных или контролируемых при рекогносцировочном и детальном лесопатологическом надзорах; 3) обследование площадей, подлежащих облесению на зараженность вредителями и болезнями, а также насаждений, поврежденных пожарами, ветровалом, насекомыми или воздействием других неблагоприятных факторов (Лесное хозяйство..., 2002; Справочник лесничего, 2003).

Аэрокосмический лесопатологический мониторинг по уровням (ступеням) получения информации подразделяется на космический, авиационный и наземный. Космическая ступень ЛПМ на основе материалов космических съемок позволяет выявлять и оценивать произошедшие в лесном фонде изменения под воздействием лесных пожаров, насекомых-вредителей, ветра и других стихийных бедствий, а также обнаруживать первоочередные объекты для лесопатологического обследования авиационными и наземными методами (Исаев, Сухих, 1986; Седых, 1991). Авиационная ступень ЛПМ на основе средне- и крупномасштабных аэрофотоснимков обеспечивает получение, обработку и анализ информации о санитарном состоянии лесов, выбор объектов для наземного лесопатологического обследования и принятие решений о проведении лесозащитных мероприятий. Аэрофотосъемка обеспечивает оценку состояния лесных насаждений с хронической формой развития патологических процессов, в том числе заболеваний, вызванных грибами, бактериями, промышленными выбросами в атмосферу, чрезмерной рекреационной нагрузкой. Кроме того, аэрофотоснимки позволяют определять состояние особо охраняемых природных территорий, проводить оценку воздействия на лес хозяйственной деятельности. Получаемая в результате дешифрирования аэрофотоснимков информация должна быть дополнена и уточнена данными наземного обследования, составляющего третью ступень аэрокосмического лесопатологического мониторинга.

Таким образом, резюмируя приведенную выше информацию, следует отметить, что основными результатами ЛПМ являются: 1) данные первичной оценки состояния лесов, отражающие санитарную обстановку в лесу, поврежденность вредителями и болез-

нями, а также сведения о состоянии и численности популяций опасных вредных насекомых, развитии болезней; 2) обобщенные материалы о наиболее опасных видах патологии леса, включающие их количественные и качественные характеристики (площадь и степень повреждения лесов, специфика патологии и т.п.); 3) составленные на основе анализа первичных данных и их обобщенных результатов обзоры лесопатологического состояния лесов, лесничеств, регионов, Российской Федерации в целом; 4) решения о назначении лесозащитных мероприятий, оптимизированные лесопатологической, лесохозяйственной, экологической и экономической целесообразностью (Справочник лесничего, 2003; Нагулевич, 2008).

Анализ динамики результатов лесопатологического мониторинга показывает, что санитарное и лесопатологическое состояние лесов Кировской области за последние десятилетия является удовлетворительным. Однако в отдельные годы наблюдалось массовое появление вредителей и болезней. Так, по данным Г.И. Юферева (2008), в начале 1960-х гг. в питомнике Нейского лесничества Шабалинского лесхоза сеянцы хвойных пород повреждались медведкой (*Gryllotalpa gryllotalpa* L.), а в 1980-х гг. в питомнике Кобринского лесничества Моломского лесхоза наблюдалось повреждение корней сеянцев проволочника (личинками жука щелкуна блестящего (*Selatosomus aeneus* L.)). Наиболее опасными вредителями лесных культур сосны являются личинки майского хруща (*Melolontha hippocastani* F.). Этот вредитель наиболее распространен в южных районах области. Не менее сильные повреждения культурам причинял большой сосновый долгоносик (*Hilobius abietis* L.). Массовое появление этого вредителя отмечалось, например, в Климковском лесничестве Белохолуницкого лесхоза в конце 1950-х–начале 1960-х гг. (Юферев, 2008). В конце 1980-х гг. в Медведском лесничестве Нолинского лесхоза наблюдалось сильное повреждение сосновых молодняков сосновой жердняковой смолевкой (*Pissodes piniphilus* Hbst.). В середине 1970-х гг. происходило массовое размножение ивовой волнянки (*Leucoma salicus* L.), гусеницы которой объедали листья осины. В первой половине 1980-х гг. в сосновых насаждениях области произошло массовое размножение большого елового лубоеда (*Dendroctonus micans* Kug.). Сначала этот вредитель вызвал усыхание сфагновых сосняков, а затем стал поселяться и в сухих типах леса (Юферев, 2008).

В лесах Кировской области встречаются многие виды болезней деревьев. К ним относятся, например, смоляной рак (серянка) сосны, такие виды корневых гнилей, как пестрая ямчато-волокнистая (ситовая) гниль корней, белая заболонная гниль корней хвойных и лиственных пород, а также ствольные гнили – пестрая

ядровая заболонная гниль хвойных и лиственных пород, белая полосатая ядровая гниль и другие (Завацкая, 2008). Возбудителями этих гнилей являются различные виды базидиальных грибов. Основные меры борьбы – проведение выборочных санитарных рубок.

По данным лесопатологического мониторинга на 01.01.2009 г. лесопатологическое и санитарное состояние лесов Кировской области является удовлетворительным. В настоящее время имеются очаги распространения восточного майского хруща (*Melolontha hippocastani* F.) в южных районах области, а также короеда-типографа (*Ips typographus* L.) в защитных лесах г. Киров, за которыми ведется наблюдение.

Мониторинг состояния и использования лесов. Этот мониторинг дает информацию о динамике и статике состояния и использования лесного фонда, которая необходима для эффективного управления лесами на уровне лесничества, субъекта РФ, федерального округа, Российской Федерации в целом (Дякун, 2001). В нашей стране он проводится с 1996 г. по четырем направлениям: 1) лесной фонд; 2) главное и промежуточное пользование лесом; 3) лесовосстановление; 4) оценка негативного влияния на лес (Филипчук и др., 2004). При этом состояние и использование лесов оценивается на основании данных государственного учета лесного фонда (ГУЛФ), который до 1999 г. проводился один раз в пять лет, а в последующем – ежегодно (Писаренко, Страхов, 2004).

По данным ГУЛФ составляется справочник «Лесной фонд России» и ежегодный доклад «Состояние и использование лесов России» (Филипчук, 2002). В справочнике приводятся сведения о распределении лесного фонда по областям и республикам, по целевому назначению, категориям земель, основным лесобразующим породам, а также дается характеристика возрастной структуры лесов, прироста древостоев. Основными разделами доклада являются: 1) общая характеристика лесного фонда (данные о площади лесного фонда, об изъятии и приемке земель в лесной фонд); 2) пользование лесом (расчетная лесосека и ее освоение по основным видам рубок, оценка качества работ); 3) лесовосстановление (объемы лесовосстановительных работ по лесоводственным требованиям и фактические, анализ эффективности лесовосстановительных работ и имеющихся недостатков); 4) оценка негативного влияния на лес (сведения о пожарах, повреждении насаждений вредителями и болезнями, о загрязнении промышленными выбросами и радионуклидами); 5) изменения земель, покрытых лесной растительностью в результате лесопользования, лесовосстановления, воздействия негативных факторов; 6) мероприятия по охране и защите лесов (Филипчук, 2002).

Координационные функции по мониторингу состояния и использования лесов первоначально выполняло специальное подразделение «ВНИИлесресурс», а с 2000 г. их осуществляет ФГУП «Рослесинфорг». Согласно «Лесному кодексу Российской Федерации» (2006) данные по этому мониторингу формируются на основе материалов государственного лесного реестра, который «представляет собой систематизированный свод документированной информации о лесах, об их использовании, охране, защите, воспроизводстве, о лесничествах и о лесопарках» (Ст. 91).

Рассмотрим основные результаты мониторинга за состоянием и использованием лесов Кировской области. Для этого воспользуемся материалами государственного лесного реестра департамента лесного хозяйства Кировской области на 01.01.2009 г. и данными за предыдущие годы, приведенными в книге «Леса Кировской области» (2008).

В настоящее время леса Кировской области подразделяются на леса, расположенные на землях лесного фонда, находящиеся под управлением департамента лесного хозяйства и леса, на землях, не входящих в лесной фонд, управление которыми осуществляется Министерством обороны Российской Федерации и исполнительным органом государственной власти Кировской области.

Динамика основных показателей лесного фонда. По состоянию на 01.01.2009 г. общая площадь лесов Кировской области составляет 8141.2 тыс. га, а площадь лесов, входящих в состав лесного фонда, 8037.3 тыс. га, в том числе лесопокрытая – 7577.5 тыс. га. По состоянию на 01.01.06 г. площадь лесов на землях лесного фонда с учетом лесов, находящихся ранее под управлением Министерства сельского хозяйства Российской Федерации и впоследствии вошедших в состав лесного фонда области, была равна 8014.4 тыс. га, в том числе покрытая лесной растительностью – 7576.5 тыс. га. Таким образом, за три последних года лесопокрытая площадь увеличилась на 1 тыс. га, что связано с переводом земель в лесопокрытую площадь. В настоящее время не покрытая лесной растительностью площадь составляет 207.8 тыс. га, а на 01.01.2006 г. она была равна 189.3 тыс. га, т.е. произошло увеличение на 18.5 тыс. га. Данная отрицательная тенденция обусловлена включением в состав земель лесного фонда необлесившихся заброшенных полей.

Защитные леса в 1951 г. занимали 82.5 тыс. га, в 2006 г. – 1186.9, в 2008 г. – 1442.3 тыс. га, что соответственно составляет 1.3, 14.8 и 17.9% от общей лесопокрытой площади. Таким образом, наблюдается положительная тенденция увеличения площади защитных лесов области. Данная динамика в лесном фонде свидетельствует о возрастающем внимании к лесу как природной системе, имеющей большое экологическое значение.

Структура насаждений лесного фонда области характеризуется следующими тенденциями. Хвойные насаждения в 2006 г. составляли 49.9%, в 2008 г. – 51.5, мягколиственные соответственно 50.0 и 48.3%. На долю молодых в настоящее время приходится 1812.8 тыс. га, средневозрастных насаждений – 2256.1, припевающих – 1190.7, спелых и перестойных – 2317.9 тыс. га, что соответственно составляет 23.9, 29.8, 15.7 и 30.6%. На долю хвойных пород в составе спелых и перестойных насаждений в 2008 г. приходилось 52.2%, мягколиственных – 47.4, в 2006 г. соответственно 52.6 и 47.2%. Таким образом, в составе лесного фонда области хвойные и мягколиственные насаждения имеют примерно одинаковую площадь, преобладают спелые и перестойные насаждения, а второе место по площади занимают средневозрастные древостои.

Пользование лесом. С 1990 по 2008 г. ежегодная расчетная лесосека составляет примерно 13 400 тыс. м³, в том числе хвойных пород – около 5445 тыс. м³. Объем фактически вырубленной древесины и величина использования расчетной лесосеки за этот период постоянно снижались. Так, если в 1990 г. было вырублено 10 305 тыс. м³, а использование расчетной лесосеки составило 75.4%, то в 2000 г. соответственно 6124 м³ и 46.8%, в 2008 г. – 6024.7 м³ и 45%.

Тенденция к снижению объемов заготовки древесины, и связанное с этим уменьшение величины освоения расчетной лесосеки, вероятно, сохранится и в ближайшие годы. Это обусловлено отсутствием инвестиций в лесозаготовительную отрасль, неудовлетворительным финансовым состоянием и изношенностью техники лесозаготовительных предприятий, постоянным повышением железнодорожных тарифов и цен на топливно-энергетические ресурсы, недостаточной развитостью перерабатывающих мощностей, низкой покупательной способностью населения и рядом других причин.

Лесовосстановление. В 2008 г. лесовосстановление в лесном фонде проведено на площади 23 543 га, из которых на долю лесных культур приходится 5746 га (24.4%), естественного лесовозобновления – 17 797 га (75.6%). Площадь создания лесных культур, начиная с 1996 г., ежегодно уменьшается. Например, в 1996 г. она составляла 10 823 га, в 2000 г. – 7777, в 2002 г. – 7028, в 2004 г. – 6090. Одной из основных причин ежегодного уменьшения площади посадок является снижение объемов рубок главного пользования.

Таким образом, результаты мониторинга свидетельствуют о том, что в лесном фонде Кировской области имеется ряд положительных и отрицательных тенденций. К положительным относят-

ся, в частности, увеличение площади земель, покрытых лесной растительностью, увеличение площади защитных лесов. Отрицательными сторонами являются: значительная доля мягколиственных пород в составе лесного фонда, неполное освоение годовой расчетной лесосеки, особенно по мягколиственному хозяйству, что способствует увеличению площади спелых и перестойных насаждений и, как следствие этого, ухудшению санитарного состояния лесов.

Особое значение имеет мониторинг лесов, примыкающих к объекту хранения и уничтожения химического оружия в пос. Марадыковский Кировской области. При наличии вредных химических веществ в атмосфере и почве, в дозах, превышающих предельно допустимые концентрации, жизненное состояние всех или отдельных компонентов леса, включая древостой, подрост, подлесок, живой напочвенный покров, в этом районе должно быть хуже, чем на фоновых территориях, что может проявиться, например, в виде увеличения количества сухостойных, суховершинных и ослабленных деревьев, изменении цвета хвои и листьев, уменьшении прироста деревьев в высоту, снижении урожая шишек, образовании пустых семян и т.п. В связи с этим в 2007 г. в сосновых насаждениях, непосредственно примыкающих к объекту хранения и уничтожения химического оружия, были заложены две пробные площади.

Пробная площадь № 1 находится на западной границе объекта в квартале 11, выд. 12 Быстряговского лесничества Оричевского лесхоза, а пробная площадь № 2 – на южной границе в квартале 17, выд. 4. На этих участках по существующим методикам (Захаров, 1961) определялись лесоводственно-таксационные показатели древостоев: состав, возраст, класс возраста, группа возраста, средняя высота и диаметр, полнота, бонитет, тип леса, происхождение. Проводилась лесоводственно-таксационная оценка ствола и кроны деревьев, определялся урожай шишек. Оценивалось санитарное состояние деревьев с подразделением их на четыре категории: 1) здоровые; 2) живые суховершинные с наличием рака серянки в верхней части кроны; 3) живые с наличием рака серянки в средней и нижней частях кроны; 4) засохшие. Изучался подрост, подлесок, живой напочвенный покров. Получены следующие результаты.

Пробная площадь № 1

Характеристика древостоя. Состав – 9С1Б, возраст – 70 лет, класс возраста – IV, группа возраста – средневозрастные, средняя высота – 25 м, средний диаметр – 25 см, бонитет – II, полнота – 0.7, тип леса – сосняк брусничный, происхождение – естественное семенное, имеется второй ярус из единичных деревьев ели.

Характеристика стволов деревьев. Стволы деревьев полндревесные, прямые. Очищаемость от сучьев хорошая. Протяженность бессучковой части ствола составляет 6 м. Заращение отмерших сучьев хорошее. Длина ствола с темной корой равна 4 м. Кора в нижней части ствола темно-коричневая, мелко-трещиноватая, в средней и верхней части – ярко-желтая, легко отслаивающаяся в виде тонких пластинок, на центральных приростах последних трех-четырех лет сравнительно гладкая.

Характеристика кроны деревьев. Форма кроны конусовидная средней густоты длиной 9–10 м, что составляет 35–40% от средней высоты древостоя. Сучья средней толщины. Ширина кроны 3.5–4.0 м. Хвоя темно-зеленая, здоровая. Прирост верхушечных побегов за последние годы по глазомерной оценке хороший. Признаков повреждения хвои болезнями и насекомыми-вредителями леса не имеется.

Плодоношение деревьев. На деревьях имеется средний урожай шишек. Шишки нормально развитые, средней длины, серовато-зеленого цвета. Единично встречаются деревья с коричневыми шишками. Форма апофиза шишек обычная, характерная для данной популяции, наиболее часто встречаются деревья с плоским и бугорчатым апофизом.

Подрост. Он представлен сосной, единично встречается ель. Средняя высота подроста сосны 1.5 м, возраст 15–16 лет. Средний годичный прирост в высоту составляет 12 см. Стволы растений сосны прямые, малосбежистые с диаметром на расстоянии 10 см от земли 1.5–2.0 см. Количество соснового подроста на 1 га составляет 5 тыс. растений. Хвоя подроста темно-зеленого цвета длиной 49 мм, имеет нормальное развитие. Охвоенность побегов средняя. Продолжительность жизни хвои три года. Такой же продолжительностью жизни хвои характеризуется подрост сосны в других районах подзоны южной тайги Кировской области. Вегетативные почки имеют нормальное развитие. В целом подрост оценивается как вполне здоровый. Данный подрост, при условии сохранения в процессе проведения рубок главного пользования, безусловно, обеспечит надежное естественное возобновление леса без смены главной породы.

Подлесок состоит из рябины, ивы козьей, которая встречается на участке единично. Признаков угнетения подлеска не наблюдается.

Живой напочвенный покров представлен брусникой, изредка встречаются зеленые мхи. Растения брусники здоровые, имеют темно-зеленую блестящую окраску листьев.

Санитарное состояние древостоя. В данном насаждении 12.4% деревьев поражены раком серянок, из которых на долю живых с

наличием заболевания в нижней, средней и верхней частях кроны приходится 9.1%, засохших – 3.3%. Рак серянка – широко распространенное заболевание сосновых древостоев. В Кировской области встречается повсеместно. Возбудители болезни – ржавчинные грибы *Cronartium flassidum* и *Peridermium pini* (Лесная энциклопедия, 1986). Заражение происходит через молодые охвоенные побеги, а также небольшие трещины в тонкой коре. У больных деревьев постепенно снижается прирост по высоте, крона изреживается, хвоя бледнеет. Поражение ствола в средней или нижней части кроны приводит к полному усыханию дерева, в верхней части – к его суховершинности.

Общая оценка санитарного состояния обследованного участка леса. Санитарное состояние древостоя оценивается как удовлетворительное в связи с наличием рака серянки на деревьях, остальных компонентов леса как хорошее.

Пробная площадь № 2

Характеристика древостоя. Состав – 10СедБ, возраст – 55 лет, класс возраста – III, группа возраста – средневозрастные, средняя высота – 23 м, средний диаметр – 20 см, бонитет – I, полнота – 0.9, тип леса – сосняк кисличный, происхождение – естественное семенное, второго яруса нет.

Характеристика стволов деревьев. Стволы деревьев полноревесные, прямые с хорошей очищаемостью от сучьев. Протяженность бессучковой части ствола 4 м. Заращение отмерших сучьев хорошее. Длина ствола с темной корой 4 м. Кора обычная для деревьев данной возрастной группы.

Характеристика кроны деревьев. Форма кроны конусовидная, средней густоты, длиной 10 м, что составляет 43% от средней высоты древостоя. Ширина кроны 3 м. Сучья средней толщины. Хвоя темно-зеленая, здоровая. Прирост деревьев в высоту по глазомерной оценке хороший, соответствующий данным лесорастительным условиям. Признаков повреждения хвои болезнями и насекомыми-вредителями леса не имеется.

Плодоношение деревьев. Урожай шишек на деревьях средний. Он соответствует урожаю деревьев данной возрастной группы других районов подзоны южной тайги Кировской области. Шишки нормальной длины серовато-зеленого цвета. Наиболее часто встречаются деревья с плоским и бугорчатым апофизом шишек, что вполне соответствует данным по этой популяции в целом.

Подрост представлен елью высотой 2 м, с количеством растений на 1 га 7 тыс. Средний возраст 18 лет. Средний годичный прирост в высоту 10–12 см. Растения ели имеют прямой малосбежистый ствол диаметром на расстоянии 10 см от земли 2 см. Хвоя подростка темно-зеленого цвета длиной 15 мм, нормально разви-

тая. Охвоенность побегов хорошая. Вегетативные почки имеют нормальное развитие. С лесоводственной точки зрения подрост оценивается как вполне здоровый. После проведения рубок главного пользования произойдет смена сосны елью. Лесорастительные условия участка вполне благоприятны для произрастания этой древесной породы.

Подлесок состоит из рябины, редко встречаются растения можжевельника высотой 0,3 м. Признаков угнетения подлеска нет.

Живой напочвенный покров представлен кислицей, отдельными растениями брусники, черники, папоротника. Все растения здоровые.

Санитарное состояние древостоя. В данном насаждении 7,2% деревьев поражено раком серяжкой. Имеется много валежа, что вызвано отпадом деревьев в процессе естественного самоизреживания древостоя, происшедшего при его формировании.

Общая оценка санитарного состояния обследованного участка леса. Санитарное состояние участка леса является хорошим.

Таким образом, все компоненты лесных насаждений имеют нормальное развитие, соответствующее конкретным лесорастительным условиям и возрастному состоянию древостоев, а их биологическое и санитарное состояние хорошее. Отрицательного воздействия объекта хранения и уничтожения химического оружия на прилегающие к нему лесные насаждения не выявлено. Для улучшения санитарного состояния древостоев необходимо проведение выборочных санитарных рубок.

В заключение следует отметить, что в лесном хозяйстве осуществляются также и другие виды мониторинга. Например, в лесах с интенсивным режимом использования проводится мониторинг лесохозяйственной деятельности, включающий применение дистанционных средств наблюдения, в том числе космической съемки и комплекс методов наземного наблюдения. Основная цель этого мониторинга – выявление фактов нарушения лесоводственных и лесохозяйственных требований в процессе лесопользования, обработка и накопление получаемой информации, являющейся основой совершенствования лесопользования в лесном секторе. В лесах некоторых субъектов Российской Федерации проводится также мониторинг зон радиоактивного загрязнения.

3.6. Мониторинг агроэкосистем

Агроэкосистемами (агроценозами) называют экосистемы, структуру которых создает, поддерживает и контролирует человек в своих интересах. К ним относятся поля, пастбища, сады, огороды

и т.д. В состав агроценозов, как и природных экосистем, входят все функциональные группы: продуценты (культурные растения и сорняки), консументы (человек, насекомые-опылители, птицы, симбиотические организмы, животные – вредители полевых культур, сельскохозяйственные животные), редуценты (бактерии и грибы). Организмы составляют пищевые цепи и сети. При этом обязательным звеном пищевых цепей является человек (Шапиро, 2005).

Агроэкосистемы по ряду признаков отличаются от естественных экосистем. Видовое разнообразие в агроэкосистемах значительно беднее, чем в биогеоценозах, так как в них обычно культивируется один или несколько видов растений. В связи с этим резко уменьшается численность и разнообразие животных и микроорганизмов, жизнь которых тесно связана с жизнью растений. Сокращается число звеньев в цепях питания.

Круговорот веществ в агроэкосистемах незамкнутый, поскольку ежегодно первичная продукция, производимая растениями (урожай), не поступает в цепи питания. В результате уменьшается содержание органических и минеральных веществ в почве. Это приводит к необходимости ежегодного внесения в почву удобрений как дополнительного источника веществ и энергии.

Агроэкосистемы не могут существовать без поддержки человека. Все агроэкосистемы искусственно поддерживаются человеком на начальных стадиях сукцессионных изменений, которые наиболее неустойчивы, сообщества не способны к саморегуляции, автотрофы в нем частично погибают от массового размножения вредителей, сорняков и нуждаются в постоянной поддержке со стороны человека.

В идеале агроэкосистемы должны соответствовать двум требованиям: быть высокопродуктивными и одновременно устойчивыми. С экологической точки зрения эти требования несовместимы, поскольку, создавая агроценозы, человек подрывает основы биогеоценозов (Злобин, Миркин, 1992). В чем это выражается? Прежде всего наблюдаются изменения в пищевых цепях, основу которых составляют продуценты. Выращивание одного вида растений на полях приводит к массовому распространению сорняков. Для борьбы с ними используются гербициды. При их применении уничтожаются не только сорняки, но и другие виды трав. Помимо этого, агроценоз заселяют многолетние устойчивые сорняки, корневая система которых находится глубоко в почве и не поражается гербицидами. Это ведет к необходимости повышать дозы и использовать более сильнодействующие гербициды, которые накапливаются в почве и отрицательно влияют на растения: нарушают синтез липидов, процесс фотосинтеза.

Эти изменения оказывают влияние на консументов в пищевой цепи. У некоторых видов растительноядных насекомых, выживших после обработки полей гербицидами, наблюдается массовое размножение. Этому способствует исчезновение большинства хищников и паразитов насекомых.

Ухудшаются условия существования редуцентов, так как биомасса корней культурных растений сосредоточена в основном в поверхностных слоях почвы и в 10 раз меньше, чем у диких трав. Надземные части растений увозятся с полей, что уменьшает поступление органических веществ в почву; не формируется подстилка из опада, которая является средой обитания редуцентов; обработка почвы делает более доступными для хищников личинки организмов, обитающих в почве.

Помимо разрушения пищевых цепей, человек зачастую нарушает пространственную структуру биогеоценозов. Например, в условиях высокого стояния грунтовых вод и слабого оттока почвенных вод ранее плодородные почвы распахивались на лошадах на возвышениях рельефа, а на остальной территории размещались сенокосы и пастбища. Были распаханы не только возвышенные участки, но и склоны, что привело к усилению эрозии почвы.

Таким образом, агроэкосистемы крайне неустойчивы и не способны к саморегуляции. С экологической точки зрения, экосистема одновременно не может быть высокопродуктивной и стабильной, иметь разнообразную видовую и трофическую структуры. В отличие от устойчивых экосистем со зрелыми сообществами агроценозы считают незрелыми системами (Щербаков, 1992). Неустойчивость агроценозов обусловлена еще и ослаблением защитных механизмов культурных растений к воздействию вредителей по сравнению с дикорастущими видами. Поэтому они требуют постоянного вмешательства человека. Если он не будет поддерживать агроценоз, то последний быстро разрушится и исчезнет: культурные растения, не выдержав конкуренции с природными видами, будут ими вытеснены. В районах с засушливым климатом на месте агроценоза может возникнуть степь, а в более холодном и влажном климате – лесной биогеоценоз.

Уменьшить отрицательные последствия деятельности человека в агроэкосистемах позволяет соблюдение ряда правил: учет возможностей саморегуляции агроэкосистем; восстановление почв при их истощении; поддержание видового разнообразия всех организмов и экосистем за счет чередования разных культур на малых участках и сохранения островков целины между ними, где могут существовать хищники и паразиты вредителей; применение научно обоснованных доз пестицидов и минеральных удобрений и по возможности замена их агротехническими приемами.

Чтобы не нарушать устойчивость биосферы, не подрывать ее стабильность и вместе с тем обеспечивать ее высокую продуктивность, человек должен так формировать природные ландшафты, чтобы они включали и высокопродуктивные (*незрелые*) и устойчивые (*зрелые*) экосистемы, т.е. агроценозы должны чередоваться с лесами, водоемами, лугами, болотами, образовывать «экологическую мозаику». Это будет способствовать обеспечению устойчивости экосистем, так как вредители сельскохозяйственных растений окажутся в окружении своих естественных врагов, которые будут регулировать их численность (Щербаков, 1992; Миркин, Хазиахметов, 2001).

Для предотвращения отрицательных последствий деятельности человека в агроэкосистемах, необходимо осуществлять агроэкологический и фитосанитарный мониторинг.

Наблюдения за агрохимическим и агроэкологическим состоянием почв сельскохозяйственных угодий проводятся путем ежегодных локальных обследований на реперных участках, также необходимо осуществлять сплошной почвенно-экологический мониторинг сельхозугодий с периодичностью шесть-семь лет. Экологическое состояние почв сельскохозяйственных угодий оценивается по трем основным направлениям: содержание тяжелых металлов и мышьяка в почвах; радиационная обстановка; загрязнение почв остаточными количествами пестицидов (Соколов и др., 1994).

Тяжелые металлы (ТМ). К тяжелым металлам относятся более 40 химических элементов, масса атомов которых составляет свыше 50 атомных единиц. Часть этих металлов, получивших название «микроэлементы» (медь, цинк, молибден, кобальт, марганец), играет важную роль в жизни биоты. Поэтому понятие «тяжелые металлы» и «микроэлементы» различаются количественным содержанием в объектах окружающей среды. Понятие «тяжелые металлы» используется, когда речь идет об опасных концентрациях элемента, «микроэлементы» – о малых концентрациях этих металлов. Роль микроэлементов заключается в том, что они входят в состав многих ферментов, играя роль катализаторов биохимических процессов, но те же элементы в больших количествах могут ингибировать ферментные системы. Однако ртуть, свинец, кадмий являются особо токсичными и наиболее опасными загрязнителями окружающей среды, к ним понятие «микроэлементы» не применяется ни при каких концентрациях. Токсичное действие тяжелых металлов может быть прямым, блокирующим реакции с участием ферментов, и косвенным – переводящим питательные элементы растений в недоступную форму.

Источники поступления ТМ делятся на природные (выветри-

вание горных пород и минералов, эрозионные процессы) и техногенные (добыча и переработка полезных ископаемых, сжигание топлива, влияние транспорта, сельского хозяйства). ТМ накапливаются в почве, особенно в верхних гумусовых горизонтах и медленно удаляются при выщелачивании, потреблении растениями, эрозии.

На характер профильного распределения ТМ влияет комплекс почвенных факторов: гранулометрический состав почв, кислотность, содержание органического вещества, емкость катионного обмена, наличие геохимических барьеров, дренаж.

Радиоактивные элементы, или радионуклиды являются источниками ионизирующих излучений. Возрастающие масштабы антропогенного воздействия ионизирующих излучений на природную среду, связанную в том числе со сферой сельскохозяйственного производства, привели к необходимости радиологического прогнозирования возможных последствий такого вмешательства и контроля за радиоактивным загрязнением почв, поливных вод, растений, кормов и продуктов животноводства.

Так как поступление радиоактивных веществ в природную среду может осуществляться в результате возникновения разнообразных ситуаций, то радиологический мониторинг должен проводиться с учетом их особенностей.

Источником механического загрязнения растений радионуклидами являются радиоактивные вещества, выпавшие на поверхность почвы из атмосферы. У большинства изотопов период полураспада менее одного дня, и поэтому они практически не представляют опасности в плане загрязнения почвенно-растительного покрова. С течением времени в смеси продуктов деления начинают преобладать долгоживущие радионуклиды, в частности ^{90}Sr (период полураспада 28 лет) и ^{137}Cs (период полураспада 30 лет). Через 2.5–3.0 года уровень радиоактивности в смеси в основном определяется этими радионуклидами, поскольку короткоживущие радионуклиды к этому времени практически распадаются.

Радиоактивные изотопы стронция и цезия, являющиеся химическими аналогами кальция и калия, отличаются высокой биологической подвижностью, из почв они интенсивно поступают в растения. Среднеживущие радиоактивные продукты деления (^{144}Ce , ^{106}Ru , ^{147}Pm и др.) не представляют большой опасности для растениеводческой и животноводческой продукции, так как коэффициент их накопления невысок, и, кроме того, при поступлении из почвы в растения они в основном задерживаются в корневой системе (99% общего количества в растении).

В случае поглощения радионуклидов растениями через корни интенсивность их включения в процессы миграции по биологи-

ческим цепочкам определяется не только физико-химической природой элемента, но типом почвы и другими факторами. Например, из большинства типов почв поступление ^{137}Cs в растения, как правило, меньше или соизмеримо с поступлением ^{90}Sr . Но на легких по механическому составу песчаных почвах накопление ^{137}Cs растениями в 40–50 раз выше, чем ^{90}Sr .

Таким образом, при радиоэкологическом мониторинге растений следует выделять и учитывать типы почв, пути их радиоактивного загрязнения, физико-химические свойства радионуклидов.

Пестициды – химические, биологические и другие вещества, используемые против вредных и особо опасных вредных организмов, а также для предуборочного просушивания, удаления листьев и регулирования роста растений. Они стали традиционными загрязнителями агроценозов в послевоенный период. Главная опасность поступления пестицидов в окружающую среду – возможность накопления при переносе по трофическим цепям. Поскольку все пестициды обладают в различной степени выраженной токсичностью для человека, снизить нежелательный экотоксикологический пресс на агросистемы и улучшить социально-гигиеническую обстановку в районах интенсивного землепользования возможно только в результате постоянного контроля за их содержанием в окружающей природной среде, пищевых продуктах, кормах и других объектах. В сельскохозяйственном производстве его проводят контрольно-токсикологические лаборатории, входящие в состав проектно-изыскательских станций химизации сельского хозяйства, а также СЭС. Осуществляется анализ продукции и почвенных образцов с сельскохозяйственных угодий. По данным ЦИНАО, наиболее часто почвы России загрязнены остатками хлор- и фосфорорганических пестицидов, а также симтриазиновыми гербицидами.

Важное место в контроле и изучении поведения пестицидов в природных объектах и сельскохозяйственной продукции принадлежит методам определения остаточных количеств ксенобиотика. Наиболее широко для этого используют физико-химические методы – газо-жидкостную и тонкослойную, а также высокоэффективную жидкостную хроматографию. Для определения хлорсульфурина и некоторых других пестицидов, применяемых в малых дозах, используется в последнее время иммунохимический метод анализа.

Особого внимания заслуживают так называемые связанные остатки пестицидов, содержащихся в почве, продукции растениеводства и животноводства. К ним относят исходное вещество или его метаболиты, не экстрагируемые из указанных сред обычными

методами. Связанные почвой или растениями пестициды рассматриваются сегодня как экологически негативный фактор. Поскольку при определенных условиях нельзя исключить возможность их поступления в объекты окружающей среды и организм человека. Существенной долей связанных остатков в объекте исследования принято считать их количество, превышающее 10% от исходного содержания ксенобиотика, поскольку имеются экспериментальные доказательства высвобождения связанных почвой остатков пестицидов, их поступления в растения и утилизации микроорганизмами, необходимо дополнительное изучение этой специфической формы нахождения ксенобиотика в компонентах агроферы (Соколов и др., 1994).

Наряду с оценкой последствий загрязнения агроэкосистем остатками пестицидов, одно из центральных мест в международной программе по экотоксикологии пестицидов занимает исследование проблемы резистентности. Появление новых видов вредителей, возбудителей болезней и сорных растений, резистентных к пестицидам, наносит сельскому хозяйству большой ущерб, который выражается как в дополнительных экономических затратах, так и в ухудшении экологической обстановки. С общеприродных позиций явление резистентности характеризуется как изменение генетической структуры популяции в результате появления и распространения устойчивого биотипа вследствие отбора, вызываемого действием пестицида. В случае резистентности к пестицидам полезных для человека видов – это явление положительное, например, резистентность полезных членистоногих, сапро- и автотрофных микроорганизмов. Оно позволяет преодолевать отрицательное сопутствующее действие пестицидов на агроценоз, а у культурных растений повышать устойчивость к недостаточно избирательным пестицидам. Для преодоления резистентности вредителей сельскохозяйственных растений необходим постоянный мониторинг ее уровня.

Фитосанитарный мониторинг – система мероприятий, включающая обследование, наблюдение, учет развития и распространения вредных и особо опасных вредных организмов, а также разработку на их основе фитосанитарного прогноза. На первом этапе проведения предполагается разработка научно-методических основ фитосанитарного мониторинга полезных и вредных организмов в агробиоценозах. В ходе его проведения определяются уровни и тенденции изменения фитосанитарного состояния агроэкосистем; создаются новые и совершенствуются существующие методы диагностики, контроля и прогноза экономически значимых вредителей, их энтомофагов и болезней основных сельскохозяйственных культур.

Фитосанитарный прогноз – предварительное определение возможного распространения и степени развития вредных и особо опасных вредных организмов с целью планирования сроков и объемов проведения фитосанитарных мероприятий.

Суть и конечная цель наблюдений заключаются в разработке и внедрении системы прогнозирования развития и заболеваний сельскохозяйственных культур, позволяющей предвидеть на ранних этапах патогенеза возбудителя болезни возможные потери урожая, по величине которых дается заключение об экономической целесообразности проведения защитных мероприятий. В результате сельскохозяйственные производители могут значительно сократить применение фунгицидов, что позволит уменьшить себестоимость конечной продукции и снизить отрицательное воздействие фунгицидов на агробиоценоз.

Основные этапы работы: 1. Обследование полей. 2. Диагностика возбудителей болезней. 3. Рекомендации по защите посевов от болезней с учетом порогов экономической вредоносности и прогноза развития фитопатогенов. 4. Подбор эффективного фунгицида. 5. Обработка посевов фунгицидом. 6. Контроль биологической эффективности защитных мероприятий.

Таким образом, практическим применением методов фитосанитарного мониторинга является защита растений, направленная на разработку и практическое применение фитосанитарных мероприятий с целью предотвращения потерь растениеводческой продукции от вредных и особо опасных вредных организмов.

В силу масштабного распространения в посевах различных сельскохозяйственных культур грибных заболеваний, в настоящее время активно разрабатываются научно-методические подходы проведения дистанционной диагностики очагов поражения сельскохозяйственных растений с помощью наземной спорулавливающей аппаратуры, например, автомобильные пробоотборники различных модификаций.

В то же время необходимо заметить, что биологические методы выявления и определения таксономической принадлежности и степени поражающего действия фитопатогенных организмов в последнее время быстро теряют свою исключительность. Они существенно дополняются и уточняются новыми инструментальными методами, в частности молекулярно-генетического генотипирования. В качестве генетических маркеров при генетической идентификации (генотипировании) используются карты рестрикции тотальной ДНК. Специализированные генетические ферменты-рестриктазы разрезают молекулу ДНК строго в определенных участках, образуя специфический набор ее фрагментов. В этих фрагментах имеются повторяющиеся последовательности, размером 15

нуклеотидов (гомологичные мини-сателлиту фага M13), которые могут быть выявлены путем гибридизации с радиоактивно меченым фагом. Картина распределения этих последовательностей в рестрикционных фрагментах строго специфична. Выявлены закономерности, позволяющие на основе учета гибридизовавшихся участков ДНК не только четко отличить генотипически одну особь (изолят, биотип) от другой, но и объединить их в штаммы, расы и виды. Этот метод, названный геномной дактилоскопией, может быть успешно применен при исследовании видовой и штаммовой принадлежности фитопатогенных бактерий и грибов, паразитических растений и вредителей. Создание на основе широких молекулярно-генетических исследований региональных и общегосударственных генотек фитопатогенных организмов позволит проводить их генетический мониторинг и разрабатывать стратегию селекции устойчивых сортов с учетом меняющегося состава патогенных биотипов (Соколов и др., 1994).

В целом, фитосанитарный мониторинг поддерживает функционирование региональной системы фитомониторинга; составляет оперативные (краткосрочные) и среднесрочные (сезонные) прогнозы появления и развития полезных и вредных организмов, на основе которых осуществляется оптимизация защитных мероприятий в посевах сельскохозяйственных культур.

Таким образом, основными загрязнителями агроэкосистем, а также сельскохозяйственного сырья и продуктов его переработки являются остатки пестицидов, тяжелых металлов, радионуклидов. Однако существует большое число еще не идентифицированных токсических веществ, в том числе метаболитов пестицидов и микотоксинов, которые также являются загрязнителями. Ксенобиотики, попадая в живые организмы, часто проявляют синергетическое действие. Поэтому, находясь в почве, воде, воздухе, попадая в продукты питания и корма порознь в концентрациях, значительно меньше ПДК, загрязнители в комплексе могут оказывать на биоту выраженное и многостороннее токсическое действие. Система мониторинга земель сельскохозяйственного назначения, являющаяся подсистемой единой экологической системы мониторинга, должна обеспечить получение базовой, периодической и оперативной информации о качественном состоянии земель, развитии негативных процессов в целях оптимизации управления земельными ресурсами и предотвращения негативного действия токсических ксенобиотиков.

Глава 4 БИОМОНИТОРИНГ ТЕХНОГЕННЫХ И УРБАНИЗИРОВАННЫХ ТЕРРИТОРИЙ

4.1. Механизмы адаптации микроорганизмов к повышенной почвенной кислотности и токсичности алюминия

Резкое сокращение в последнее время объемов известкования земель сельскохозяйственного назначения, увеличение массы сброса в сточных водах тяжелых металлов и алюминия, возрастание темпов аэротехногенного загрязнения существенно способствуют тенденции закисления этих почв и обуславливают необходимость углубленного исследования эффектов воздействия кислотных компонентов на живые организмы.

Выживание микроорганизмов в специфических условиях кислых почв во многом зависит от способности противостоять потоку протонов водорода. Некоторое время клетка способна защищать свои внутриклеточные компоненты: это внешняя цитоплазматическая мембрана и макромолекулярные структуры на ее поверхности (хеморецепторы и другие периплазматические белки, жгутики, пили, экзополисахариды, структуры клеточной стенки и т.д.), какой бы высокой не была внешняя рН. Однако способность клеток защищать свои структуры от действия кислотности ограничена. С течением времени клетки при кислых значениях рН утрачивают некоторые функции – хеморецепцию, подвижность – они не могут ориентироваться на питательные вещества или другие аттрактанты окружающей среды, ингибируется их транспортная система.

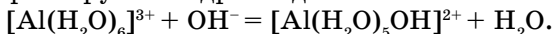
Помимо высокой концентрации протонов водорода, кислотность в почвах обуславливает и другие проблемы для живых организмов. В кислых условиях повышается подвижность алюминия, меди, цинка, марганца и т.д. Токсичность алюминия рассматривают в качестве главного фактора, ограничивающего развитие растений и микроорганизмов в кислых почвах.

Благодаря выделению метаболитов кислой природы, микроорганизмы принимают активное участие в мобилизации алюминия из кристаллических решеток первичных и вторичных мине-

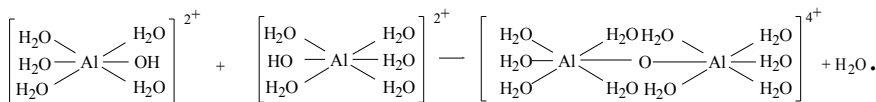
ралов с образованием комплексных соединений (Berthelin, Dommergues, 1972; Каравайко и др., 1990). В составе металлоорганических комплексов алюминий приобретает подвижность и мигрирует в широком диапазоне значений рН. При разложении комплексных соединений происходит освобождение входящего в их состав алюминия в виде гидроксосолей и гидроксидов (Hsu, 1989).

В жидких фазах почвенных систем – в почвенных растворах, водных и солевых вытяжках из почв – алюминий образует разнообразные соединения. Он может находиться в составе аквакомплекса $\text{Al}(\text{H}_2\text{O})_6^{3+}$ (в более простом выражении Al^{3+}), моно- и полимерных гидроксокомплексов и комплексов с другими неорганическими и органическими лигандами. При гидролизе в почвенных растворах кислых почв в естественном состоянии при кислой реакции образуется гидроксид алюминия $\text{Al}(\text{OH})_3$, который имеет амфотерный характер и может вести себя как кислота $\text{HAlO}_3 \times \text{H}_2\text{O}$. Наибольшей силой обладает катионная кислота $[\text{Al}(\text{H}_2\text{O})_6]^{3+}$, т.е. гидратированный катион алюминия.

У гидратированных катионов Al^{3+} наблюдается полимеризация. Оксид алюминия, являющийся продуктом конденсации гидратированных ионов, можно рассматривать как полимер. Как правило, его структурными единицами являются тетраэдры или октаэдры, нередко с двумя кислородными мостиками между каждой парой атомов металла. Полимеризация гидратированных ионов происходит в результате химической реакции, которой способствуют высокие значения рН среды. Реакция полимеризации гидратированных ионов протекает в две стадии. На первой гидратированный катион реагирует с гидроксидным ионом:



Затем две группы OH^- , принадлежащие соседним оксикатионам, высвобождают молекулу воды и возникает полимерный ион:



Жидкофазные соединения алюминия в зависимости от их состава проявляют разные кислотно-основные свойства и способность к сорбции почвенными компонентами. Наиболее сильными кислотными свойствами обладают аквакомплекс алюминия и его мономерные гидроксокомплексы – $[\text{Al}(\text{OH})]^{2+}$, $[\text{Al}(\text{OH})_2]^+$, $[\text{Al}(\text{OH})_3]^0$. Эти соединения являются наиболее токсичными (Hooper, Shoemaker, 1985). Алюминий, связанный в органических и фторидных комплексах, гораздо менее токсичен для большинства живых организмов (Bartlett, Riego, 1972). Что касается полимерных гидроксокомплексов алюминия, то их токсичность по отношению к раз-

личным видам живых организмов сильно различается. По-видимому, на высшие растения они оказывают менее вредное воздействие, чем аквакомплекс алюминия и его мономерные гидроксокомплексы. Установлено, что активность различных соединений алюминия в растворах более тесно коррелирует с его токсическим действием на организмы, чем общая концентрация алюминия в среде (Kinraide, 1991). Например, по степени токсичности для *Agrobacterium radiobacter* соли алюминия составили следующий ряд: $AlCl_3 < Al_2(SO_4)_3 < KAl(SO_4)_2$ (Широких, Широких, 2004).

Указанные закономерности могут быть обусловлены растворением – осаждением труднорастворимых соединений алюминия или участием его соединений в ионном обмене. Поэтому для кислотоустойчивости необходимы механизмы детоксикации ионов алюминия и некоторых других металлов, которые ограничивают их поступление или обеспечивают их активное «выкачивание» из клеток.

Чувствительность и механизмы адаптации микробов к избытку водородных ионов. Многие грибы, водоросли и бактерии проявляют толерантность к концентрациям водородных ионов в широком диапазоне pH (Ленгуорси, 1981), однако оптимум роста большинства микроорганизмов, как правило, находится в области средней кислотности (pH 5.5–6.0). В качестве общей тенденции изменения микробного населения почв под воздействием кислотного стресса отмечают снижение числа бактерий и актиномицетов и активное развитие микроскопических грибов. Причиной этого является не только то, что грибы лучше всего растут в кислых условиях, а то, что они обладают более широкой приспособляемостью к активности водородных ионов, чем бактерии и актиномицеты, и, следовательно, меньше страдают от конкуренции или антагонизма при кислых условиях (Аристовская, 1965). Однако разнообразие почвенных грибов в кислых условиях снижается. Сохраняются преимущественно виды, обладающие активным метаболизмом и способностью выделять токсические вещества (Марфенина, 1991; Щербаков, Свистова, 2002). Среди почвенных грибов как наиболее устойчивые к подкислению почвы были выделены *Penicillium spinulosum* и *Oidiodendron ecinulatum* (Марфенина, 2001). Большое адаптивное значение имеет способность грибов продуцировать органические кислоты, которые, при слабой обеспеченности кислых почв доступными элементами зольного питания, участвуют в разрушении минералов почвообразующей породы и способствуют переходу содержащихся в них химических элементов в раствор.

В отношении бактерий, кислотность почв относится к числу селективных факторов, которые либо ограничивают, либо способствуют распространению бактерий определенных таксономических

групп. Например, известно, что бактерии рода *Arthrobacter* чувствительны к рН среды и не обнаруживаются в подзолистых почвах и кислых торфяниках. В то же время спириллы и многие представители факультативно-анаэробных бактерий успешно развиваются и часто доминируют в кислых дерново-подзолистых почвах (Штина и др., 1984).

Высокой кислотоустойчивостью (развиваются при рН 3) обладают бактерии рода *Beijerinckia*, впервые выделенные из кислых почв рисовых полей Индии. Они хорошо переносят повышенные концентрации железа, алюминия. В кислых почвах южной и тропической зоны (красноземах латеритах) бактерии этого рода играют основную роль в почвенном азотном балансе, фиксируя от 16–20 мг азота на 1 г ассимилированного углерода (Добровольская и др., 1996).

Возможность адаптации к кислой среде актиномицетов была продемонстрирована при определении способности культур, выделенных из щелочных и кислых почв, расти на подкисленных средах. Было отмечено, что актиномицеты, выделенные из кислых почв, растут при более кислых значениях рН среды, чем культуры, выделенные из щелочных почв (Глазовская, Добровольская, 1984). Первоначальная гипотеза о существовании специализированной группы ацидофильных актиномицетов, предпочитающих расти в кислой среде, получила подтверждение в работах Виллиамса с соавторами (Corke, Chase, 1964; Williams et al., 1971; Khan, Williams, 1975). В последующие годы появились новые сообщения об обнаружении ацидофильных и ацидотолерантных актиномицетов в кислых почвах (Niol et al., 1995). Установлено, что ацидотолерантные актиномицеты являются неотъемлемой частью актиномицетного комплекса многих почв: низинной торфяной, бурой лесной, серой лесной, чернозема обыкновенного (Зенова и др., 2000). Среди ацидотолерантных актиномицетов наиболее распространены микромонопоры и стрептомицеты. Отмечена способность ацидофильных актиномицетов быстрее расти на подкисленных средах и повышать значение рН до уровня, благоприятного для образования воздушного мицелия и спор (Закалюкина, 2003).

В литературе имеются лишь отрывочные сведения о влиянии почвенной кислотности на обилие микроорганизмов в природных местообитаниях. При изучении микробных комплексов в ненарушенных биотопах Западно-Двинского стационара отмечено влияние кислотности на распределение актиномицетного мицелия по профилю низинного и верхового торфяников (Добровольская и др., 1991). Сравнение микробных сообществ в разных типах биогеоценозов Окского заповедника выявило максимальную численность бактериальных комплексов в пойменных ландшафтах с более благоприятной реакцией среды (Полянская и др., 1995).

При изучении основных структурных характеристик гетеротрофных микробных сообществ с учетом профильного распределения, численности и биомассы отдельных популяций и сообщества в целом в зависимости от кислотных свойств почв была выявлена тесная корреляция между показателями почвенной кислотности и биомассы основных групп микроорганизмов, изменяющимися в пределах почвенного профиля по генетическим горизонтам (Широких и др., 2001), установлено, что значительная часть микробного пула кислых дерново-подзолистых почв европейского Северо-Востока представлена кислотоустойчивыми и алюмотолерантными популяциями бактерий, грибов и актиномицетов (Широких, Плетенева, 2000). Это свидетельствует о способности почвенных микроорганизмов изменять свой метаболизм путем развития специфических адаптивных реакций и может рассматриваться как возникновение экологической изменчивости микроорганизмов в различных зонах существования. В частности, в одной и той же почве в зависимости от изменения по генетическим горизонтам содержания ионов H^+ и Al^{3+} могут складываться микробные сообщества 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» микробные сообщества. Выявлена статистически значимая зависимость между кислотными свойствами зональных почв и количественной характеристикой этапа бактериальной сукцессии в отдельных генетических горизонтах.

Изучены количественные аспекты воздействия кислотности на функционирование микроорганизмов в кислых торфах и болотах. Показано, что метанотрофы верховых болот *Methylocella palustris* и *Methylocapsa acidiphila* являются умеренными ацидофилами, т.е. слабо кислая среда (рН 4.5–5.5) соответствует норме их физиологической реакции (Дедыш, Паников, 1997; Дедыш, 2002).

Определение влияния кислотности на численность микроорганизмов в почвах чайных плантаций, а также устойчивости микробных изолятов к кислым условиям в присутствии алюминия проводили японские ученые (Yokoyma Hazuhira et al., 1993). Они установили, что грибы удивительно устойчивы к ионам алюминия, гидроксидам алюминия и к алюмосульфатным комплексам. Некоторые изоляты бактерий были также устойчивы к этим соединениям. Бактерии после обработки алюминием могут оставаться живыми, но чаще всего не способны к размножению. Алюминий удлиняет время генерации клеток и препятствует завершению их деления.

О механизмах воздействия кислотности и алюминия на микроорганизмы известно следующее. Величина pH в клетке изменяет состояние связанности белков в водно-органических растворах, влияет на стерическую конфигурацию активного центра и, соответственно, гибкость данной конфигурации и определяет величину сродства фермента к субстратам. В основе всех этих процессов лежит особенность взаимодействия белков с водой, активность которой, в свою очередь, определяется наличием различных метаболитов и ионов (Курганов, 1985).

Способность бактерий развиваться в кислых условиях среды связана с особенностями состава и функционирования клеточных мембран (Ohta et al., 1975). Среди ацидофильных организмов могут обнаруживаться формы с такими изменениями в свойствах мембран, как избирательная проницаемость, что имеет важное значение для способности клетки реагировать на изменения в составе среды и осуществления транспорта веществ в клетку и из клетки. Об изменении липидного состава мембран, индуцированного низкими значениями pH, сообщалось для кислоточувствительного штамма *Rhizobium etli* (Ballen et al., 1998). Состав мембраны у *E. coli* может варьировать в зависимости от pH (Arneborg et al., 1993), что оказывает влияние на проницаемость мембраны для протонов водорода. Минимальная проницаемость мембраны для H^+ – широко распространенная стратегия у археобактерий (Dilworth et al., 2001).

Установлено, что даже у экстремальных ацидофилов, живущих при pH 2–3, внутриклеточный pH всегда поддерживается на уровне 5.5–6.3. Это достигается как особенностями строения клеточной стенки и мембраны, так и повышенной метаболической активностью (механизм энергозависимого выделения ионов H^+). Для удаления протонов из бактериальных клеток у *Enterococcus hirae* при низком pH происходит индукция H^+/K^+ -системы (Sturr, Marquis, 1990), которая обеспечивает возможность роста при кислых pH (Suzuki et al., 1988). Энергетические затраты для таких помповых систем весьма высоки, и авторы полагают, что урожай клеток, растущих при кислых pH, будет при этом снижен.

Буферность внутриклеточной среды, по-видимому, поддерживается синтезом специфических молекул. Мутанты *Salmonella typhimurium*, дефектные по изоцитрат дегидрогеназе, способные к накоплению цитрата и изоцитрата, являются более устойчивыми к сильнокислой среде с pH 3.3 (Hall et al., 1995).

Изменение pH окружающей среды вызывают у многих микроорганизмов компенсаторные ферментативные сдвиги метаболизма. Например, *Escherichia coli* реагирует на повышение кислотности среды синтезом декарбоксилаз аминокислот. Образующиеся в

результате реакции декарбокислирования амины приводят к снижению кислотности среды (Meng, Bennett, 1992; Stim, Bennett, 1993). Энтеробактерии, подобные *Escherichia coli* и *Salmonella typhimurium*, проявляют устойчивость к широким вариациям pH и считаются «базовой» в этом отношении группой бактерий. У клубеньковых и большинства других почвенных бактерий никаких кислото-индуцируемых механизмов для кондиционирования внешней среды не выявлено. Главным условием функционирования таких механизмов является наличие подходящих субстратов в достаточном количестве. Для энтеробактерий в кишечнике животных таких субстратов достаточно. В обычной, бедной питательными веществами, стрессовой (кислой) среде труднодоступность питательных веществ для бактерий вряд ли позволит оптимизировать значения pH, хотя ризосфера растений в этом случае может быть исключением. Резко изменять pH, подщелачивая окружающую среду в процессе жизнедеятельности, могут водоросли (Голлербах, Штина, 1969).

Одним из примеров кислотно-зависимых модификаций является изменение у клубеньковых бактерий повторяющегося орнамента экзополисахаридов, в результате чего *S. meliloti* приобретает способность расти при низких значениях pH (Dilworth et al., 1999). Конверсия бутировой кислоты в бутанол на поздней стадии ферментации сахаров у *Clostridium acetobutylicum* (Huang et al., 1986) и переключение синтеза молочной кислоты на синтез ацетона у *Lactobacillus plantarum* (Tsay et al., 1992) также являются примерами реакции микроорганизмов на кислые условия среды. Такие механизмы помогают поддерживать постоянство внутриклеточных значений pH, снижая внутреннее кислотообразование.

У грамотрицательных бактерий наблюдается адаптивная кислотоустойчивость: клетки, растущие при умеренных pH, более устойчивы к гибели в условиях сильной кислотности, чем клетки, растущие при нейтральных pH (O'Hara, Glenn, 1994). Повышение устойчивости при воздействии кислотного стресса обеспечивается синтезом новых белков в количестве, сильно варьирующем у разных бактериальных видов (Hall et al., 1995). Обитающие в кислых почвах микроорганизмы, синтезируют специфические экзогенные протеазы, проявляющие гидролитическую активность при низких значениях pH почвенного раствора (Pansombat Kanokran et al., 1997). Под влиянием pH субстрата выявлены также определенные различия в изоферментном спектре пероксидазы, α -амилазы, каталазы и о-дифенолоксидазы, продуцируемых микромицетом *Heterobasidion annosum* (Бойко, Неруцкий, 1998).

Недавно было показано, что умеренно кислая среда, в которой выращивались и приобрели адаптивную устойчивость клетки

E. coli, может вызывать устойчивость к кислотному шоку у клеток, выращенных при нейтральном pH (Slonczewski et al., 1987). Очевидно, это обеспечивается экстрацеллюлярными белками, синтезированными адаптированными к стрессу клетками. Возможно, такая передача кислотоустойчивости может происходить и у почвенных бактерий (Dilworth et al., 2001).

Реакция клеток на кислые условия окружающей среды должна быть достаточно быстрой, иначе это приведет к их гибели. По каким параметрам и где (в клетке) определяются «кислые условия среды»? Для микроорганизмов, у которых генная регуляция происходит очень быстро, мониторинг pH дает достаточно времени для активизации защиты против кислотного стресса. Так, имеются убедительные доказательства мониторинга pH у *E. coli* (Slonczewski et al., 1987). Однако у клубеньковых и других почвенных бактерий, где изменение экспрессии генов в ряде случаев происходит намного медленнее, изменение pH может дать неадекватное предупреждение, поэтому резонно ожидать у них наличие специальных сенсоров для слежения за pH (Dilworth et al., 2001). Сенсорный белок ActS, отвечающий за кислотоустойчивость у *S. meliloti*, имеет области, погруженные в мембрану, которые, очевидно, и являются сенсорами. У *E. coli* есть составные множественные сенсорные системы с параллельной функцией переноса железа.

Количество генов, экспрессия которых модулируется кислотностью, достаточно велико (Hall et al., 1995). Гены, индуцируемые низким показателем pH, вовлекаются в процесс защиты клеток от низкой pH с целью регуляции внеклеточной pH и, возможно, синтеза систем удаления поврежденных кислотой белков. В результате исследований генетических основ бактериальной кислотоустойчивости найдены гены, существенные для роста в средах при кислых значениях pH. Ассортимент генов, индуцируемых кислым pH, был определен в результате создания кислоточувствительных мутантов (обычно с использованием транспозонов) из кислотоустойчивых штаммов и идентификации вовлеченных в мутационный процесс генов, а также с использованием случайных вставок репортерных генов для создания pH-зависимой репортерной экспрессии. Идентифицирована пара регуляторных генов (*actS-actR*), переносящая медь АТФазу (*actP*) и ген, участвующий в липидном метаболизме (*actA*), инактивация которых ведет к развитию чувствительности бактерий к тяжелым металлам. В целом система ActS-ActR необходима не только для развития адаптивной кислотоустойчивости, но также включена в глобальную регуляцию клеточных процессов (Dilworth et al., 2001). Один из идентифицированных генов кислоточувствительности *phrR* является регуляторным геном, индуцируемым при определенных

стрессовых условиях (стрессовые концентрации меди, цинка, этанола и перекиси водорода), включая кислую pH, но не контролируемым ActS-ActR системой. Другой ген *lpiA* очень похож на *phrR*, но специфически реагирует только на кислотность, не отвечает на стрессы другого типа и опосредованно вовлечен в систему транспорта Na^+ в другие бактерии.

Разделение белков из экстрактов клеток, выращенных при различных значениях pH, методом двумерного электрофореза в полиакриламидном геле позволило выявить шесть белков, концентрация которых меняется при изменении pH от нейтрального до кислого: большинство из них не имеют гомологов в белковой базе данных и могут кодироваться неизвестными генами, тесно связанными с кислотоустойчивостью (Dilworth et al., 2001). Анализ их свойств, возможно, позволит приблизиться к созданию общей модели клеточного первичного ответа на кислотный стресс.

На выживаемость микроорганизмов в кислых условиях сильно влияет концентрация кальция в среде. Например, повышение концентрации кальция усиливает рост *S. meliloti* и *R. leguminosarum* (Reeve et al., 1993), повышает синтез экзополисахаридов при низких pH (но не при pH 7.0). Механизм этих эффектов пока неизвестен: вероятно, высокая концентрация кальция необходима для блокировки H^+ при его поглощении или кальций вступает в конкуренцию с ионами металлов при их поглощении, возможно, ионы Ca^{2+} стабилизируют мембранные структуры.

Таким образом, к числу основных механизмов ацидотолерантности микроорганизмов в настоящее время относят структурные особенности клеточной стенки и мембраны, энергозависимый транспорт H^+ из клетки и компенсаторные ферментативные сдвиги метаболизма. В кислых условиях повышается подвижность алюминия, меди, цинка, марганца. Поэтому для реализации кислотоустойчивости необходимы механизмы детоксикации ионов металлов, которые обеспечивают ограничение их поступления или их активное выкачивание из клеток.

Чувствительность и механизмы адаптации микробов к токсичности алюминия. Устойчивость к алюминию у бактерий не вполне ассоциирована с устойчивостью к кислотности. Лишь часть изолятов из кислых почв сохраняет способность к росту после обработки раствором соли алюминия, тогда как все штаммы кислотоустойчивых грибов хорошо росли после обработки раствором, содержащим алюминий в той же концентрации (Yokoyama Hazuhira et al., 1993). Эти исключительные характеристики грибов по сравнению с бактериями рассматриваются другим автором (Alexander, 1977) в качестве одной из причин того, что численность грибов и их активность в кислых почвах высока. В то же время в литерату-

ре сообщалось о фактах абиотического подавления грибных фитопатогенов в кислых минеральных почвах с высоким уровнем обменного алюминия. В качестве чувствительных к алюминию патогенов отмечены *Rhizoctonia solani* (Kobayashi, Ko, 1985), *Fusarium solani* (Furuya et al., 1999), *Verticillium albo-atrum* (Orellana et al., 1975), *Aspergillus flavus* (Firestone et al., 1983), *Phytophthora* spp. (Fichtner et al., 2001).

Различают прямое ингибирующее действие алюминия на микробные клетки и опосредованное – связанное с осаждением им питательных веществ (в первую очередь фосфатов). Изучение кинетики поглощения и метаболизма питательных веществ культурой цианобактерий показало, что снижение в присутствии алюминия поглощения клетками *Nostoc pinkia* ряда ионов (NO_3^- , NH_4^+ , PO_4^{3-}) обусловлено инактивацией АТФазы и прекращением синтеза и гидролиза АТФ (Husaini Yasmin et al., 1996).

Проникая внутрь бактериальной клетки, алюминий вызывает нарушения в синтезе ДНК (Johnson, Wood, 1993). Под влиянием сублетальных (50 μM Al) концентраций алюминия у бактерии *Pseudomonas fluorescens* увеличивалась частота мутаций, тормозились процессы клеточного деления (Wood, 1995). При росте *Bradyrhizobium japonicum* в кислой почвенной вытяжке алюминий увеличивал время генерации клеток (Cline, Kaul, 1987). Высокая активность репарационных ферментов, способных в кратчайшие сроки восстанавливать ДНК, поврежденную алюминием, является одним из факторов бактериальной алюмотолерантности. По всей видимости, генетический контроль алюмоустойчивости бактерий осуществляется комплексом генов, расположенных в хромосоме (Wood, 1995). Наличие или отсутствие плазмид в микробной клетке не влияет на рост в кислой среде или чувствительность к алюминию, в то время как гены, ответственные за устойчивость бактерий к другим токсичным металлам, локализируются именно в плазмидной ДНК и могут передаваться близкородственным видам бактерий (Брода, 1981).

Токсическое действие алюминия на культуру *A. radiobacter* in vitro проявилось при pH 5.0 на клеточном уровне, провоцируя увеличение длины клеток в результате нарушения процессов клеточного деления, а при pH ≤ 4.5 – на уровне популяции, снижая показатели численности и биомассы клеток на несколько порядков по сравнению с контролем (Широких, Широких, 2004). Сохранению в жестких условиях среды (pH 4.0; 1.5 mM Al^{3+}) популяционной плотности *A. radiobacter* на уровне $0.5\text{--}1.5 \cdot 10^4$ КОЕ/мл способствовало существование у бактерий следующих механизмов: агрегации клеток в стрессовых условиях; способности в определенных пределах кондиционировать среду, сдвигая в результате

метаболизма рН в область нейтральных значений, при которых алюминий утрачивает подвижность; барьерной роли слизистой капсулы, выполняющей функцию катионсвязывающих полимеров, что снижает концентрацию ионов Al^{3+} и H^+ в среде до уровня, приемлемого для клеточного метаболизма.

Существуют устойчивые к кислотам и алюминию штаммы ассоциативных микроорганизмов, относящиеся к родам *Azospirillum* (Rai, 1991), *Enterobacter*, *Klebsiella*, *Citrobacter* (Калининская, Лаврова, 1988), *Acetobacter* (Cavalcante, Dobereiner, 1988). Показано, что обитающие в кислых дерново-подзолистых почвах представители родов *Pedomicrobium*, *Metallogenium*, *Seliberia*, *Gallionella* способны сорбировать на поверхности своих клеток ионы железа, марганца, алюминия и создавать в профиле почвы очаги и прослойки, обогащенные этими элементами (Аристовская, Зыкина, 1981). *Metallogenium* развивается на поверхности грибных гиф и является микотрофным симбионтом. Связывание металлов в результате физико-химических процессов зависит от параметров клеточной поверхности и рассматривается как процесс биосорбции (Remacle, 1988).

Выделены бактерии, способные изменять рН кислых почв до нейтральных значений и адсорбировать на поверхности своих клеток алюминий. Эти бактерии принадлежат к роду *Flavobacterium* и являются типичными представителями ризосферной микрофлоры. В связи с нейтрализацией алюминия вследствие изменения рН почвы выявлена экологическая роль также типичных ризосферных микроорганизмов *Pseudomonas fluorescens* и *Rhizobium* (Wood, 1995).

Согласно современным представлениям, быстрое приспособление популяций бактерий (именно популяций, а не каждой особи) к возрастанию в среде концентрации токсических агентов, может происходить вследствие рекомбиногенных перестроек генома. Рекомбиногенная изменчивость позволяет популяциям настолько «оперативно» меняться в ту или иную сторону, что создает впечатление адекватного ответа на стресс, хотя в действительности многие из возникающих изменений идут «вслепую», и отбираются особи с полезными в данных условиях свойствами (Прозоров, 2001).

Своеобразной и широко распространенной по всему профилю в кислых почвах группой являются спорообразующие бактерии рода *Bacillus*. Способность бацилл образовывать споры, в виде которых они переживают стрессовые воздействия, позволяет им обитать в любых микроразделах почвы и при благоприятных условиях возобновлять рост. Некоторые представители бацилл (*B. megaterium*, *B. cereus*) в железodefицитных условиях способны образо-

вывать сидерофоры, которые кроме железа хелатируют алюминий и накапливают его в клетках (Hu Xicheng, Boyer, 1996). Такие процессы биоаккумуляции зависят не только от физиологии микроорганизмов, но определяются устойчивостью или чувствительностью живых клеток к растворенному металлу.

Связывать алюминий способны некоторые почвенные микроскопические грибы (Мирчинк, 1988; Salinas et al., 1994). У грибов эта способность обусловлена повышенным синтезом органических кислот, которые выступают в качестве хелатирующих агентов, т.е. происходит косвенное связывание металла. Этот механизм зависит только от физиологии микроорганизма и не связан с присутствием ионов металла в среде.

Таким образом, удаление микроорганизмами токсичных ионов алюминия из внешней среды может осуществляться, по крайней мере, тремя путями: биосорбция, биоаккумуляция и связывание побочными продуктами метаболизма.

Особенности адаптации к кислотному стрессу микроорганизмов в ризосфере растений. Работы, посвященные изучению влияния высоких концентраций ионов водорода и алюминия на популяции симбиотических или ассоциированных с корнями растений микроорганизмов, немногочисленны, в то время как действие токсических ионов в отношении растений интенсивно изучается. Влияние алюминия и кислотности в корнеобитаемой среде приводит к изменению физиологических и метаболических процессов в корневой системе (Jones, Kochian, 1996). В условиях кислой реакции среды нарушаются углеводный и белковый обмен растений, синтез хлорофилла и процессы фотосинтеза. С разной интенсивностью мобилизации в почвенный раствор под воздействием кислотных остатков элементов минерального питания связан дисбаланс их поступления в растения. Доступность кальция, магния, калия уменьшается в результате их выщелачивания из ризосферы. Одновременно в почве происходит мобилизация ряда элементов, являющихся биохимическими антагонистами важнейших элементов минерального питания. Алюминий является главным в этом отношении токсичным элементом. Марганец в кислой почве ведет себя подобно алюминию. Избыток подвижных соединений алюминия и марганца может оказывать на растения токсическое действие, уменьшая поглощение клетками фосфора, кальция, калия, железа, натрия, бора вследствие снижения проницаемости цитоплазмы клеток корня. В кислых почвах может ощущаться недостаток нитратов из-за подавления нитрификации, наблюдается связывание фосфатов в недоступные растениям трехвалентные формы железа и алюминия, может быть недостаток серы. Нарушение процессов минерального питания сказывается на состоянии расте-

ний и их прижизненных выделениях из корней. Под воздействием алюминия корни ячменя и пшеницы становились более однородными в связи с исчезновением высокоэнергетических центров (Szatanik-Kloc et al., 1996), что не может не сказаться на характере сорбции корневой поверхностью микробных клеток.

Нарушение растительного покрова, обусловленное высоким содержанием в почве ионов водорода и алюминия, может иметь большое значение для функционирования почвенных микробных сообществ. Ассоциированные с корнями растений микроорганизмы испытывают в этом случае двойное влияние стрессового фактора – как под непосредственным воздействием токсичных ионов, так и за счет изменения состояния растений.

В свою очередь, ухудшение состояния растений может быть связано с нарушением функционирования почвенных микробных комплексов и связей растений и микроорганизмов. Установлено, что под воздействием кислых осадков изменяется функционирование корневой системы деревьев. Так, на территории Германии показана гибель тонких питающих корней у ели в почвах с высокой концентрацией подвижного алюминия и тяжелых металлов в результате воздействия кислых дождей. Одной из причин этого может быть гибель грибов-микоризообразователей у ряда древесных пород под воздействием стресса (Hausling, 1990). Таким образом, не только растение оказывает влияние на развитие микроорганизмов, но и изменение под воздействием повышенной кислотности микробных сообществ почв может оказывать негативное воздействие на растения.

Основное внимание исследователей в этом направлении сосредоточено на таких специализированных группах микроорганизмов, как азотфиксирующие симбиотические бактерии и фосфатмобилизующие микоризные грибы. Методы селекции штаммов клубеньковых бактерий с высокой степенью кислотоустойчивости, азотфиксации и клубенькообразования позволили создать эффективные пастбища люцерны на больших площадях кислых почв Западной Австралии (Dilworth et al., 2001). Для этого использовались штаммы *Sinorhizobium meliloti*, изолированные из люцерны, выращенной на кислых почвах южного и восточного Mediterranean (Howieson, Ewing, 1986). Такие пастбища не удавалось создать с обычными штаммами клубеньковых бактерий, поскольку они являлись кислоточувствительными и не выживали в кислых почвах. Разработаны и начинают применяться на кислых почвах в ряде стран препараты для инокуляции растений ячменя и пшеницы арбускулярной микоризой (Mendoza, Borie, 1998; Bagayko et al., 2000).

Повышать устойчивость злаков к токсичности алюминия в почвах может присутствие в растениях эндофитного гриба *Neotyphodium uncinatum* (Zaurov et al., 2001) и *N. coenophialum* (Malinowski, Belesky, 1999), живущих в симбиозе с видами родов *Festuca* (овсяница) и *Lolium* (райграс), а также с родственными им родами. Был поставлен эксперимент, в котором разные ассоциации эндофитов и растений хозяев выращивали на почве с различным содержанием доступного алюминия и разным рН. В некоторых комбинациях присутствие эндофита оказывало значимое позитивное влияние на биомассу растений, а в других – какой-либо эффект отсутствовал. Это говорит о том, что эндофитные грибы положительно влияют на узкий круг хозяев, к которым они специфичны.

Накопленный к настоящему времени обширный экспериментальный материал показывает, что микроорганизмы в ассоциациях с растениями могут участвовать в осуществлении физиологических адаптаций растений, расширяя их экологический потенциал и оказывая антистрессовые эффекты взаимодействия, позволяющие растениям переживать действие неблагоприятных факторов среды.

Выяснение влияния почвенной кислотности и токсичности алюминия на бобово-ризобияльные симбиозы показало, что их токсическое действие, так же как и токсичность тяжелых металлов в основном направлено на симбиотическую систему бобовых культур. Границы рН для роста растений обычно бывают шире, чем диапазон рН для образования клубеньков. Поскольку растения при достаточном количестве в почве связанного азота могут развиваться и при низких показателях рН, было сделано заключение, что отношение к рН симбиотической системы определяется в значительной степени реакцией микросимбионта.

Кислотность среды – существенный фактор, влияющий на хемотаксис (Курдиш и др., 2001) и адгезию бактерий к корням бобовых растений (Игнатов и др., 2000; Smith, Wollum, 1993), что имеет важное значение для начального этапа инфицирования бобовых азотфиксирующими бактериями. Разработан метод предварительной селекции штаммов *Rhizobium* на устойчивость к кислотно-алюминиевому стрессу (Ayanaba et al., 1983).

В отдельных работах сообщалось о влиянии ионов H^+ и Al^{3+} на взаимодействие ассоциативных азотфиксирующих и ростстимулирующих бактерий с небобовыми культурами. Обладая весьма эффективными механизмами нейтрализации кислотности и связывания токсичного алюминия, ризосферные микроорганизмы, снабжаемые трофическим ресурсом в виде корневых экссудатов, могут повышать адаптивный потенциал растений. Экспериментально показано, что инокуляция растений ячменя в водной культуре

ассоциативными бактериями может достоверно изменять содержание алюминия в растениях (Belimov, Dietz, 2000).

Инокуляция различных сортов проса и риса штаммами *Azospirillum brasilense*, адаптированными к высоким концентрациям в среде ионов водорода, алюминия, марганца, повышала урожай при выращивании растений на кислой почве (Rai, 1991). Вместе с тем отмечалось, что инокуляция риса Mn-резистентными штаммами на кислых почвах давала различный эффект в зависимости от генотипа растения (Rai, 1986). Выявлена способность азоспирилл усиливать за счет продуцирования биологически активных веществ выброс протонов через мембрану корней и стабилизировать кислотность среды в ризосфере (Bashan, 1990).

Азоспириллы выживают в почвах, существенно различающихся по кислотности. Показано, что лучший рост бактерий наблюдается при нейтральных значениях pH. Интервал pH 6.9–7.8 оптимален для их жизнедеятельности, но они способны проявлять активность и при pH около 5.6 и 8.7 (Stephan et al., 1981). Агрегация бактерий с участием лектинов клеточной стенки рассматривается как адаптационная реакция на неблагоприятные условия среды.

Эксперименты по влиянию различных значений pH среды на способность *Azospirillum brasilense* Sp7.2.3 образовывать агрегаты показали, что минимальный процент агрегации наблюдается при нейтральном значении pH. По мере снижения (до 5) или увеличения (до 9) значений pH процент агрегированных клеток увеличивается (Никитина и др., 2001; Mayer, Walker, 1980). Получены данные об участии также углеводных компонентов капсулы бактерий *Azospirillum brasilense* Sp 245 в обеспечении устойчивости микроорганизмов к действию низких значений pH 2 (Коннова и др., 2001).

Показано также, что азоспириллы положительно влияли на рост гречки при pH 5.5, а при pH 6.5 эффект от инокуляции был отрицательным. Напротив, инокуляция проса была эффективной в широком диапазоне значений pH почвы.

Инокуляция ячменя *in vitro* штаммами *Azospirillum lipoferum* и *Flavobacterium* sp. L30 повышала устойчивость молодых растений к стрессу, обусловленному высокой кислотностью среды и ионами алюминия, что выражалось в стимуляции роста корней и снижении содержания в них свободного пролина. Однако в вегетационных опытах реакция растений на инокуляцию существенно варьировала от положительной до отрицательной в зависимости от pH почвы и сорта ячменя (Белимов и др., 1998).

Повышение адаптивности растений может происходить за счет прямой стимуляции роста растений – увеличения поступления

минеральных элементов азота и фосфора, продуцирования антибиотиков и фитогормонов или косвенно за счет нейтрализации и связывания токсичных ионов в ризосфере. Во всех случаях степень приживаемости и стабильность развития ризобактерий в зоне корня играет значительную роль в эффективности растительно-бактериального взаимодействия.

Важную роль в успешной колонизации корней играет хемотаксис ризобактерий по отношению к корневым экссудатам. Наличие положительного хемотаксиса у бактерий к корневым экзо-метаболитам определенных генотипов растений может повысить специфичность их взаимодействия. Хемотаксис диких местных штаммов описан для различных бактерий и большого круга веществ, включающего аминокислоты, сахара, органические кислоты и ряда физиологически активных и высокомолекулярных веществ (Жацы, 1996). Кислотность почвы, наличие в ней различных ионов могут значительно изменять способность растений к эффективному взаимодействию с микрофлорой через изменение концентрации низкомолекулярных соединений, обуславливающих специфический хемотаксис в ризосфере (Denaria et al., 1992).

Эффективность растительно-микробных взаимодействий в стрессовых условиях в значительной степени зависит от генотипа растения. Характеристикой физиологической активности корней может служить интегральный показатель – активная секреция протонов водорода клетками корней в почвенный раствор, которая связана с работой мембранных АТФаз и регулируется генетически детерминированными факторами (Rao et al., 2000). Экспериментально показано, что межсортовые различия в способности растений изменять кислотность среды в прикорневой зоне могут быть весьма значительными и связаны с устойчивостью растений к стрессу (Климашевский, Березовский, 1973). Представление о том, каким образом изменяется рН в ризосфере растения, дают модели, описанные в работах (Haunes, 1991; Kim et al., 1999).

Специфической реакцией ассоциированных с корнями микробных комплексов на эдафический стресс является перераспределение плотности бактерий в системе ризосфера-ризоплана. Если в ризосфере под воздействием стресса общее количество бактерий и их относительное содержание снижается, то в ризоплане, напротив, возрастает. Поскольку в адсорбированном состоянии бактерии легче приспосабливаются к неблагоприятным условиям среды, увеличение при стрессе количества адсорбированных на корнях клеток можно рассматривать как проявление совместной адаптации растения и бактерий к эдафическому стрессу (Широких, Широких, 2004). Выраженность реакции прокариот на стресс варьирует в зависимости от сортовой принадлежности растения-хо-

зяина. На корнях устойчивых к кислотности сортов численность бактериальных клеток под воздействием стресса возрастает. Межсортовая изменчивость в плотности заселения корней бактериями объясняется различиями в стимуляции алюминием корневой экскреции у чувствительных и устойчивых к нему сортов.

Итак, отрицательное воздействие почвенной кислотности на микробиоту может быть обусловлено как избытком протонов водорода, так и токсичностью подвижных ионов металлов, преимущественно – алюминия. Для многих типов почвы трудно выделить воздействие отдельно алюминия и протонов водорода. Кроме того, почвы, классифицируемые как алюмотоксичные, различаются по содержанию обменного кальция, что в свою очередь обуславливает различную степень токсичности для биоты. В свете комплекса взаимодействующих факторов роста и выживания микроорганизмов в кислых почвах (концентрации H^+ , Ca^{2+} и Al^{3+}) отсутствие корреляции между данными полевых и лабораторных экспериментов не является удивительным.

Физиологические и биохимические основы кислотоустойчивости различных групп микроорганизмов до конца не выяснены, хотя и активно изучаются во всем мире. Механизмы кислотоустойчивости для почвенных микроорганизмов включают поддержание внутриклеточного pH, структурные особенности клеточной стенки и мембраны, энергозависимый транспорт H^+ из клетки и компенсаторные ферментативные сдвиги метаболизма. В последние два десятилетия внимание специалистов сосредоточено прежде всего на реализации клеткой генетической программы первичного ответа на резкое изменение условий в неблагоприятную сторону, связанного, прежде всего, с особенностями транскрипции и трансляции в процессе синтеза новых белков, появляющихся в краткий промежуток времени после начала стрессового воздействия. Благодаря использованию молекулярно-генетических методов, у ряда прокариот (преимущественно у клубеньковых бактерий) удалось идентифицировать гены кислоточувствительности. Одни из них включены в глобальную регуляцию клеточных процессов, другие являются узкоспецифическими и не реагируют на стрессы другого типа. Новые подходы, сочетающие классические микробиологические и современные молекулярно-биологические методы, должны в недалеком будущем развить наши представления о механизмах адаптации клеток к почвенной кислотности и их значении в процессах, связанных с общей стрессоустойчивостью различных групп микроорганизмов.

4.2. Механизмы устойчивости растений к тяжелым металлам

По масштабам загрязнения и воздействию на биологические объекты тяжелые металлы (ТМ) занимают особое место среди загрязняющих веществ. Многие из них, такие как цинк, медь, железо, марганец, необходимы живым организмам, однако в результате интенсивного атмосферного рассеивания и значительной концентрации в почве ТМ становятся токсичными для биоты. Значительная доля ТМ попадает в почву, на которой выращивают сельскохозяйственные культуры. Из загрязненных почв металлы интенсивно поглощаются растениями, что приводит к снижению урожая и качества сельскохозяйственной продукции, являющегося критерием ее использования.

В связи с этим проблема устойчивости растений к загрязнению ТМ приобретает все большее практическое значение. Очень важно получение сельскохозяйственных культур, сочетающих в себе высокую продуктивность и чистоту товарной продукции (Барсукова, 1997). В основе устойчивости растений лежит совокупность клеточно-молекулярных механизмов, поддерживающих гомеостаз и целостность клетки, организма, популяции в условиях токсического действия ТМ (Устойчивость..., 1991). Эти механизмы действуют соответственно двум стратегиям выживания организмов при стрессовых воздействиях: или не допустить действия фактора, или обезвредить его (Битюцкий, 1999). Механизмы металлоустойчивости могут формироваться двумя принципиально разными путями (рис. 31): 1) предотвращением поступления избыточных количеств металла; 2) обезвреживанием, инактивацией, иммобилизацией поглощенных ТМ.

Механизмы, связанные с ограничением накопления металла, могут быть обусловлены задержкой поглощения либо осаждением на поверхности корней.

Часть избыточных ионов ТМ растение способно перевести в менее активное состояние еще до проникновения их в корни, хелатировать с помощью корневых выделений (Черных и др., 2001). Растения выделяют во внешнюю среду различные металлхелатирующие вещества: органические кислоты, сахара, аминокислоты, пептиды, фенолы и т.д. В корневых выделениях растений, не являющихся аккумуляторами Ni, присутствуют гистидин и цитрат, хелатирующие этот ТМ (Salt et al., 2000).

Микоризы, особенно эктомикоризы, характерные для деревьев и кустарников, способны уменьшать токсичность ТМ для растения-хозяина. Показано (Colpaert, Assche, 1992), что эктомикоризный гриб свинушка тонкая (*Paxillus involutus* (Fr.) Fr.) аккумулирует Zn, уменьшая его концентрацию в тканях сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.).

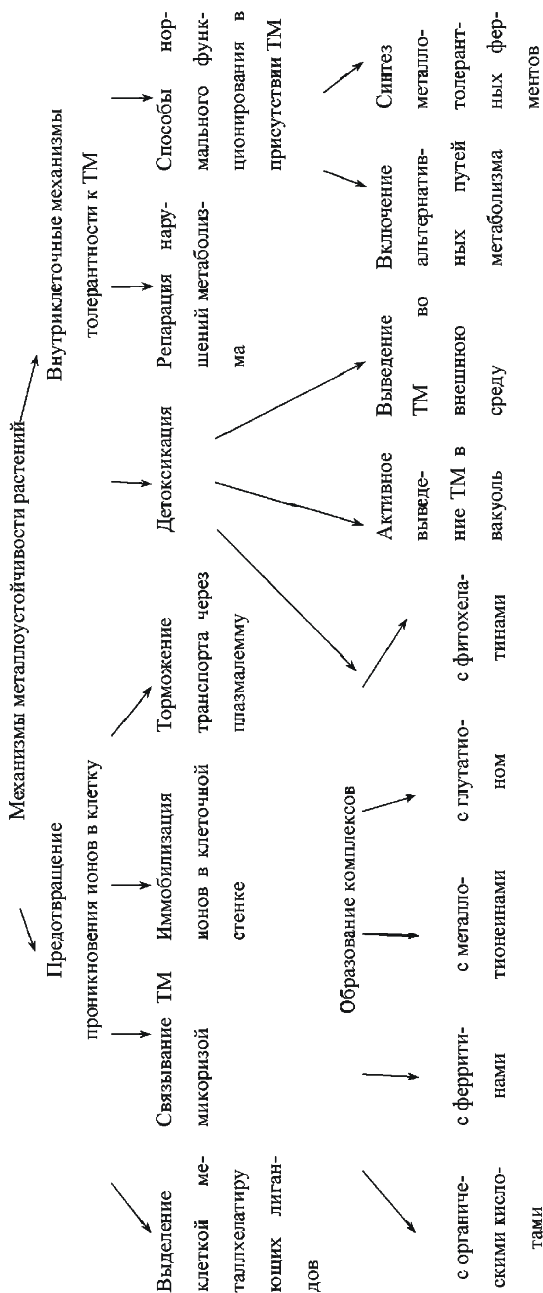


Рис. 31. Механизмы устойчивости растений к тяжелым металлам (по Битюцкому, 1999).

Иммобилизация ионов ТМ в клеточной стенке широко распространена в корнях растений, где аккумулируется основная часть ТМ, которые связываются с карбоксильными группами пектиновых веществ клеточной оболочки с образованием пектатов. Сви-нец и кадмий связываются также с полисахаридами клеточной стенки (Устойчивость..., 1991).

При неэффективной работе рассмотренных выше механизмов невозможно избежать попадания в клетку ТМ, тогда включаются внутриклеточные способы формирования металлоторантности. Наиболее распространенным среди данных механизмов является процесс детоксикации, осуществляемый при образовании комплексов с металлхелатирующими соединениями, при активном выведении ТМ в вакуоль и во внешнюю среду.

Органические кислоты – лимонная, яблочная и гистидин – потенциальные лиганды для ТМ, играющие определенную роль в их детоксикации (Rausser, 1999). У гипераккумуляторов Ni из рода бурачок с генетически детерминированной металлоустойчивостью найдено во много раз более высокое содержание яблочной, а у некоторых видов – малоновой кислоты по сравнению с видами с низкой металлоторантностью. Механизм устойчивости к цинку обусловлен комплексообразованием с малатом в цитоплазме или цитратом в вакуолях клеток корня (Битюцкий, 1999).

Специфичными в отношении связывания ионов металлов считаются белки – металлотионеины (МТ). В МТ имеется относительно большое число основных аминокислот и сериновых остатков. *In vivo* МТ содержат только Cd, Zn, Cu, Hg, *in vitro* тионеины связывают многие ТМ (Бурдин, Полякова, 1987). В нормальных условиях МТ синтезируются в незначительных количествах. Содержание МТ в клетке резко возрастает при действии тяжелых металлов и снижается в случае уменьшения их концентрации в питательном субстрате. Причем повышенные концентрации ТМ в среде стимулируют не только синтез металлотионеинов, но и связывание этими белками большей части поступивших в клетку ионов металлов (Устойчивость..., 1991).

Фитохелатины (ФХ) способны связывать ионы ТМ через SH-группы. Это небольшие, богатые цистеином пептиды (Steffens, 1990). Фитохелатины обладают высоким сродством к ионам Cd, что определяет их важную роль в его детоксикации (Серегин, 2001). Имеются немногочисленные данные о локализации фитохелатинов в тканях корня. Известно только, что концентрация фитохелатинов в апексе корня кукурузы примерно в 2.5 раза выше, чем в зрелых тканях (Никандров, 2000).

Глутатион – это низкомолекулярный пептид, представленный в растительных организмах в значительном количестве (Никандр-

ров, 2000). Ведущим фактором, определяющим участие этого трипептида в механизмах детоксикации ТМ, является способность глутатиона в восстановленной (GSH) и окисленной (GSSG) формах образовывать с различными металлами хелатные комплексы с высокими константами стабильности. Наибольшая стабильность характерна для комплексов Cd^{2+} , Hg^{2+} и Ag^{+} с G. Глутатион может служить первой линией обороны в системе защиты клеток любых организмов от ионов этих ТМ в период, предшествующий синтезу металлсвязывающих белков (Саванина и др., 2003).

Ферритины – железосодержащие белки животных и растений, которые депонируют свободное железо, предотвращая клеточные повреждения от токсического действия свободных радикалов. Некоторые исследователи считают, что толерантность к Fe обеспечивается повышенным количеством ферритинов в клетке (Феник и др., 1995). Кроме депонирования железа, ферритины играют важную роль в хелатировании других двухвалентных катионов – Cd^{2+} , Zn^{2+} , Co^{2+} , Cu^{2+} и т.д. (Prasad, 1999).

Нами проведены опыты по выращиванию растений ячменя сорта Новичок на гидропонной культуре в климатической камере ВКШ-0.6 (Россия). В камере поддерживались постоянные условия: фотопериод, освещенность, влажность воздуха и температура. Семена проращивали в чашках Петри в течение четырех суток в термостате при температуре 25 °С. У части проростков (вариант «без семени») на пятый день отделяли семя и переносили в климатическую камеру на питательный раствор Кнопа. На десятый день растения пересаживали на питательный раствор Ингестада (Ingestad, 1971). Добавку нитрата ртути (II) проводили однократно на 19-й день так, чтобы концентрация Hg^{2+} была 25, 50 и 100 мкМ. В тканях 22-дневных растений определяли содержание как общего, так и мембранного белка (Shakterle, Pollack, 1973), в выделенном белке определяли содержание SH-групп (Rice-Evans, 1991).

Выявлено, что в тканях растений ячменя под действием ионов ртути (II) изменяется содержание белка. При концентрации 25 мкМ ртути количество растворимого белка в корнях ячменя в вариантах «с семенем» и «без семени» уменьшается на 20 и 40% соответственно (рис. 32 А). При концентрации 50 мкМ в корнях растений «с семенем» содержание растворимого белка составило 125 мг/г сухой массы, что на 15% меньше контроля. В листьях растений варианта «без семени» при 25 мкМ концентрация белка была на 50% ниже по сравнению с контролем – 294 мг/г сухой массы. В листьях растений «без семени» при концентрации Hg^{2+} 25 мкМ количество мембранного белка уменьшалось на 25% по сравнению с контролем (3.26 мг/г сухой массы) (рис. 32 Б). Уменьшение содержания белка в тканях растений связано с разрушением бел-

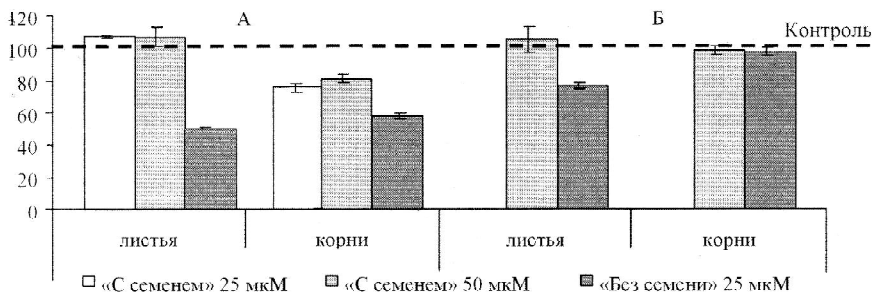


Рис. 32. Содержание растворимого (А) и мембранного (Б) белка в тканях растений ячменя через трое суток после добавки нитрата ртути (II), % к контролю.

ковых молекул в результате увеличения активности гидролаз под действием стрессора.

Детоксикации ТМ в клетке способствует синтез таких соединений, как глутатион, фитохелатины и металлотионеины (Бурдин, Полякова, 1987; Никандров 2000; Prasad, 1999). Эти вещества содержат в своем составе свободные сульфгидрильные группы. Ионы ртути, обладая высоким сродством к данным функциональным группам, взаимодействуют с ними с образованием менее токсичных соединений. В ходе эксперимента нами обнаружено, что при действии Hg^{2+} на растения ячменя увеличивалось содержание SH-групп в белковой фракции. Наиболее сильно этот эффект проявился во фракции растворимого белка корней и листьев в варианте «без семени» при концентрации ртути 25 мкМ (рис. 33 А). Увеличение концентрации SH-групп в белках корней и листьев составило 2.15 и 2.97 мг SH/г белка, что на 40 и 50% больше, чем в контроле. В листьях варианта «с семенем» увеличение содержания SH-групп в молекулах растворимого белка при concentra-

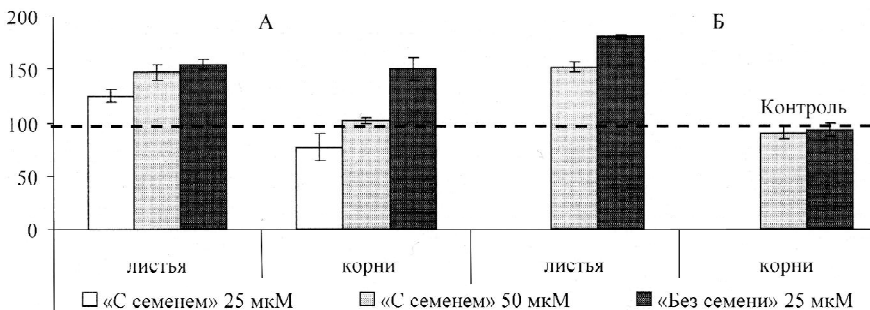


Рис. 33. Содержание SH-групп в молекулах растворимого (А) и мембранного (Б) белка растений ячменя, % к контролю.

ях 25 и 50 мкМ составило 25–35%, а в молекулах мембранного белка при 50 мкМ – 50% от контроля (рис. 33 Б).

Увеличение содержания SH-групп в белковых молекулах обеспечивает работу процессов детоксикации растениями ионов ртути. Наши данные согласуются с результатами исследования Е.В. Гармаш с соавт. (2004), согласно которым через 10 дней после добавки в питательный раствор CdCl_2 количество SH-групп во фракции цитозольного белка в корнях ячменя возросло в восемь раз.

Отложение металлов в вакуоли в виде комплексов или солей приводит к выведению их из цитоплазмы и является одним из механизмов детоксикации. Локализация ТМ в вакуоли может обеспечиваться накоплением в ней соединений, обладающих большим сродством к ТМ (анионы органических кислот), а также транспортом металлпептидных комплексов при помощи белков-переносчиков из цитоплазмы в вакуоль (Серегин, 2001). Для растений-гипераккумуляторов Ni наибольшее содержание металла наблюдается в вакуолях в виде комплексов с малатом и цитратом (Серегин, Кожевникова, 2006).

Выведение металла из растения во внешнюю среду происходит при сбрасывании листьев, вымывании осадками и выделении в воздух. Металлы Fe, Mn, Zn, Cu, Ni и др. обнаружены в летучих конденсатах хвойных деревьев на минерализованных почвах. Вероятно, они поступают в воздух в виде комплексов с терпенами (Curtin et al., 1974).

Нами проведены опыты с культурными растениями (пелюшка, кресс-салат, салат, редис, ячмень) в условиях почвенного питания. В опытах использовали верхний 15-сантиметровый слой типичной подзолистой почвы. Загрязнение почвы создавали внесением моногидрата нитрата ртути (II) – $\text{Hg}(\text{NO}_3)_2 \cdot \text{H}_2\text{O}$ из расчета 18, 36, 90 и 180 мг соли на кг сухой почвы, что соответствовало содержанию 5, 10, 25, 50 ПДК ртути (Перечень..., 1991).

В опытах установлено, что поглощение и накопление ртути овощными культурами (ячмень, редис, салат, кресс-салат) не влияет на валовое содержание ртути в почве за исключением пелюшки (рис. 34) (Скугорева, Головки, 2007). Через 40 дней после появления ее всходов при концентрациях 10 и 50 ПДК ртути в почве уменьшение содержания элемента без учета накопления растениями составило 59 и 77% от исходного количества ртути в почве (рис. 35).

Вероятно, основной вклад в процесс уменьшения содержания ртути в почве вносит ее трансформация в летучие формы растениями и микроорганизмами почвы. В литературе есть данные по трансформации ртути в растениях. D.D. Gay с сотр. (1978) показано, что растения могут выделять ртуть в воздух в виде летучего

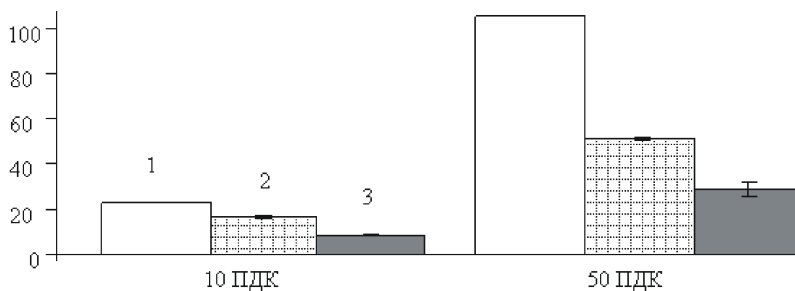


Рис. 34. Динамика валового содержания ртути в почве при выращивании пелюшки, мг/кг сухой почвы. 1, 2 и 3 – дни от появления всходов, соответственно 0, 15 и 40 дней.

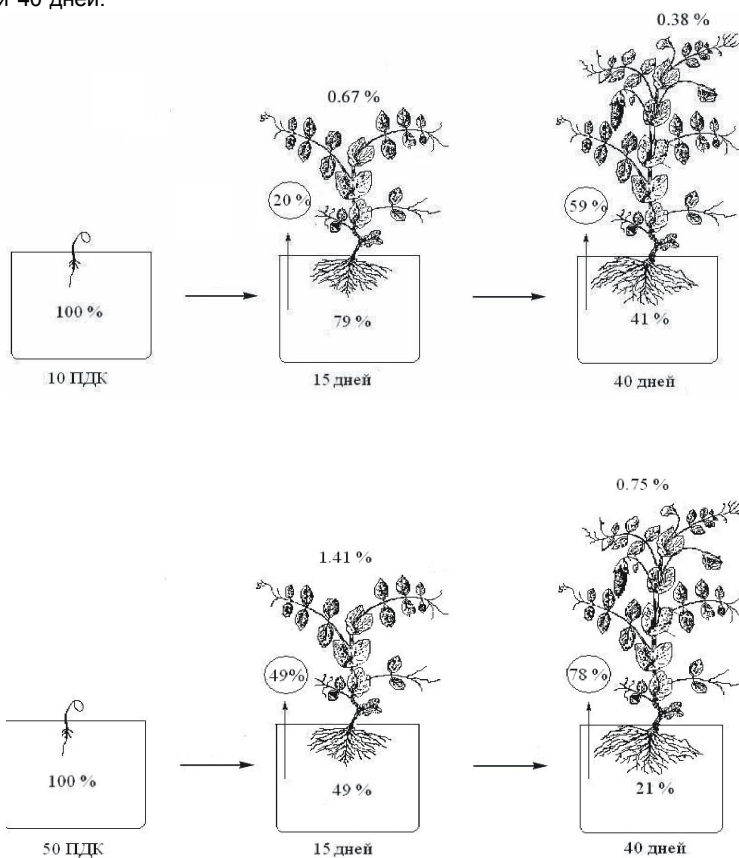


Рис. 35. Динамика содержания ртути (II) в системе почва–растение, % к исходному содержанию ртути в почве (по: Скугорева, Головки, 2007).

соединения – диметилртути. При загрязнении почв и воздуха ртутью растения накапливают ее через корни и листья и выделяют обратно в воздух со скоростью до 250 мг/кг сырой массы за 1 ч (Siegel, Siegel, 1978).

В наших опытах с овощными культурами концентрация ртути в почве с течением времени мало изменялась (табл. 30). По-видимому, способность к трансформации ртути обусловлена биологическими особенностями культур. D.D. Gay (1976) с помощью газожидкостной хроматографии выявлено образование метилртути-хлорида в листьях гороха, опрыснутого раствором нитрата ртути.

Таблица 30

Валовое содержание ртути в почве после уборки овощных культур, мг/кг сухой почвы

Культура	Вариант		
	Контроль	10 ПДК	25 ПДК
Кресс-салат (30 дней)	1.38±0.01	24.8±0.9	54.9±1.0
Кресс-салат (20 дней)*	0.91±0.07	35.3±0.1	64.2±2.5
Салат сорта Московский парниковый	1.29±0.09	27.8±1.0	54.8±3.2
Редис сорта 18 дней	0.88±0.05	24.4±2.1	53.1±4.6
Редис сорта Софит	0.55±0.03	22.3±0.4	50.6±0.2
Редис сорта Французский завтрак*	0.59±0.02	38.4±0.3	60.3±1.4

* При выращивании 20-дневных растений кресс-салата и редиса сорта Французский завтрак использовали дозы 15 и 30 ПДК ртути.

К внутриклеточным механизмам устойчивости растений относится выработка металлоустойчивых ферментов (Барсукова, 1997). Так, у устойчивых к Pb популяций перловника поникающего (*Melissa nutans* L.) при действии свинца активность карбоангидратазы подавлялась в меньшей мере, чем у неустойчивых (Игошина и др., 1990). Возможная причина большей активности ферментов у металлоустойчивых популяций – индукция ТМ синтеза изоферментов, устойчивых к действию металлов (Косицин, Алексеева-Попова, 1983).

Одним из механизмов устойчивости растений к ТМ может быть появление метаболических путей, альтернативных ингибированным. Так, например, установлено, что избыток цинка в среде выращивания приводит к изменению соотношения путей электронного транспорта. При этом происходит компенсаторное переключение потока электронов с основного цитохромного пути на альтернативный цианидрезистентный (Воскресенская, Аксенова, 1990). В работе Е.В. Гармаш с сотр. (2004) показано, что при действии 100 мкмоль/л Cd^{2+} на 30-дневные растения ячменя при пони-

женной температуре доля альтернативного транспорта электронов в общем дыхании корней возрастала на 25%. У 60-дневных растений календулы при повышенном содержании Zn и Cu в растворе происходит увеличение участия альтернативного пути дыхания в 1.2–1.5 раза (Подашевка и др., 2003).

Репарация метаболизма – еще один механизм внутриклеточной устойчивости к ТМ. При действии некоторых ТМ (Hg, Zn, Cu, Cd) на растения происходит синтез стрессовых белков (Memon et al., 2001). Так, в растениях дурмана индийского (*Datura innoxia* Mill.) Cd^{2+} индуцирует синтез белков с молекулярной массой 11–70 кД (Феник и др., 1995). При действии Pb^{2+} (10^{-5} М) и высоких температур (42 °С) корни 10-суточных проростков кукурузы синтезировали новые высокомолекулярные белки с массой 180, 210 и 240 кД (Терек, Терек, 2004). Эти белки относятся к белкам теплового шока (БТШ) и играют определенную роль в повышении устойчивости растений к ТМ. БТШ 70 – белок с молекулярной массой 70 кДа – связывается с диссоциированными или денатурированными белками, которые образуются во время стресса, вызванного влиянием токсичных ионов ТМ (Hall, 2002).

Механизмы устойчивости растений к ТМ могут быть специфичными как для какого-либо одного вида растений, так и для целой таксономической группы. Считается, что запуск механизмов формирования у растений устойчивости к ТМ зависит и от природы металла, и от видовых особенностей организма. В формировании устойчивости растений к ТМ могут принимать участие одновременно несколько типов механизмов, имеющих адаптивный характер (Феник и др., 1995).

4.3. Ответные реакции растений на действие стресс-фактора (на примере тяжелых металлов)

В настоящее время в биомониторинге общепринятым является подход с использованием организмов-биоиндикаторов, которые чутко реагируют на отклонения в состоянии окружающей их природной среды. Однако наиболее информативными могут быть изменения отдельных свойств организма, которые являются чувствительными к тем или иным воздействиям.

В природных условиях растения постоянно или периодически подвергаются действию тех или иных неблагоприятных факторов внешней среды. Высшие растения, благодаря различным морфологическим и физиологическим свойствам, способны адаптироваться к неблагоприятным факторам. Растение, являясь саморегулируемой системой, обладает мощным адаптивным потенциалом и

может быть активным компонентом в системе почва–растение. Факторы, способные вызвать повреждения в растительном организме, индуцируют у него целый комплекс защитно-приспособительных реакций.

Процесс адаптации состоит из двух функционально различных этапов – стресс-реакции и специализированной адаптации, различающихся по своим биологическим функциям, продолжительности, вкладу общих и особых защитных систем в процесс выживания организма. Тем не менее, оба этапа взаимосвязаны (Кузнецов, 2001).

Стресс-реакция направлена на быструю кратковременную защиту организма от гибели в условиях действия повреждающего фактора и на инициацию формирования или мобилизации механизмов специализированной, или долговременной, устойчивости. Стресс-реакция носит транзитный характер и обеспечивает переход растения от нормального к стрессорному метаболизму за счет блокирования не существенных для выживания организма метаболических путей и образования защитных механизмов, прежде всего, систем шокового ответа. Общие механизмы устойчивости преимущественно функционируют на этапе стресс-реакции и позволяют растению избегать огромных энергетических затрат, связанных с необходимостью формирования специализированных механизмов адаптации в ответ на любое отклонение условий обитания организма от нормальных (Кузнецов, 2002).

Долговременная адаптация растений к данному конкретному фактору направлена на повышение жизнеспособности путем формирования специализированных механизмов и обеспечение «нормального» протекания онтогенеза в изменившихся условиях. Примером специализированных механизмов адаптации является синтез фитохелатинов в условиях действия тяжелых металлов. Вместе с тем, если повреждающее действие фактора превышает защитные и репарационные возможности организма, то неминуемо наступает смерть. В этом случае организм погибает на этапе стресс-реакции или на этапе специализированной адаптации в зависимости от интенсивности и продолжительности действующего экстремального фактора.

На основе анализа результатов многолетних исследований по проблеме устойчивости растений к загрязнителям сформировалось представление об уровнях устойчивости (Кулагин, 1974). Выделяют следующие уровни устойчивости растений к экстремальным факторам среды: клеточно-тканевый, организменный и популяционно-ценотический. Первые изменения в организме в ответ на действие стресс-фактора происходят на клеточно-тканевом уровне, основными формами устойчивости на данном уровне являются

физиологические и биохимические (Усманов и др., 2001). Биохимические формы устойчивости определяются особенностями метаболизма растений, которые снижают вероятность или исключают повреждение ферментных систем, белкового, углеводного и других обменов. Физиологические формы устойчивости связаны с особенностями жизнедеятельности растений (фотосинтезом, дыханием, транспирацией).

Рассмотрим физиологические и биохимические формы устойчивости растений на действие стресс-фактора на примере тяжелых металлов (ТМ). К биохимическим формам устойчивости растений к действию неблагоприятных факторов среды относятся: усиление продукции антиокислительных ферментов, органических антиоксидантов и перекисного окисления липидов. Физиологические формы устойчивости растений проявляются в изменениях процессов роста, транспирации, фотосинтеза и дыхания растений.

В ответ на действие стресс-фактора в тканях растительного организма происходит усиление продукции активированных форм кислорода (АФК) (Scandalios, 1990). К АФК относятся свободнорадикальные частицы ($O_2^{\cdot -}$, OH^{\cdot} , RO_2^{\cdot}) и нейтральные молекулы (H_2O_2 , O_3). В больших концентрациях АФК вызывают различные окислительные изменения в клетке: повреждают нуклеиновые кислоты, белки, останавливают клеточный цикл, вызывают апоптозные изменения. АФК инициируют реакции перекисного окисления липидов (ПОЛ), приводящие к повреждению клеточных мембран.

Растительные организмы обладают достаточной устойчивостью к окислительным повреждениям. Это обусловлено существованием в растительной клетке эффективной антиоксидантной системы, в которую входят антиокислительные ферменты и органические антиоксиданты (Мерзляк, 1999).

Антиоксидантная система. В ответ на окислительный стресс, вызванный ионами ТМ, может возрастать активность антиоксидантных ферментов: каталазы, пероксидазы, супероксиддисмутазы, аскорбатпероксидазы, глутатионредуктазы и глутатионпероксидазы, что приводит к нейтрализации АФК (Меньщикова, Зенков, 1993). Показано, что при действии Cu^{2+} на проростки горчицы сарептской в тканях растений происходит усиление активности каталазы, аскорбатпероксидазы и супероксиддисмутазы (Деви, Прасад, 2005). В присутствии ртути в среде выращивания отмечали увеличение активности пероксидазы в тканях подземных органов овощных культур (салат, редис, кресс-салат) (Скугорева, Головки, 2007а). Сходные данные получены А.С. Khan и N.Y. Chaudhry (2006) для тыквенных культур: в корнях растений под действием хлорида и нитрата ртути (II) происходило увеличение ак-

тивности пероксидазы. Выявлено, что Cd^{2+} в концентрации 10^{-6} М стимулирует активность глутатионредуктазы и глутатионпероксидазы в листьях гороха, сои, кукурузы (Сициков, Гришко, 2004). При экспозиции двухнедельных проростков гороха в течение 2 ч на 0.01–1.0 мМ растворах $Cd(NO_3)_2$ активность супероксиддисмутазы, глутатионредуктазы, аскорбат пероксидазы и пероксидазы фермента возрастала на 11–40% по сравнению с контролем (Балахнина и др., 2005).

Активность радикальных окислительных процессов могут снижать соединения с антиоксидантными свойствами, такие как глутатион, аскорбиновая кислота, токоферол, стероиды, ферритины, каротиноиды, ретинол, полиамины, убихиноны (Капралов и др., 2003).

В условиях стресса происходит увеличение активности гидролаз, расщепляющих белковые молекулы (Тарчевский, 1993). При гидролизе белка образуются такие ароматические соединения, как антоцианы, которые благодаря их антиоксидантным свойствам способны нейтрализовать избыточные количества АФК, образующиеся при действии стресс-фактора (Close, Beadle, 2003).

Установлено, что в присутствии $Hg(NO_3)_2$ содержание антоцианов в листьях 22-дневных растений ячменя увеличивалось при концентрациях нитрата ртути (II) 50 и 100 мкмоль/л (мкМ) на 60–70% по сравнению с контролем (Скугорева и др., 2006). Повышенное образование антоцианов в растениях при токсическом действии ртути можно рассматривать как адаптивную реакцию.

Перекисное окисление липидов (ПОЛ). При высоких концентрациях ТМ в среде выращивания в тканях растений происходит образование большого количества АФК, которые вызывают перекисное окисление клеточных структур. Нами показано, что под влиянием ртути в тканях растений происходило накопление малонового диальдегида (МДА), конечного продукта ПОЛ. При выращивании растений на гидропонной культуре возрастала концентрация МДА в листьях ячменя при концентрациях 50 и 100 мкМ. Так, в варианте 50 мкМ ртути содержание МДА в листьях было в 3.2 раза выше, чем в контроле. Полученные нами данные согласуются с имеющимися в литературе. С. Ortega-Villasante с сотр. (2005) показано увеличение содержания МДА в тканях проростков люцерны при выращивании растений в течение семи дней на растворе с концентрацией Hg 30 мкМ. Установлено, что внесение ртути в почву приводило к усилению ПОЛ в корнях растений. Так, при дозе ртути в почве 25 ПДК концентрация МДА в корнях редиса, салата и кресс-салата была в 1.2–1.8 раза выше, чем в контроле. Высокая интенсивность ПОЛ у растений, выращенных на загрязненном ртутью субстрате, свидетельствует об индукции металлом

окислительного стресса, что может привести к нарушению целостности мембраны и повреждению клеток.

Плазматическая мембрана – первый барьер, который преодолевают поллютанты при поступлении в клетку. В связи с этим она может быть первичной мишенью их действия на клетку. Показано влияние высоких концентраций ТМ на выброс K^+ и H^+ , уменьшение содержания калия в клетках корней (Гуральчук, 1994). Утечка K^+ обусловлена прямым взаимодействием иона металла с поверхностью клетки с образованием металл-сульфгидрильных связей. АФК, образующиеся в ответ на действие ТМ, индуцируют перекисное окисление липидов биологических мембран, приводя их к частичной дезинтеграции и увеличению проницаемости (Grasdad, 1999; Костюк и др., 2005). О повышении проницаемости клеточных мембран под влиянием ТМ свидетельствует увеличение выхода электролитов в раствор (Беляева, Игошина, 2003).

Рост. Токсическое действие ТМ, как правило, проявляется в ингибировании роста растений, что используют для тестирования уровня загрязнения окружающей среды. С увеличением концентрации металла в среде торможение роста усиливается (Титов и др., 1995, 2007; Беляева, Игошина, 2003). Замедление роста проявляется в задержке прохождения фаз развития растений. Исследования А.Ф. Титова и сотр. (2003) показали, что при выращивании ячменя на песке с концентрацией Pb 12.5 ПДК и выше происходила задержка прохождения фаз развития растений. Установлено, что при выращивании ячменя на почве загрязненной нитратом ртути (II) (25 и 50 ПДК ртути) репродуктивные органы растений дольше сохраняли зеленую окраску по сравнению с контролем (Скугорева, Головки, 2008).

У большинства растений рост корня ингибируется сильнее, чем рост побега. Показано, что при действии ионов ртути у растений пелюшки (*Pisum arvense* L.), салата (*Lactuca sativa* L.) и кресс-салата (*Lepidium sativum* L.) происходит торможение роста корня. У таких культур, как пелюшка, ячмень (*Hordeum distichum* L.), длиннокорнеплодные сорта редиса (*Raphanus sativus* var. *radicula*) происходит усиление роста надземных органов в ответ на действие ртути (Скугорева, Головки, 2007а, б; 2008). Если концентрации металлов не слишком высоки, число боковых корней снижается в меньшей степени, чем длина главного корня, и корневая система становится более компактной (Иванов и др., 2003). В отличие от других ТМ Ni способен проникать через эндодермальную барьер и останавливать ветвление корня даже при малых концентрациях (15–35 мкМ) (Серегин и др., 2003).

Ингибирование роста под действием ТМ происходит, с одной стороны, из-за снижения растяжения клеток, а с другой – за счет ингибирования деления клеток.

Водный баланс и транспорт. Важную роль во многих метаболических процессах играет вода. При выращивании хрустальной травки (*Mesembrianthemum cristallinum* L.) на растворах, содержащих соли меди и цинка, снижалось содержание воды в листьях даже при низких концентрациях (15 мкмоль/л). При этом отмечали накопление пролина – одного из осморегуляторов (Холодова и др., 2005). Считается, что уменьшение оводненности тканей является результатом уменьшения числа корневых волосков и снижения всасывающей поверхности корней (Косицин, Алексеева-Попова, 1983). Имеются сведения о том, что ТМ нарушают водный баланс путем уменьшения количества и диаметра сосудов, трахеид или уменьшения мембранной проницаемости для воды.

Соединения ртути являются ингибиторами транспорта воды (Javot, Maurel, 2002). Действие $HgCl_2$ на корни томата замедляло транспорт воды примерно на 70%. Блокирование водных каналов $HgCl_2$ вызывало снижение скорости диффузии воды в корнях проростков кукурузы (Ионенко и др., 2003). $HgCl_2$ уменьшал водную электропроводность и деполаризовал мембранный потенциал клеток корней пшеницы, что приводило к гипоксии (Zhang, Tuerman, 1999). Установлено, что водные каналы могут играть главную роль в регуляции потока воды при движении устьиц. Субмиллимолярные концентрации ТМ подавляют движения устьиц в результате блокирования водных (Hg^{2+} , Pb^{2+} , Zn^{2+}) и ионных каналов (La^{3+}) (Янг и др., 2004).

Как известно из литературы (Шапигузов, 2004), ионы ртути связываются со свободными сульфгидрильными группами остатков цистеина в аквапоринах – белках водных мембранных каналов, что стерически блокирует прохождение воды через канал. Существуют также свидетельства конформационных изменений в аквапоринах под действием ртути.

Установлено, что при выращивании на гидропонике 22-дневные растения ячменя теряли тургор уже на третий день после добавки в питательный раствор нитрата ртути (II) в концентрации 100 мкМ, а через четверо суток этот эффект отмечали у растений, находящихся на растворе с 50 мкМ (Скугорева и др., 2006). Т.И. Балахнина с сотр. (2005) в опытах с двухнедельными растениями гороха при концентрациях Cd^{2+} 0.1 и 1.0 мМ наблюдала снижение тургора листьев, их скручивание и увядание через 40 и 20 мин. соответственно.

При воздействии ионов ТМ снижается транспирация растений. Механизмы влияния ТМ на водный обмен разнообразны (Серегин, Иванов, 2001): нарушение роста приводит к уменьшению размеров листьев – основных транспирирующих органов; уменьшение числа устьиц на единицу площади листа и размеров усть-

ичных клеток; увеличение содержания абсцизовой кислоты (АБК), которая индуцирует закрывание устьиц, что может приводить к снижению транспирации; уменьшение содержания тургорогенов и снижение пластичности клеточных оболочек, что приводит к падению водного потенциала; нарушения дыхания и окислительного фосфорилирования.

Состояние пигментной системы. Тяжелые металлы могут ингибировать накопление фотосинтетических пигментов в клетках растений, что приводит к нарушению процессов фотосинтеза и снижению продуктивности фитоценозов (Малева, Некрасова, 2004). Под влиянием меди происходит разрушение структур хлоропластов и ингибирование фотосинтеза, свинец угнетает процессы биосинтеза хлорофиллов (Духовский и др., 2003). В условиях гидропоники через трое суток после добавки $\text{Hg}(\text{NO}_3)_2$ в питательный раствор содержание хлорофиллов и каротиноидов в листьях растений ячменя в зависимости от дозы ртути снижалось на 10–20% (Скугорева и др., 2006). При выращивании растений на почвенном субстрате наиболее чувствительным к действию ртути оказался пигментный комплекс редиса сорта «18 дней». У опытных растений выявлено уменьшение концентрации фотосинтетических пигментов: хлорофиллов – на 26%, каротиноидов – на 37 (Скугорева, Головки, 2007а). Н.М. Казниной с соавт. (2005) показано, что при выращивании растений ячменя на песке с концентрацией ацетата свинца 800 мг/кг (≈ 25 ПДК) до фазы двух листьев содержание зеленых пигментов в листьях уменьшалось на 30–40%.

Снижение содержания хлорофиллов может быть вызвано рядом причин. Наиболее вероятная – ингибирование ферментов, участвующих в синтезе хлорофилла. Одной из причин может быть также снижение содержания ферментов синтеза пигментов. Нами показано, что в результате действия ртути происходит уменьшение содержания растворимого белка в тканях растений, что является результатом нарушения синтеза и белков-ферментов (Скугорева и др., 2008). Кроме того, под действием окислительного стресса происходит необратимая окислительная деструкция пигментов.

Фотосинтез. Известно, что фотосинтетический аппарат растений отличается высокой чувствительностью к ТМ (Демидчик и др., 2001). Однако единого мнения относительно действия на него различных концентраций этих металлов пока не существует. Снижение уровня фотосинтеза в листьях растений отмечали при действии Pb (Косицин, Алексеева-Попова, 1983; Казнина и др., 2005) и Cd (Балахнина и др., 2005). Известно несколько прямых и опосредованных неспецифических путей нарушения фотосинтеза под действием ТМ. Снижение интенсивности фотосинтеза может быть вызвано следующими причинами:

1. Уменьшение размеров и числа хлоропластов, а также нарушения их ультраструктуры. Установлено, что Fe, Mn, Ni и Sr вызывали деградацию хлорофилла, что, вероятно, связано с окислительным стрессом, который приводит к перекисному окислению мембран (Устойчивость..., 1991). Ртуть способна замещать магний в хлорофилле (Patra, Sharma, 2000).

2. Снижение содержания хлорофиллов, которое обусловлено ингибированием ферментов синтеза хлорофилла. ТМ ингибируют активность дегидратазы 5-аминолевулиновой кислоты (Prasad, Prasad, 1987; Siedlecka et al., 2001) и протохлорофиллидинредуктазы (Малева, Некрасова, 2004).

3. Нарушения транспорта электронов, связанного преимущественно с фотосистемой II вследствие структурных и функциональных изменений мембран тилакоидов, а также снижением ферредоксин НАДФ⁺ оксидоредуктазной активности и нарушения синтеза пластохинона (Patra, Sharma, 2000).

4. Ингибирование ферментов цикла Кальвина (Серегин, Иванов, 2001), что приводит к возрастанию количества АТФ и НАДФН и создает высокий градиент рН по разные стороны мембраны тилакоида, вызывая ингибирование работы фотосистемы II.

5. Снижение устьичной проводимости, что приводит к недостаточному поступлению углекислого газа в растения (Кайбиянен и др., 1994; Серегин, Кожевникова, 2006).

Дыхание. Митохондрии более устойчивы к действию ТМ, чем хлоропласты, их не повреждают даже высокие концентрации Cd в растворе. Тем не менее, ТМ оказывают как прямое, так и опосредованное влияние на дыхание. При высоких концентрациях ТМ в среде нередко наблюдается уменьшение поглощения кислорода и выделения углекислого газа. Установлено, что выращивание ячменя на гидропонной культуре в присутствии ртути в среде выращивания в концентрациях 50 и 100 мкмоль/л приводило к ингибированию дыхания растений (Скугорева и др., 2008). Подавление дыхательной активности ячменя под действием высоких доз тяжелых металлов свидетельствует о высокой силе стресса растений. Прямое ингибирование является следствием снижения активности ферментов, в частности ферментов цикла Кребса (Losch, Kohl, 1999). Недостаточная продукция АТФ и НАДФН поврежденными ТМ хлоропластами приводит к нарушению распределения энергии в клетке (Siedlecka et al., 2001).

С использованием меченой глюкозы (по ¹⁴C) было показано, что Cd²⁺ подавляет окисление сукцината в цикле Кребса (Reese, Roberts, 1985). На этом основании авторы делали вывод, что сукцинатдегидрогеназный комплекс – один из первичных участков, подверженных воздействию Cd²⁺ в митохондриях.

Если сила и время действия стрессора не велики, растение начинает приспосабливаться к нему, усиливать дыхание для целей репарации повреждения, синтеза специфических метаболитов, выполняющих защитные функции (Семихатова, 1990, 1995; Головки, 1999). Показано, что интенсивность дыхания подземных органов культурных растений (салат, редис, кресс-салат, пелюшка, ячмень) при содержании ртути в почве ≥ 25 ПДК была достоверно выше, чем в контроле (Скугорева и др., 2006). Экспериментальные данные свидетельствуют об увеличении содержания некоторых ферментов цикла Кребса и/или их активности в тканях смолевки итальянской (*Silene italica* (L.) Pers.) и сои культурной (*Glycine max* (L.) Merr.) при действии Cd, Pb и Ni (Mattioni et al., 1997).

Таким образом, при действии стресс-фактора (тяжелых металлов) на растительный организм происходит развитие целого каскада защитно-приспособительных реакций, которые в первую очередь проявляются на биохимическом и физиологическом уровнях. В ответ на действие ТМ в клетках растений происходит усиленный синтез АФК, избыточные концентрации которых вызывают различные окислительные изменения в клетке: повреждают липиды, нуклеиновые кислоты, белки. Устойчивость растений к действию ТМ определяется состоянием антиоксидантной системы – содержанием органических антиоксидантов, активностью антиоксидательных ферментов. Если система защиты не справляется с избытком АФК, то происходит усиление перекисного окисления липидов, что приводит к нарушению целостности мембраны и повреждению клеток. Изменения на биохимическом уровне влекут за собой нарушения физиологических процессов растений – фотосинтеза, дыхания, транспорта воды, роста и развития. Рассмотренные эффекты тяжелых металлов на растения являются неспецифическими и развиваются в ответ на действие других токсикантов (нефтепродукты, пестициды и т.д.). В связи с тем, что изменения на биохимическом и физиологическом уровнях проявляются в растительном организме в первую очередь, являются чувствительными и неспецифическими к различным стресс-факторам, их можно использовать для биоиндикации состояния объектов окружающей среды, прежде всего почв, которые являются субстратом для произрастания растений.

4.4. Содержание радионуклидов в растениях

Развитие жизни на Земле всегда происходило в присутствии радиационного фона окружающей среды. Радионуклиды активно вовлекаются в круговорот веществ и накапливаются в живых орга-

низмах (Молчанова, Караваева, 2001 и др.). Они становятся неотъемлемым звеном пищевых цепей и играют существенную роль в функционировании экосистем. В связи с этим изучение поведения радионуклидов в природных условиях приобретает все большее значение. Тем более что промышленная революция, начавшаяся в XVIII в., внесла существенные изменения во взаимоотношения природы и человека. С началом развития атомной промышленности возникла и в дальнейшем нарастает радиоэкологическая угроза, связанная с накоплением радиоактивных отходов.

Естественный радиационный фон складывается из излучений от рассеянных в почве, воде, воздухе радионуклидов, возраст которых совпадает с возрастом планеты (4,5 млрд. лет). К таким радионуклидам относятся калий-40 (^{40}K), уран-238 (^{238}U), торий-232 (^{232}Th), продукты распада тория и урана (^{232}Pb , ^{228}Ra и др.). Главным источником естественных радиоактивных веществ являются горные породы, происхождение которых неразрывно связано с включением в их состав всех радиоактивных элементов, возникших в период формирования и развития планеты.

Кроме естественных радиоактивных изотопов, существующих в природной смеси элементов, известно много искусственных, полученных в результате различных ядерных реакций (облучение устойчивых химических элементов потоками нейтронов в ядерных реакторах или бомбардировка их тяжелыми частицами – протонами и др.) или же образующихся в результате ядерных взрывов (Сельскохозяйственная радиоэкология, 1992).

Существенная доля радионуклидов, загрязняющих природную среду, аккумулируется в почве и из нее поступает в растения, а затем – в живые организмы, вызывая нарушение их жизнедеятельности. Различные виды растений отличаются по способности поглощать и накапливать в своих тканях радионуклиды. По характеру накопления радиоактивных изотопов А.Ж.М. Baker выделяет три группы растений: эксклюдеры, индикаторы, аккумуляторы.

В эксклюдерах содержание их невелико. Корень играет роль «барьера» на пути проникновения избыточного количества радионуклида в наземную часть, поэтому соотношение концентраций радиоактивных изотопов в системе побег/корень < 1 . У индикаторов поглощение и транспорт радионуклида в наземную часть пропорциональны концентрации металла в почве. Соотношение концентраций побег/корень около 1. Их удобно использовать в биомониторинге. Растения-аккумуляторы характеризуются повышенным содержанием радионуклида в органах, независимо от его содержания в среде. Соотношение концентраций побег/корень > 1 (Ашихмина и др., 2008).

Различают два вида концентрирования радионуклидов в организмах: групповое, когда в среде с повышенным содержанием нуклида все организмы концентрируют его в большем количестве, и селективное, когда только отдельные виды поглощают радионуклиды в большем количестве (Искра и др., 1981). Способность организмов накапливать радионуклиды определяет их биогенную миграцию в круговороте веществ в биосфере.

Одним из наиболее часто используемых параметров для оценки интенсивности поступления радионуклидов из почвы в растение является коэффициент накопления (КН), который равен отношению концентрации элемента в растении к концентрации его в почве (Титаева, Таскаев, 1983). Коэффициент концентрирования (КК) выражает отношение к исходному содержанию радионуклида в среде в начальный момент времени.

Накопление того или иного радионуклида в растении зависит от экологических факторов. Среди них велика роль почвы как питательной среды растений (рН, содержание гумуса, элементов питания и т.д.). Кроме того, аккумуляция радионуклидов определяется и видовыми особенностями растительного организма, которые обуславливают состав и соотношение радиоактивных изотопов в тканях.

Способность некоторых растений к аккумуляции радионуклидов можно использовать для оценки состояния окружающей среды. Биологический мониторинг основан на способности организмов быстро реагировать на действие неблагоприятного фактора. В качестве биоиндикаторов состояния окружающей среды часто используют растения. Произрастая на загрязненных территориях, растения реагируют на неблагоприятное воздействие поллютанта изменением процессов жизнедеятельности, в некоторых случаях происходят необратимые изменения и гибель организмов. Оценку загрязненности среды обитания осуществляют по отклику организмов, который может выражаться в накоплении токсикантов в определенных органах и тканях. Накопление в организме растений тех или иных загрязняющих веществ существенно отличается.

В данной работе представлен обзор литературы по изучению накопительной способности растений по отношению к естественным радионуклидам, находящимся в почве, рассмотрены особенности накопления наиболее распространенных в природе радионуклидов некоторыми видами растений.

Полоний и свинец. ^{210}Pb и ^{210}Po образуются в атмосфере из Rn , они составляют важную часть ее общего естественного фона и вместе с радиоактивными аэрозолями, пылью и атмосферными осадками усваиваются наземными растениями. Средняя концентра-

ция ^{210}Po в наземных растениях меняется от 10 до 16000, в том числе в высших растениях – до 300 пКи/кг сухой массы. Наибольшей аккумулярующей способностью ^{210}Po обладают корни травянистых растений (400–16000 пКи/кг), мхи (13000), лишайники (5500), листья чая (400). Обнаружено повышенное содержание ^{210}Po в листьях табака. Активно накапливают ^{210}Po и морские водные организмы (например, морские водоросли) (Искра, Бахуров, 1981).

Несколько меньше в растительности содержание ^{210}Pb (48–1140 пКи/кг). Наибольшей способностью к аккумуляции ^{210}Pb обладают травянистые растения (400–16000 пКи/кг), лишайники (6500), листья березы (1150).

Уран. Анализ литературных данных показал, что концентрация ^{238}U в растениях суши колеблется от 0.1 до 50 мг/кг золы. Уран накапливается во всех частях растения, причем распределен в них крайне неравномерно. Обычно больше всего обнаруживается его в корнях растений. Если в золе наземной части содержится от 10^{-9} до $10^{-3}\%$ урана, то в золе корней концентрация может быть до 0.16% (Гродзинский, 1965). В наземной части накопление его уменьшается от старых частей растения к молодым. К концу вегетационного периода содержание урана в наземных растениях увеличивается. При обычной кларковой концентрации U в почве ($3-4 \cdot 10^{-4}\%$) накопление его наземными растениями прямо пропорционально содержанию в почве (Гродзинский, 1965). При увеличении содержания его в почве до 0.1–0.01% пропорциональность нарушается, и накопление его растениями достигает предельного уровня $10-10^{-4}\%$ (в золе) (Ковалевский, 1975). Концентраторами урана являются мхи и лишайники. Видовое различие в накоплении U было обнаружено у многих растений. Специфическими накопителями оказались астрагалы из семейства бобовых (Ботова и др., 1963), из группы высших растений – дуб и мескит, сосна обыкновенная, ель (Евсеева и др., 1974), из группы низших растений – мох (Носкова, Шуктомова, 2009), зола которого может содержать до 0.044% U. Таким образом, отдельные виды растений являются хорошими индикаторами присутствия урана в почвах. Особенно интенсивно поглощает U отмирающее органическое вещество. Повышенное накопление урана некоторыми наземными растениями используется в биогеохимическом методе поиска урановых месторождений.

При накоплении урана водными растениями наблюдается определенное видовое различие. Предполагается, что харовые водоросли накапливают его, образуя карбонатные минералы типа ураноталлита – $[\text{CaUO}_2(\text{CO}_3)_3] \cdot \text{H}_2\text{O}$ (Воротницкая, 1965). По сравнению с растениями и водорослями другие гидробионты накапливают U в меньшем количестве (Гродзинский, 1965).

Радий. Исследования показали, что ^{226}Ra , накапливаясь в живых организмах, способен образовывать труднорастворимые соединения – карбонаты и сульфаты, в результате чего процесс поглощения становится практически необратимым. По-видимому, накопительная способность растений и микроорганизмов по Ra зависит от биохимических свойств клеточного сока и в первую очередь от содержания в нем Ca (Верховская, 1972). Исследованиями установлено, что наземные растения накапливают Ra прямо пропорционально его концентрации в почве. Активными накопителями Ra являются рододендрон даурский, багульник, мох, вереск обыкновенный (Верховская, 1972).

По уровню накопления радия растения располагаются примерно в следующий ряд: водяной мох → ежеголовник → триостренник → рдесты → осока → нарциссия → водоросли (Попова, 1965). У полупогруженных в воду растений ежеголовника, осоки и других накопление Ra в подводных частях листьев и стеблей обычно в три-шесть раз выше, чем в надводных. В старых частях растений аккумуляция радия выше, чем в молодых. Это явление наблюдается не только у живых организмов, но и у погибших (отмерших). Возможно, это объясняется образованием органоминеральных соединений или повышенной сорбционной способностью отмерших тканей водной растительности. Вообще растения разных экологических групп довольно четко различаются по степени накопления Ra. Это объясняется особенностью морфологии растений, определяющей их сорбционную способность по отношению к Ra.

В природных водоемах обнаружено видовое различие в накоплении Ra водными растениями. Водоросли концентрируют Ra из морской воды. Высокое его содержание было обнаружено в сине-зеленой водоросли *Microcystis aeruginosa*: 32 пКи/кг сырой массы.

Торий. Накопление ^{232}Th в биосфере изучено менее полно, чем U и Ra. У наземных растений оно пропорционально его содержанию в почве. Основное количество Th концентрируется в корневой системе: в наземных частях его примерно в 100 раз меньше. Значительное накопление ^{232}Th наблюдается в морском фитопланктоне: коэффициент накопления 20000. Следует отметить, что и другие изотопы тория накапливаются весьма эффективно в фитопланктоне. Так, для фитопланктона коэффициент накопления ^{230}Th и ^{228}Th составляет около 8000 и 20000 соответственно. Коэффициенты накопления Th у овощей и злаков невысокие, так, для салата $\text{KH} = 7$ (на сырую массу).

Способность некоторых наземных растений накапливать Th в последнее время используют для разработки биогеохимического метода поиска редкоземельных (ториевых) месторождений.

Стронций. Концентрация ^{90}Sr в растениях очень изменчива, и есть данные о содержании Sr от <1 до 10000 мг/кг сухой массы и до 35% золы. Однако обычно его количества в пищевых и кормовых растениях колеблются в пределах 10–1500 мг/кг сухой массы. Наименьшие средние содержания установлены в фруктах, зерне, клубнях картофеля. Бобовые растения содержат стронция 219–662 мг/кг сухой массы. В лишайниках отмечен широкий интервал содержаний – от 0.8 до 250 мг/кг сухой массы.

Стронций переносится из корней в побеги не очень быстро, однако наибольшее содержание его часто фиксируются в надземных частях растений (Цветнова, Щеглов, 2009).

Растения по толерантности к Sr сильно различаются. По данным Шаклетта и др. (Shacklette и др., 1978), токсичный уровень Sr для растений составляет 30 мг/кг золы.

^{90}Sr относительно легко поглощается растениями. Его доступность может быть снижена внесением в почву Ca, Mg, K, Na. Бобы накапливают Sr в листьях до 565 нКи/г сухой массы, в зернах – 24. В овсе содержание Sr в соломе составляет 17–137 нКи/г сухой массы, в зерне – 1–11 (Гулякин и др., 1975).

Таким образом, данные о накоплении U, Th, Ra, Sr, Pb и Po различными растениями в биосфере показывают, что нет ни одного вида организма, живого или мертвого, который бы в той или иной степени не концентрировал эти радионуклиды. Поэтому в круговороте веществ в биосфере биогенный перенос естественных долгоживущих радионуклидов имеет большое значение в общем механизме их миграции и рассеяния. Через цепочки питания радионуклиды поступают в организм человека, в результате чего и являются составной частью его элементарного состава. В природных условиях обнаружены отдельные виды растений и организмов, обладающие специфической особенностью в накоплении естественных радионуклидов. Наибольшей способностью в этом отношении преимущественно обладают погруженные виды, имеющие относительно большую площадь поверхности.

На основе обобщенных данных литературы по проблеме содержания радионуклидов в растениях можно сделать следующие выводы:

1. Большинство растений по отношению к радионуклидам – эксклюдеры, накапливающие элементы преимущественно в корнях.

2. Высокими коэффициентами накопления ^{210}Po , ^{210}Pb , ^{238}U , ^{90}Sr и ^{226}Ra в почвах обладают травянистые растения, мхи, лишайники. Наибольшая аккумулярующая способность характерна для листьев чая и табака (^{210}Po , ^{226}Ra), растений семейства бобовых (^{238}U , ^{90}Sr), фитопланктона (^{230}Th).

3. В связи с большой аккумулярующей способностью данные виды растений можно использовать в биомониторинге загрязненных радионуклидами почв.

В настоящее время лабораторией биомониторинга Коми НЦ УрО РАН и ВятГГУ проводятся работы по отслеживанию радиационного воздействия на растительные организмы, водные объекты, на содержание радионуклидов в различных типах почв, донных отложениях на территории Кировской области.

4.5. Особенности актиномицетных комплексов в городских почвах и урбаноземах, загрязненных тяжелыми металлами

Город представляет собой модель крайне неустойчивой и уязвимой системы, утратившей способность к самовосстановлению, т.е. неспособной противостоять негативным экологическим факторам (Экогеохимия..., 1995). Почвенный покров городских территорий представлен обычно техногенно измененными зональными почвенными типами с различным уровнем загрязнения, а также урбаноземами с отсутствием или нарушением генетических горизонтов. По сравнению с зональными почвами урбаноземы характеризуются уплотнением, более щелочной реакцией среды, значительным снижением буферности и гумусированности, обогащены элементами питания (Строганова и др., 1997). Вследствие низкой гумусированности и буферности нарушенных почв по отношению к химическим элементам-загрязнителям процессы естественного самоочищения, в которых участвуют органоминеральные комплексы, гумусовые вещества, растительные и микробные антибиотики, в урбаноземах ослаблены. В связи с этим возникают проблемы не только химической, но и микробиологической безопасности, решение которых требует глубокого изучения последствий изменения условий среды обитания для различных групп микроорганизмов. В результате изучения микробного населения урбаноземов в различных регионах (Марфенина и др., 1996; Марфенина и др., 2002; Свистова и др., 2003; Артамонова и др., 2007) обнаружено снижение биоразнообразия микроорганизмов, изменение состава сообществ по сравнению с почвами зональных типов и накопление в урбаноземах токсигенных, аллергенных и патогенных микроорганизмов, в частности почвенных микромицетов, что начинает привлекать внимание санитарных служб безопасности. В качестве общей тенденции отмечен рост численности мицелиальных форм (как эукариот, так и прокариот) в селитебных и промышленных зонах (Свистова, 2003).

Изменения микробного населения почвы зависят от природы загрязняющих веществ, концентрации, продолжительности контакта. Одним из ведущих факторов техногенного загрязнения городских почв являются тяжелые металлы (ТМ) (Убугунов, Кашин, 2004). Они действуют на микроорганизмы некоторых групп и таксонов аналогично дезинфектантам – происходит избирательная элиминация их из почвы, тогда как другие микроорганизмы (бактерии, включая актиномицеты; цианобактерии, грибы, дрожжи) относительно к ним устойчивы и даже могут их эффективно инактивировать, хелатируя собственными экзометаболитами (Илялетдинов, 1984; Фокина и др., 2008).

Различная устойчивость компонентов микробного сообщества почвы к воздействию ТМ приводит к выпадению наиболее чувствительных звеньев, нарушению естественного равновесия между отдельными группами микрофлоры (Кобзев, 1980; Левин и др., 1989; Hemida et al, 1997). Если в зону действия ТМ попадают микробы-антагонисты, их подавление может увеличить сроки самоочищения почв вследствие снижения пула микробных антибиотиков – низкомолекулярных продуктов метаболизма (молекулярная масса не превышает, как правило, нескольких тысяч дальтон), обладающих высокой физиологической активностью и подавляющих в малых концентрациях рост микроорганизмов, вирусов, простейших.

Способность к синтезу антибиотиков широко распространена среди типичных почвенных микроорганизмов – актиномицетов – спорообразующих, грамположительных бактерий со сложным жизненным циклом, способных к формированию ветвящегося мицелия. Среди известных сегодня микробных антибиотиков 70% синтезируется штаммами, принадлежащими к порядку Actinomycetales и, главным образом, одному из родов – *Streptomyces* (Воейкова и др., 2008). К настоящему времени закономерности распределения, родовая структура комплексов актиномицетов и видовой состав стрептомицетов в зональных и интразональных типах почв основных биоклиматических зон подробно изучены (Звягинцев, Зенова, 2001), тогда как в отношении актиномицетов урбанизированных территорий в доступной нам литературе встречаются лишь результаты количественной оценки стрептомицетов при посеве на крахмало-аммиачный агар (КАА) (Куличева и др., 1996; Танасиенко, Артамонова, 1998). Недостаточно исследовано влияние на актиномицетные комплексы тяжелых металлов, загрязняющих почву. В качестве общей закономерности отмечается более высокая в сравнении с другими группами микроорганизмов устойчивость стрептомицетов к загрязнению почв ТМ, что согласуется с общей тенденцией к доминированию в микробных сообществах

техногенно-загрязненных почв микроорганизмов с К-стратегией (Благодатская и др., 2008). Компоненты клеточной стенки грамположительных бактерий являются эффективными хелатирующими агентами в отношении многих тяжелых металлов. Это пептидогликан, тейхоевые и тейхуроновые кислоты, экзоцеллюлярные полисахариды (Beveridge, 1989). Сообщалось, например, о способности *Streptomyces longwoodensis* к биосорбции радионуклидов (Gadd, 1990).

Цель нашей работы – исследование комплексов почвенных актиномицетов в различных городских экотопах (на примере г. Киров) и сопоставление их характеристик с содержанием в почвах тяжелых металлов.

Киров – это развитый индустриальный центр, ведущие отрасли которого – электроэнергетика, машиностроение и металлообработка, оказывающие наряду с автотранспортом существенное влияние на загрязнение почв города ТМ. Для выявления изменений в структуре комплексов почвенных актиномицетов в результате урбаногенного воздействия был исследован набор геохимически сопряженных урбаноземов, испытывающих воздействие промышленного, транспортного и рекреационного пресса. В качестве контрольной рассматривалась ориентировочно «фоновая» актинобиота почв зонального типа под травяными экосистемами на территориях с минимальной степенью техногенного воздействия. Образцы почвы отбирали на глубину от 0 до 5 см в следующих экотопах: газоны в районах промышленного загрязнения, вдоль наиболее крупных автомагистралей, городские скверы и парки. В качестве фоновых служили образцы почв, отобранные на территории биогеоценозов Оричевского, Малмыжского и Белохолуницкого районов Кировской области.

Численность актиномицетов определяли методом посева на агаризованные среды. Родовую структуру комплексов характеризовали на среде с пропионатом натрия, видовую структуру рода *Streptomyces* – на казеин-глицериновом агаре (КГА). Каждый образец характеризовался пятью навесками. Перед посевом образцы почв прогревали при 100 °С в течение часа для ограничения роста немителиальных бактерий. Чашки с посевами инкубировали при 27 °С в течение двух-трех недель.

Колонии актиномицетов дифференцировали по культуральным и морфологическим признакам и выделяли по три-пять представителей каждого типа в чистую культуру. Каждый штамм нумеровали и фиксировали его принадлежность к определенному почвенному образцу, что необходимо для дальнейшей обработки данных. Полученная в результате коллекция составила около 100 штаммов. После предварительного изучения свойств изолятов для

дальнейшей работы были отобраны 38 представителей. Принадлежность выделенных культур актиномицетов к роду *Streptomyces* определяли на основании характерных морфологических признаков: нефрагментированный мицелий, длинные цепочки спор на воздушном и отсутствие спор на субстратном мицелии. Видовую идентификацию стрептомицетов проводили по определителю Гаузе с соавт. (1983).

Определение содержания в почвах тяжелых металлов осуществляли на атомно-абсорбционном спектрометре Shimadzu (модель АА-6800). Значения рН водной вытяжки измеряли потенциометрически на рН-метре ЭВ-74.

Экспериментальные данные обрабатывали стандартными методами статистического анализа с использованием пакета программ Excel.

Как показали результаты количественной оценки актиномицетного населения (табл. 31), при учете на среде с пропионатом натрия, позволяющей выявить максимальное родовое разнообразие этой группы микроорганизмов, общая численность колониеобразующих единиц (КОЕ), была в исследуемых урбанооземах на порядок ниже (десятки и сотни тысяч КОЕ/г субстрата), чем в дерново-подзолистых почвах фоновых территорий (сотни тысяч и миллионы КОЕ/г субстрата).

Общая численность наиболее представительного рода *Streptomyces*, по данным посева на КГА, также в пределах порядка уступала численности стрептомицетов в фоновых почвах.

Уровень численности актиномицетов в образцах, отобранных на территории города, в определенной степени был связан с интенсивностью загрязнения урбанооземов. В отличие от почв природных угодий, урбанооземы характеризовались реакцией почвенного раствора, близкой к нейтральной (табл. 32). Значения рН солевой вытяжки из исследованных образцов почв колебались в

Таблица 31

Общая численность актиномицетов и их доля в прокариотном комплексе в зависимости от вида биотопа

Биотоп	Численность на среде с пропионатом натрия, КОЕ/г	Численность на КГА, КОЕ/г	Доля актиномицетов от прокариот на КГА, %
Зона промышленного загрязнения	$(0.6-1.5) \times 10^5$	$(0.3-0.7) \times 10^5$	30.0-36.0
Зона транспортного загрязнения	$(2.4-9.1) \times 10^5$	$(0.2-1.7) \times 10^5$	16.0-62.9
Рекреационная зона	$(3.4-9.6) \times 10^5$	$(1.0-4.3) \times 10^5$	19.1-70.2
Фоновые территории	$(0.9-2.2) \times 10^6$	$(2.6-7.1) \times 10^5$	19.8-61.9

Таблица 32

**Содержание тяжелых металлов и реакция почвенного раствора
в исследуемых образцах**

Биотоп	Подвижные формы, мкг/г				рН сол.
	Zn	Cu	Pb	Сумма	
Зона промышленного загрязнения	<u>14.0</u> 11.0–19.0	<u>6.7</u> 0.5–18.1	<u>14.8</u> 8.0–28.1	<u>35.5</u> 19.6–65.2	<u>6.5</u> 6.3–6.6
Зона транспортного загрязнения	<u>11.3</u> 5.7–14.9	<u>1.7</u> 0.4–3.0	<u>19.9</u> 15.1–23	<u>32.9</u> 28.6–39.5	<u>6.6</u> 6.1–6.8
Рекреационная зона	<u>4.7</u> 1.8–9.5	<u>0.4</u> 0.2–0.8	<u>18.2</u> 16.8–19.2	<u>23.4</u> 21.8–26.5	<u>6.5</u> 6.2–6.7
Фоновые территории	<u>0.8</u> 0.05–2.4	0	<u>0.4</u> 0–1.1	<u>1.2</u> 0.1–3.5	4.5

пределах от 6.15 до 6.75 ед. Несмотря на то, что большинство актиномицетов нейтрофилы (оптимальные для роста значения рН среды 6–8), присутствие в среде ТМ, очевидно, препятствовало увеличению их численности в благоприятных условиях в отношении реакции среды.

Определение содержания тяжелых металлов в почвенных образцах различных экотопов г. Киров показало неравномерность в распределении элементов на территории города и более высокое содержание цинка, меди и свинца в почвах урбосистемы по сравнению с фоновыми территориями. Поскольку содержание железа и марганца в почвах фоновых территорий оказалось тоже на высоком уровне, превышающем ПДК, что, скорее всего, связано с естественным литогенным фоном (региональная особенность), а не с техногенным воздействием, эти показатели при сопоставлении почвенных данных в дальнейшем не рассматривались.

Наиболее низким уровнем численности отличались актиномицетные комплексы в зонах промышленного и транспортного загрязнения. Суммарное содержание ТМ в почвах на газонах вблизи промышленных предприятий в 18.6–29.6 раза превышало фоновые концентрации.

Например, на газонах вблизи завода по обработке цветных металлов, содержание цинка приближалось к ПДК, а содержание свинца и меди составило соответственно 4.7 и 6.0 ПДК. Суммарное содержание ТМ в зоне транспортного загрязнения превышало фоновые концентрации в 11.3–27.4 раза, загрязнение медью достигало ПДК, а свинцом – 3.3–3.8 ПДК.

В рекреационной зоне превышение фонового уровня по сумме ТМ было несколько ниже и составило от 7.5 до 19.5 раз, а превысил ПДК в 2.8–3.2 раза только один из определяемых элементов – свинец. Соответственно, уровень численности актиномицетов в

рекреационной зоне был максимальным среди исследуемых почвенных разностей.

Таким образом, уровень численности мицелиальных прокариот по сравнению с фоновым снижался в зависимости от категории и сопряженной с ней степени загрязнения городских земель в следующей последовательности: рекреации < транспортные зоны < промышленные зоны.

Вследствие транспортного загрязнения в актиномицетных комплексах наряду со снижением уровня численности отмечено расширение пределов ее варьирования. Так, разброс минимальное–максимальное значения численности актиномицетов возрастал в 1.5 раза по сравнению с фоновыми почвами (см. табл. 31).

От категории городских земель и их загрязнения ТМ зависело также долевое участие актиномицетов в прокариотном комплексе. Так, доля актиномицетов в зоне промышленного загрязнения не превышала 30–36%, тогда как в других биотопах, включая фоновые почвы, количество вырастающих на питательных средах актиномицетов варьировало в более широких пределах и достигало 70%.

Наряду с сокращением количественной представленности актиномицетов в урбаноземах, были выявлены изменения в качественном составе комплексов мицелиальных прокариот, обусловленные в числе прочих факторов загрязнением ТМ. Так, в зональной дерново-подзолистой почве комплекс был представлен актиномицетами родов *Streptomyces*, *Micromonospora*, *Streptosporangium* и олигоспоровыми видами. В зонах промышленного и транспортного загрязнения ответной реакцией актиномицетного комплекса на возрастание в среде концентрации ТМ явилось сокращение на 23–27% долевого участия стрептомицетов и увеличение до 29.2–37.7% доли микромонопор (рис. 36).

В актиномицетном комплексе рекреационной зоны увеличения долевого участия микромонопор не прослеживалось, зато постоянно выявлялись представители нового, по сравнению с зональным комплексом почвенных актиномицетов, рода *Streptoverticillium*, характерного для почв более южных регионов.

В стрептомицетном комплексе урбаноземов обнаружены преимущественно виды двух секций и серий *Cinereus Achromogenes* и *Helvoloflavus Helvolus*, тогда как в фоновых почвах, помимо отмеченных, встречались с высокой частотой виды секций *Cinereus* серий *Chromogenes*, *Aureus* и *Violaceus*. Сокращение видообразия стрептомицетов в почвах, загрязненных ТМ, свидетельствует о различной чувствительности мицелиальных прокариот как в отношении всего комплекса урбаногенных факторов, так и в отношении токсического действия ионов металлов. Возможно, в основе обеспечения устойчивости представителей определенных цве-

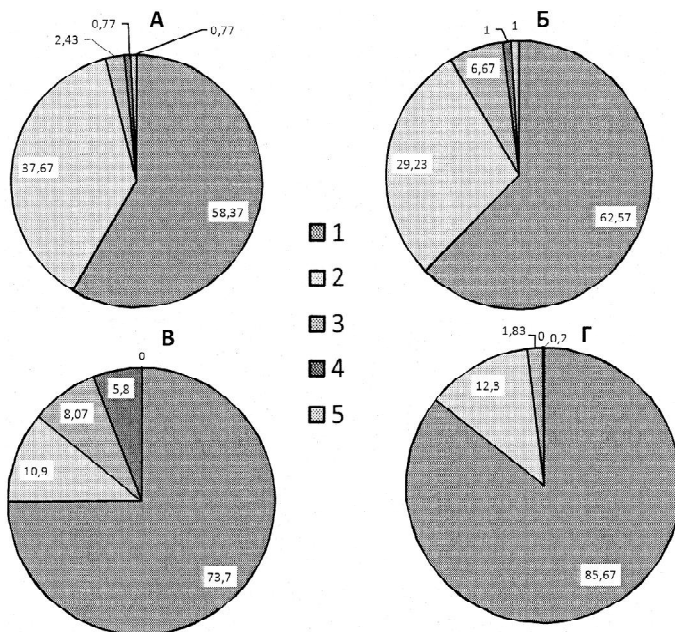


Рис. 36. Относительное обилие представителей родов *Streptomyces* – 1, *Micromonospora* – 2, олигоспоровых видов – 3, *Streptovercillium* – 4, *Streptosporangium* – 5 в комплексах актиномицетов различных биотопов: А – зона промышленного загрязнения, Б – зона транспортного загрязнения, В – фоновая дерново-подзолистая почва. Представлены средние данные анализов по трем пространственно удаленным образцам из каждого биотопа, %.

товых секций и серий стрептомицетов к ТМ играет наличие в их клетках пигментов особой химической структуры.

Результаты видовой идентификации стрептомицетных изолятов из городских почв и почв фоновых территорий при сопоставлении позволяют заключить, что виды, устойчивые к урбано-генному воздействию, имеют, как правило, более узкий спектр продуцируемых антибиотиков, чем виды, типичные для дерново-подзолистых почв фоновых территорий (табл. 33). Например, среди изолятов из урбаноземов не было выявлено ни одной культуры, относящейся к виду *S. hirsagicus*, широко распространенному в фоновых почвах и способному к синтезу широкого круга различных соединений с антибиотической активностью. Сокращение антибиотического потенциала стрептомицетов в городских почвах следует рассматривать как опасную тенденцию, следствием которой может быть утрата загрязненными ТМ почвами способности к самоочищению.

Таблица 33

**Антибиотический потенциал стрептомицетов,
изолированных из урбаноземов и почв фоновой территории**

Секция и серия	Вид, штамм	Образует антибиотики (Звягинцев, Зенова, 2001)
Изоляты из урбаноземов г. Киров		
Helvolo-Flavus Helvolus	<i>S. spheroides</i> У-24, У24-1	Новобиоцин
	<i>S. canescens</i> У15-1	Аскозин, десданин
	<i>S. globisporus</i> У13-2, У15-2, У22	Актиноксантин и ряд неидентифицированных антибиотиков
	<i>S. felleus</i> У21-2, У21-4	Пикромицин, проактиномицин А
	<i>S. levoris</i> У13-3	Леворин
Cinereus Achromogenes	<i>S. nigrifaciens</i> У21-3, У4-1, У13-1	Не описаны
	<i>S. omyiaensis</i> У22-4, У21-1	Хлорамфеникол
	<i>S. clavuligerus</i> У22-1, У16stm, У21	Цефалоспорин, пенициллин, цефамицин С
Cinereus Aureus	<i>S. griseoluteus</i> У22-3	Гризеолотеины А и В
Изоляты из дерново-подзолистых почв фоновой территории (Оричевский р-н)		
Cinereus Achromogenes	<i>S. pseudogriseolus</i> 140-2	Ксантомицин, антибиотик 534 с антигоксоплазмозными свойствами
	<i>S. endus</i> 75-14, 135-5	Эндомицин (гелизин), стендомицин, сапромицетины
	<i>S. antimycoticus</i> 140-1	Геликсин
	<i>S. hygrosopicus</i> 135-8, 135-3, 140-10, 140-13, 75-7, 140-8.	Гигромициновый комплекс. Антрацидин А, аскомицин, дианемицин, деоксипентулоза, карриомицин, хлоробиоцин, эмерицид, магнамицин, маридомицин, нифимицины, окситетрациклин, фитострептин, полиаминогигрострептин, полиэстерин (минимицин), псикофуранин, репамидин, реломицин, септамицин, тилозин, трихостатин, антибиотики 10598, 684, К-1327, В-15565, антибиотик Е-79, туримицин и др.
	<i>S. wedmorensis</i> 135-2	Фосфономицин, антибиотик 280
Cinereus Chromogenes	<i>S. xantocidicus</i> 135-4	Ксантоцидин
	<i>S. aureofaciens</i> 103-1, 75-4	Тетрациклины, хлортетрациклин, бром- тетрациклин, диметилтетрациклин, хи- ноциклины, скопамидин, айфактины, ауреофацин, вентурицидин, экатетрон и др.
	<i>S. plicatus</i> 103-9	Амицетин, бамицетин, пликацетин
	<i>S. chromofuscus</i> 140-6	Энкалины
Cinereus Aureus	<i>S. zaomiceticus</i> 140-9	Заомицин; глютамицин и глюкомицин
	<i>S. arenae</i> 140-12	Микомицетин
Cinereus Violaceus	<i>S. alhtoticus</i> 75-12	Алтиомицин (матамицин)
Helvolo-Flavus Helvolus	<i>S. speleomycini</i> 75-2	Сплеомицин

Таким образом, полученные результаты показывают, что количественный и качественный составы актиномицетного населения городских почв и урбаноземов в сравнении с фоновыми территориями могут дать информацию о степени нарушенности почвенной микробной системы в целом и иметь прогностическую ценность в отношении сохранения почвой гомеостаза, а также супрессивности в отношении патогенных и оппортунистических видов микроорганизмов.

4.6. Специфика альго-микологических комплексов городских почв

Альгофлора городских почв. Почвенные водоросли встречаются повсеместно. Многочисленными исследованиями российских и зарубежных ученых доказана их индикаторная роль в оценке состояния среды (Штина, Голлербах, 1976; Штина и др., 1998; Домрачева, 2005; Кузяхметов, 2006 и др.).

Почвы городов испытывают значительную техногенную нагрузку, они переуплотнены, почвенные горизонты перемешаны и обогащены бытовыми отходами, пестицидами, тяжелыми металлами. Реакция почвенных водорослей на техногенную нагрузку мало изучена.

Пробы почв с городской территории были отобраны в 2007–2009 гг. в районах размещения промышленных предприятий г. Киров (Искож, Биохим, Станкостроительный, ТЭЦ-5), с газонов и аллей ряда улиц с высокой автотранспортной нагрузкой (перекресток ул. Московская и Производственная, ул. Воровского, Октябрьский проспект, ул. К. Маркса, ул. Ломоносова) и парков города (Александровского, Победы, им. Ю.А. Гагарина, им. С.М. Кирова и Дендропарка лесоводов).

Таблица 34

Таксономический состав альгофлоры городских почв

Отделы	Районы промышленных предприятий	Улицы города	Парки	Всего
<i>Cyanophyta</i>	28	18	16	36
<i>Bacillariophyta</i>	8	7	6	8
<i>Xanthophyta</i>	3	2	6	9
<i>Eustigmatophyta</i>	2	1	3	3
<i>Chlorophyta</i>	20	21	24	35
Всего	61	49	55	91

Таблица 35

Видовое разнообразие альгофлоры городских почв

№ п/п	Названия отделов и видов	Место отбора проб		
		Районы промышленных предприятий и ТЭЦ-5	Улицы города	Парки
Cyanophyta				
1.	<i>Anabaena cylindrica</i> Lemm. f. <i>cylindrica</i>	+		
2.	<i>Anabaena oscillarioides</i> Bory f. <i>oscillarioides</i>	+		
3.	<i>Anabaena sphaerica</i> Born. et Flah.	+		
4.	<i>Calothrix elenkinii</i> Kossinsk. f. <i>elenkinii</i>	+		+
5.	<i>Cylindrospermum catenatum</i> Ralfs			+
6.	<i>Cylindrospermum licheniforme</i> (Bory) Kütz.		+	
7.	<i>Cylindrospermum michailovskoense</i> Elenk.			+
8.	<i>Leptolyngbya angustissimum</i> (W. et G. S. West) Anagn. et Kom	+		
9.	<i>Leptolyngbya foveodarum</i> (Rabenhorstex Gom) Anagn. et Kom	+	+	+
10.	<i>Leptolyngbya fragilis</i> (Gomont) Anagn. et Kom	+		
11.	<i>Leptolyngbya frigida</i> (Fritsch) Anagn. et Kom	+	+	
12.	<i>Microcoleus vaginatus</i> (Vauch.) Gom.	+	+	+
13.	<i>Nostoc lickia</i> (Roth.) Born. et Flah	+		
14.	<i>Nostoc muscorum</i> (Ag.) Elenk.	+	+	+
15.	<i>Nostoc paludosam</i> Kütz.	+	+	+
16.	<i>Nostoc punctiforme</i> (Ag.) Elenk.	+	+	+
17.	<i>Phormidium angustissimum</i> W. Et G. S. West	+		
18.	<i>Phormidium animale</i> (Ag. ex Gom.) Anagn. et Kom.	+		
19.	<i>Phormidium aerugineo-coerulea</i> (Gom.) Anagn. et Kom.	+	+	
20.	<i>Phormidium autumnale</i> (Ag.) Gom.	+	+	+
21.	<i>Phormidium boryanum</i> Kütz.	+	+	+
22.	<i>Phormidium breve</i> (Kütz. ex Gom.) Anagn. et Kom.	+	+	+
23.	<i>Phormidium formosum</i> (Bory ex Gom.) Anagn. et Kom.	+	+	+
24.	<i>Phormidium inundatum</i> Kütz.	+		
25.	<i>Phormidium jadinianum</i> Gom.		+	
26.	<i>Phormidium uncinatum</i> (Ag.) Gom.		+	+
27.	<i>Plectonema boryanum</i> Gom. f. <i>boryanum</i>	+	+	+
28.	<i>Plectonema notatum</i> Schmidle	+		+
29.	<i>Pseudanabaena bipes</i> Bocher		+	
30.	<i>Pseudanabaena catenata</i> Lauterb.	+		
31.	<i>Pseudanabaena galeata</i> Bocher f. <i>galeata</i>	+		+
32.	<i>Pseudanabaena tenuis</i> Koppe		+	
33.	<i>Schizotrix friesii</i> (Ag.) Gom.			+

Продолжение табл. 35

№ п/п	Названия отделов и видов	Место отбора проб		
		Районы промышлен- ных предпри- ятий и ТЭЦ-5	Улицы города	Парки
34.	<i>Scytonema ocellatum</i> (Dillw.) Thur.	+		
35.	<i>Tolypothrix tenuis</i> (Kütz.)	+	+	
36.	<i>Trichromus variabilis</i> (Kütz. ex Born et Flah.) Kom. et Anagn.	+		
	Bacillariophyta			
37.	<i>Hantzschia amphioxys</i> (Ehr.) Grun. var. amphioxys	+	+	+
38.	<i>Luticola mutica</i> var. <i>binodis</i> (Kütz.) Hustedt	+	+	
39.	<i>Luticola mutica</i> (Kütz.) Mann in Round et al.	+	+	+
40.	<i>Luticola nivalis</i> Mann in Round	+	+	
41.	<i>Navicula pelliculosa</i> (Breb.) Hisle	+	+	+
42.	<i>Nitzschia palea</i> (Kütz.) W. Sm. var. <i>palea</i>	+	+	+
43.	<i>Pinnularia borealis</i> Ehr.	+	+	+
44.	<i>Pinnularia braunii intermedia</i> Lagerst.	+		
	Xanthophyta			
45.	<i>Botrydiopsis arhiza</i> Borzi			+
46.	<i>Botrydiopsis eriensis</i> Snow			+
47.	<i>Bumilleriopsis brevis</i> (Gern.) Printz		+	
48.	<i>Characiopsis minima</i> Pasch.	+		
49.	<i>Pleurochloris anomale</i> James			+
50.	<i>Pleurochloris commutata</i> Pasch.			+
51.	<i>Pleurochloris imitans</i> Pasch.			+
52.	<i>Xanthonema bristolianum</i> (Pasch.) Silva	+		+
53.	<i>Xanthonema exile</i> (Klebs) Silva	+	+	
	Eustigmatophyta			
54.	<i>Eustigmatos magnus</i> (B. Petersen) Hibberd			+
55.	<i>Vischeria irregularis</i> (Pasch.) Hibberd	+		+
56.	<i>Vischeria Helvetica</i> Pasch.	+	+	+
	Chlorophyta			
57.	<i>Actinochloris sphaerica</i> Korsch.		+	
58.	<i>Borodinella polytetras</i> Mill.		+	
59.	<i>Bracteacoccus minor</i> (Chodat) Petrova	+	+	+
60.	<i>Chlamydomonas conversa</i> Kosch.	+		+
61.	<i>Chlamydomonas debaryana</i> Gorosch. var. <i>atactogama</i> (Korsch.) Gerloff			+
62.	<i>Chlamydomonas elliptica</i> Korsch.			+
63.	<i>Chlamydomonas gelatinosa</i> Korsch.	+		
64.	<i>Chlamydomonas globosa</i> Snow		+	+
65.	<i>Chlamydomonas gloeogama</i> Korsch. var. <i>humicola</i>	+	+	+

Окончание табл. 35

№ п/п	Названия отделов и видов	Место отбора проб		
		Районы промышленных предприятий и ТЭЦ-5	Улицы города	Парки
66.	<i>Chlamydomonas media</i> Korsch.		+	
67.	<i>Chlamydomonas minima</i> Korsch.			+
68.	<i>Chlamydomonas minutissima</i> Korsch.			+
69.	<i>Chlamydomonas oblongella</i> Lund	+		+
70.	<i>Chlamydomonas reinhardtii</i> Dangeard		+	
71.	<i>Chlorella vulgaris</i> Beijer	+	+	+
72.	<i>Chlorella minutissima</i> Fott et Novakova	+	+	+
73.	<i>Chlorococcum</i> sp.	+	+	+
74.	<i>Chlorosarcinopsis minor</i> (Gern.) Herndon		+	
75.	<i>Closterium pusillum</i> Hantzsch			+
76.	<i>Coccamyxa confluens</i> (Kütz.) Fott	+	+	+
77.	<i>Cylindrocystis brebissonii</i> Menegh. var. brebissonii			+
78.	<i>Cylindrocystis crassa</i> De Bary			+
79.	<i>Gongrosira debaryana</i> Rabenh.		+	+
80.	<i>Klebsormidium flaccidum</i> (Kütz.) Silva et al.	+	+	+
81.	<i>Klebsormidium nitens</i> (Kütz.) Lokhorst	+		
82.	<i>Klebsormidium rivulare</i> (Kütz.) comb. nova	+		
83.	<i>Leptosira terricola</i> (Bristol) Printz	+		
84.	<i>Macrochloris dissecta</i> (Korsch.) Fott		+	+
85.	<i>Planktosphaeria maxima</i> Biscoft et Bold	+	+	
86.	<i>Protoderma viride</i> Kütz.	+	+	+
87.	<i>Scotiellopsis levicostata</i> (Hollerb.) Puncocharova et Kalina	+		+
88.	<i>Stichococcus bacillaris</i> Näg. S. str.	+	+	+
89.	<i>Stichococcus chodatii</i> (Bialosuknia) Heering	+	+	+
90.	<i>Stichococcus minor</i> Näg. s. str.	+	+	+
91.	<i>Tetracystis aggregate</i> Brown et Bold	+	+	

Таблица 36

**Сравнение альгофлоры районов
с использованием коэффициента Сьеренсена-Чекановского**

Сравниваемые участки	Районы промышленных предприятий	Улицы города	Парки
Районы промышленных предприятий	–	0.58	0.57
Улицы города	0.58	–	0.56
Парки	0.57	0.56	–

Альгофлора городских почв представлена отделами Cyanophyta – 36 видов, Bacillariophyta – 8, Xanthophyta – 9, Eustigmatophyta – 3, Chlorophyta – 35. Всего выявлен 91 вид (табл. 34–36).

Наиболее богатая альгофлора отмечена в районах размещения промышленных предприятий с учетом «цветения» почвы в районе ТЭЦ-5. Доминантами сообществ водорослей в районах размещения промышленных предприятий являлись *Phormidium autumnale*, *Microcoleus vaginatus*, *Navicula pelliculosa*, *Stichococcus minor*, *Klebsormidium flaccidum*. В районе ТЭЦ-5 – *Trichromus variabilis*, *Nostoc paludosum*, *N. punctiforme*, *N. muscorum*.

Видовой состав альгофлоры улиц и аллей города в основном представлен цианобактериями и зелеными водорослями. Доминируют *Phormidium autumnale*, *Leptolyngbya foveolarum*, *Microcoleus vaginatus*, *Luticola mutica* var. *mutica*, *L. mutica* var. *nivalis*, *Navicula pelliculosa*, *Chlorella vulgaris*. Разнообразие альгофлоры конкретных улиц отражает уровень их автотранспортной нагрузки. Так, в пробах почвы с газона перекрестка улиц Московской и Производственной выявлено только пять видов (*Hantzschia amphioxys*, *Chlorella vulgaris*, *Coccomyxa confluens*, *Stichococcus minor*, *S. chodatii*). В почве газона с ул. Ломоносова выявлено только три вида, при этом в культуре интенсивно развивалась азотфиксирующая водоросль *Nostoc punctiforme*. В пробах почвы на Октябрьском проспекте выявлено 12 видов, доминировали *Microcoleus vaginatus*, *Luticola mutica* var. *mutica*, *Hantzschia amphioxys*.

В почвах парков города преобладающими видами являются *Phormidium autumnale*, *Ph. boryanum*, *Hantzschia amphioxys*, *Navicula pelliculosa*, *Chlorella vulgaris*, *Stichococcus minor*, *S. chodatii*, *Klebsormidium flaccidum*. При этом вблизи дорог и тропинок видовое разнообразие альгофлоры незначительное и представлено видами-убиквистами: *Hantzschia amphioxys*, *Navicula pelliculosa*, *Chlorella vulgaris*, *Stichococcus minor*, *S. chodatii*. В удалении от дорог разнообразие альгофлоры возрастает и встречаются виды, характерные для чистых почв (виды родов *Pleurochloris*, *Characiopsis*, *Eustigmatos magnus*).

Сравнение альгофлор районов с разным уровнем антропогенной нагрузки с использованием коэффициента Сьеренсена-Чекановского (значение коэффициента изменяется в пределах от 0–1, чем ниже значение коэффициента, тем менее сходно сообщество) показало умеренное сходство альгофлоры сравниваемых районов городских почв.

Особенностью альгофлоры городских почв является низкое видовое разнообразие индивидуальных проб, преобладание зеленых водорослей и цианобактерий, присутствие толерантных к техногенной нагрузке диатомей (*Hantzschia amphioxys*, *Luticola mutica*

var. mutica, Navicula pelliculosa) и отсутствие или слабое развитие одноклеточных желтозеленых водорослей.

Толерантность к техногенной нагрузке проявляют следующие виды: *Nostoc punctiforme, N. muscorum, Microcoleus vaginatus, Leptolyngbya foveolarum, (Cyanophyta); Hantzschia amphioxys, Luticola mutica var. mutica, Navicula pelliculosa (Bacillariophyta); Chlamydomonas gloeogama, Chlorella vulgaris, Stichococcus minor, S. chodatii (Chlorophyta).*

Альго-микологические комплексы. На урбанизированных территориях, площадь которых постоянно возрастает, происходят существенные изменения почвенного покрова, растительного и животного мира, состава атмосферного воздуха, грунтовой, снеговой и дождевой воды. Естественно, что резко меняется и мир микробов по сравнению с биоценозами соответствующей природной зоны. Не случайно поэтому в последние десятилетия значительное количество исследований посвящено специфике микрофлоры городов. Анализу подвергаются территории рекреационного (скверы, парки), сельскохозяйственного (огороды частного сектора), селитебно-транспортного назначений, газоны транспортных магистралей, свалки, полигоны твердых бытовых и промышленных отходов (Кабилов, 1983; Кабилов, Шилова, 1990; Марфенина, 2005; Артамонова, Алябьева, 2008).

Одними из наиболее перспективных организмов в целях мониторинга городских территорий являются водоросли, цианобактерии и микромицеты как постоянные обитатели урбаноземов. Как и в природных экосистемах, эти педобионты могут развиваться и в глубине, и на поверхности почвы. Качественный и количественный составы подобных альгоценозов чрезвычайно разнообразны. Как и в любых природных сообществах, структурированность урбанизированных альго-микологических комплексов зависит и от степени техногенной нагрузки, и от климатических условий. В частности, необычайными погодными условиями в г. Киров характеризовался позднеосенний–раннезимний период 2008 г., когда снежного покрова не было ни в ноябре, ни в декабре. В это время было очень легко отбирать почвенные образцы непромерзшей почвы для количественного альго-микологического анализа. Пробы отбирались в различных районах города с предположительно различной нагрузкой от выбросов загрязняющих веществ. В отобранных образцах методом прямого количественного учета под микроскопом определяли численность клеток водорослей и цианобактерий, длину грибного мицелия и соотношение микромицетов с окрашенным и бесцветным мицелием (табл. 37).

Как видно из табл. 37, даже поздней осенью численность фототрофных микроорганизмов в городских почвах чрезвычайно ве-

Таблица 37

Количественные характеристики альго-микологических комплексов городских почв (время отбора – ноябрь 2008 г.)

Место отбора проб	Численность клеток фототрофов, тыс./г			Длина мицелия микромицетов, м/г
	Водоросли	Цианобактерии	Всего	
Александровский сад	320	2743	3063	90
Юго-западный рынок	330	1180	1510	42.5
Газон у проспекта	400	1180	1580	137.5
АЗС	200	2983	3183	27.4
Несанкционированная свалка	330	2117	2417	33.6
Молокозавод	250	1217	1467	26.5

лика. Независимо от места отбора, плотность фототрофных популяций превышает 1 млн. клеток/г с пределами колебания от 1.2 до 3.2 млн./г. В то же время длина грибного мицелия намного короче, чем в почвах естественных экосистем (луговых и лесных). Следовательно, исходя из полученных результатов, урбаноземы представляют благоприятные условия для массового развития фототрофов. Изучение структуры популяций показывает, что в городских почвах в исследуемый период преобладают цианобактерии (из фототрофов) и темноокрашенные микромицеты (табл. 38).

Помимо развития глубинных комплексов, в определенные периоды происходит массовое размножение водорослей и микромицетов на поверхности, в ходе которого формируется «цветение» почвы. При «цветении» фототрофы формируют или разрастания, плотно срастающиеся с субстратом, или образуют пленки и корочки, которые легко отделяются. В первом случае количественный учет может определить численность клеток на 1 см² поверхности, во втором – можно подсчитать численность микроорганизмов на

Таблица 38

Структура альго-микологических комплексов городских почв, %

Место отбора проб	Водоросли	Циано-бактерии	Мицелий	
			бесцветный	окрашенный
Александровский сад	10.4	89.6	33.9	66.1
Юго-западный рынок	21.8	78.2	82.7	17.3
Газон у проспекта	33.9	66.1	47.4	52.6
АЗС	6.7	93.3	32.1	67.9
Несанкционированная свалка	13.6	86.4	44.6	55.4
Молокозавод	17.0	83.0	43.4	56.8

1 г пленки. В дальнейшем приводим примеры разрастаний обоих типов.

«Цветение» городских почв. Вблизи ТЭЦ-5 были обнаружены массовые разрастания, характеристика которых приведена ниже.

Пробы грунта (опилки с наносным песком) отбирали на расстоянии 200 м от ТЭЦ г. Киров в июле 2008 г. и августе 2009 г. Исследовали состав альгофлоры традиционными методами, а также методами прямого микроскопирования проводили количественный учет клеток фототрофов, определяли биомассу водорослей и цианобактерий (ЦБ) объемно-расчетным методом, измеряли длину грибного мицелия и определяли его биомассу.

При флористическом анализе в 2008 г. выявлено 25 видов водорослей, в том числе *Cyanophyta* – 15, *Bacillariophyta* – 3, *Chlorophyta* – 7. Доминантами сообществ являлись азотфиксаторы *Nostoc muscorum*, *N. punctiforme*, *N. paludosum*, *Trichromus variabilis*, выявленные как при прямом микроскопировании свежевзятых образцов, так и обильно развивающиеся в чашечной культуре. Кроме данных видов из *Cyanophyta* в поверхностных разрастаниях встречена азотфиксирующая водоросль *Anabaena cylindrica* и большое разнообразие безгетероцистных видов: *Phormidium autumnale*, *Ph. boryanum*, *Ph. formosum*, *Leptolyngbya foveolarum*, *L. fragilis*, *L. frigida*, *L. angustissima*, *Plectonema boryanum*, *Pseudanabaena catenata*, *P. galeata*. *Bacillariophyta* представлены широко распространенными в почвах видами *Hantzschia amphioxys*, *Luticola mutica* и *Nitzschia palea*, являющейся индикатором повышенной влажности субстрата. Из одноклеточных *Chlorophyta* встречены *Chlorella vulgaris*, *Coccomyxa confluens* и *Chlamydomonas gloeogama*. Нитчатые формы были представлены видами *Leptosira terricola* Printz, *Klebsormidium flaccidum*, *K. nitens*, *K. rivulare*.

В более влажном 2009 г. «цветение» почв района ТЭЦ-5 было представлено 28 видами, в том числе *Cyanophyta* – 19 видов, *Bacillariophyta* – 2, *Chlorophyta* – 7. Комплекс доминантов составляли *Trichromus variabilis*, *Nostoc paludosum*, *Nostoc muscorum*, *Pseudanabaena catenata* и *Nitzschia palea*. Были встречены не отмеченные в 2008 г. влаголюбивые виды: *Phormidium animalis*, *Ph. angustissima*, *Phormidium inundatum*, *Calothrix elenkinii*, *Trichromus variabilis*.

Таблица 39

Численность фототрофов в поверхностных разрастаниях, млн. клеток/см²

Группы фототрофов	Водоросли			Цианобактерии		Всего
	Одноклеточные	Нитчатые	Диатомеи	безгетероцистные	гетероцистные	
Численность	1.92±0.74	0.27±0.16	1.00±0.03	8.94±0.50	22.82±0.76	33.95

Таблица 40

Биомасса фототрофов в поверхностных разрастаниях, мг/см²

Группы фототрофов	Водоросли			Цианобактерии		Всего
	одноклеточные	нитчатые	диатомеи	безгетероцистные	гетероцистные	
Биомасса	0.17	0.067	1.116	0.71	3.697	5.764

Таблица 41

Структура популяций фототрофных группировок в поверхностных разрастаниях, %

Показатель	Водоросли	ЦБ	БГЦ	ГЦ
Численность клеток	6.25	93.75	28.1	71.9
Биомасса клеток	23.5	76.5	16.1	83.9

Количественный анализ показал чрезвычайно высокую плотность фототрофных популяций (до 34 млн. клеток/см²) в поверхностных разрастаниях (табл. 39).

При этом биомасса фототрофов колебалась от 0.067 (у нитчатых зеленых водорослей) до 3.697 мг/см² (у гетероцистных ЦБ) (табл. 40).

Наиболее весомый вклад в формирование поверхностных разрастаний вносят прокариотные фототрофы-цианобактерии, при этом доминирующие позиции занимают азотфиксирующие гетероцистные ЦБ (табл. 41), что вполне объясняется тем, что субстрат, на котором они развиваются (опилки и песок) практически лишен соединений азота. Поэтому массовое развитие азотфиксаторов готовит почву для развития других микроорганизмов, а впоследствии начинается сукцессия с появлением высших растений.

Помимо фототрофов, структурообразующую функцию выполняют микромицеты, длина мицелия которых достигает 175.6 м/см², из них 55.9% приходится на долю темноокрашенных меланинсодержащих грибов, которые являются наиболее устойчивыми к техногенному загрязнению. Вклад микромицетов в суммарную биомассу поверхностных налетов не очень велик и составляет всего 4.1% (табл. 42).

Таблица 42

Биомасса поверхностных разрастаний

Группы микроорганизмов	Фототрофы	Микромицеты
Биомасса, г/м ²	57.64	2.47
Структура популяций, %	95.9	4.1

Таким образом, вблизи ТЭЦ развиваются полночленные фототрофные микробные комплексы (ФМК), в состав которых входят все группировки почвенных водорослей и цианобактерий. Плотность организмов в ФМК чрезвычайно велика и превосходит показатели численности и биомассы фототрофов при «цветении» почвы. Особенно показателен факт бурной вегетации азотфиксаторов, которые в данном случае явились пионерами заселения исследованного субстрата. Выделение в чистую культуру наиболее многочисленных штаммов ЦБ – один из этапов для биотехнологически-ремедиационного использования данных организмов.

Другой случай массового развития фототрофов – это образование биопленок, в частности, с доминированием *Nostoc commune*.

Уникальность жизненного цикла почвенных водорослей и цианобактерий (синезеленых водорослей) связана с их способностью к массовому размножению на поверхности, которое получило название «цветение» почвы. Впервые факты наземного развития водорослей были описаны в начале XX в. и на целинных, и на пахотных почвах (Рихтер, Орлова, 1928; Feitch, 1907; Bristol-Roach, 1927). Среди наиболее активных колонизаторов пространства уже тогда отмечался *Nostoc commune*. Так, выдающийся отечественный геоботаник Б.А. Келлер (1926) описал любопытный факт, связанный с размножением *Nostoc commune*, при котором происходит своеобразное почкование целых колоний в виде мелких шариков, достигающих диаметром 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 обнаружили и на следующую весну. Налет синезеленых водорослей 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 голыми, бурное размножение фототрофных микроорганизмов проявляется как пароксизма жизни, связанная с короткими периодами обильного увлажнения.

Однако распространение *Nostoc commune* характерно не только для степных районов. Фактически данный вид относится к космополитам, обитающим в любом регионе планеты. Этому во многом способствуют его физиологические особенности. Так, непосредственно в природной обстановке в условиях засухи его корочки содержат всего 1.7% воды. Показано, что при обезвоживании у *N. commune* сохраняется вся организация клетки, происходит гелификация цитоплазмы при полном сохранении жизнеспособности (Генкель, Пронина, 1972). По классификации Э.А. Штиной и М.М. Голлербаха (1976) *N. commune* относится к N-форме,

для которой характерны повышенная световыносливость и засухоустойчивость. При этом *N. commune* способен к быстрому набуханию слизи и удержанию поглощенной воды. Влагоемкость слизи *Nostoc commune* может достигать 1400% (Большев, 1968). Для структурно-функциональной организации микробных популяций в виде биопленок межклеточный слизистый матрикс рассматривается как элемент структуры колоний, играющий роль интегрирующего компонента в обеспечении жизнеспособности и нормального функционирования популяций, представляющие собой полиморфные многоклеточные системы (Sutherland, 1996; Azam et al, 1999; Surette, 2002).

Предполагают, 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 (Баулина, Лобакова, 2003; Dittman et al, 2002; Sutherland, 2002). Гликокаликс (выделяемая цианобактерией 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, обеспечивают 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 (протисты). Следовательно, микробное сообщество с доминированием цианобактерий за счет образования экзополимеров создает нечто вроде ткани (Заварзин, 2003).

Возобновление физиологических функций в таких сообществах происходит очень быстро. Например, азотфиксирующая активность возобновляется через 1–3 ч после увлажнения (Панкратова, 1981).

Выявлена и высокая устойчивость *N. commune* к поллютантам. Показано, что вид способен расти и развиваться при дозах нефти до 10% от массы почвы. Концентрация нефти от 1 до 4% не подавляет рост пленок на поверхности, усиливает интенсивность спорообразования. Частичное изменение морфометрических параметров, подавление роста колоний и образование обильной слизи отмечено при дозах 8 и 10% (Киреева и др., 2003).

Во многом уникальные экологические особенности *N. commune* обусловлены его способностью становиться эдификатором многовидовых альго-цианобактериальных ценозов с богатым спектром гетеротрофных спутников (Закирова, Дубовик, 2006; Закирова и

др., 2006). Однако детальное изучение структурированности автотрофного блока цианобактериальных матов проведено только в отношении водных цианобактериальных биопленок (Заварзин, 1995; 2005). Хотя в условиях прогрессирующего загрязнения почвы именно природные наземные пленки *N. commune* могут сыграть роль биофильтров – поглотителей поллютантов.

Цель работы – изучение в видовом, групповом и количественном аспектах фототрофного и сапротрофного блоков биопленок *N. commune* с выявлением компонентов, наиболее устойчивых к определенным токсикантам.

Методика. Природные корочки *N. commune* собраны в октябре 2006 г. вдоль обочины шоссе на окраине г. Дзержинск Нижегородской области, который является одним из экологически неблагополучных городов России. Изучение альго-цианобактериальной микрофлоры проводили путем прямого микроскопирования в сочетании с методами чашечных и водных культур (Голлербах, Штина, 1969). Численность микрорототрофов и длину грибного мицелия учитывали на мазках методом прямого микроскопирования (Домрачева, 2005). Численность сапротрофных микроорганизмов определяли методом посева на агаризованные селективные среды мясо-пептонный агар (аммонификаторы), Эшби (олигонитрофилы), крахмало-аммиачный агар (актиномицеты) и Чапека (грибы).

При изучении влияния мышьяка на сапротрофный блок хлористый мышьяк (As) в концентрациях 0.01 и 0.001% добавляли в питательную среду. Влияние свинца (Pb) на групповой состав биопленок выявляли в опытах с жидкой безазотистой средой Громова №6, в которую был добавлен свинец в виде ацетата в концентрациях 1, 2, и 8 ммоль/л.

Флористический анализ выявил 23 вида цианобактерий и водорослей, входящих в фототрофный блок природный биопленок *N. commune*, в том числе 14 видов цианобактерий (ЦБ), семь – зеленых водорослей и два вида желтозеленых (табл. 43).

Аналогичные исследования, проведенные в Республике Башкортостан (Закирова и др., 2006), выявили до 27 видов фототрофов в биопленках *N. commune*. Общими были следующие: *Phormidium autumnale*, *Clorella vulgaris*, *Chlamydomonas gloeogama*, *Eustigmatos magna*. Кардинальные различия заключаются в отсутствии в степных биопленках других азотфиксирующих ЦБ, помимо *N. commune*. В то же время в изученных нами биопленках не обнаружены диатомовые водоросли и гораздо беднее представительство зеленых водорослей. Хотя общее видовое обилие близко в обоих случаях (23 и 27 видов фототрофов), в степных пленках доминируют представители Chlorophyta – 13, структурированность биопленок умеренной зоны определяется цианобактериями – 14.

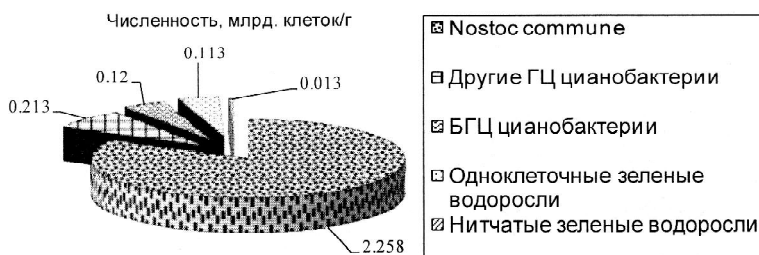
Таблица 43

Видовой состав фототрофов биопленок *Nostoc commune*

Группы фототрофов	Виды
Азот фиксирующие гетероцистные (ГЦ) цианобактерии	1. <i>Nostoc commune</i>
	2. <i>Nostoc punctiforme</i>
	3. <i>Tolypothrix tenuis</i>
	4. <i>Calothrix elenkinii</i>
	5. <i>Microchaete tenera</i>
Безгетероцистные (БГЦ) цианобактерии	6. <i>Phormidium autumnale</i>
	7. <i>Ph. boryanum</i>
	8. <i>Ph. formosum</i>
	9. <i>Leptolyngbya frigidum</i>
	10. <i>L. fragilis</i>
	11. <i>L. foveolarum</i>
	12. <i>L. angustissima</i>
	13. <i>Oscillatoria sp.</i>
	14. <i>Oscillatoria sp.</i>
Одноклеточные зеленые водоросли	15. <i>Clrella vulgaris</i>
	16. <i>Chlamydomonas gloeogama</i>
	17. <i>Clorococcum sp.</i>
	18. <i>Coenocystis planctonica</i>
Нитчатые зеленые водоросли	19. <i>Stichococcus bacillaris</i>
	20. <i>Klebsormidium flaccidum</i>
	21. <i>Kleb. rivulare</i>
Желтозеленые водоросли	22. <i>Characiopsis minima</i>
	23. <i>Eustigmatos magna</i>

Результаты по численности фототрофных и сапротрофных микроорганизмов в пересчете на 1 г воздушно-сухих корочек *N. commune* представлены на рис. 37, 38.

Как видно по рис. 39, суммарная численность клеток цианобактерий и водорослей в пленке составляет около 3 млрд. на 1 г. При этом на долю эдификатора *Nostoc commune* приходится свыше 80% численности популяций фототрофов. Вклад водорослей невелик – 4.63%. Обильна сапротрофная микрофлора (свыше 5 млн.

Рис. 37. Групповой состав фототрофного комплекса *Nostoc commune*.

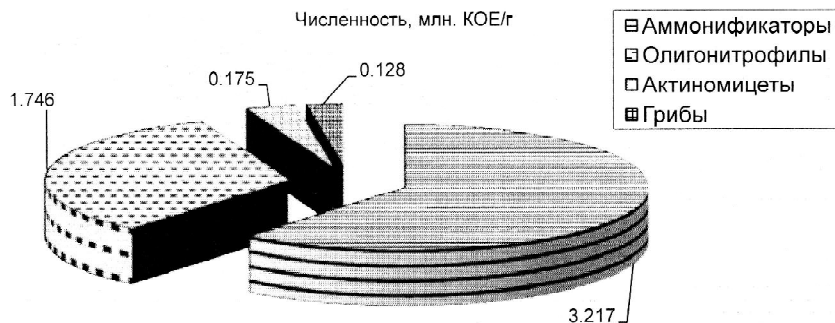


Рис. 38. Групповой состав сапротрофного комплекса *Nostoc commune*.

КОЕ/г). Хотя грибы имеют минимальную численность (по результатам количественного учета методом посева на питательные среды), тем не менее, суммарная длина их мицелия составляет 2000 м/г и, следовательно, можно говорить об их существенном вкладе в формирование ностокового ценоза, приобретающего в данном случае структуру лишайниковоподобной «псевдоткани».

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 биопленок *Nostoc commune* оказываются неприемлемыми. Результаты качественного и количественного анализов 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

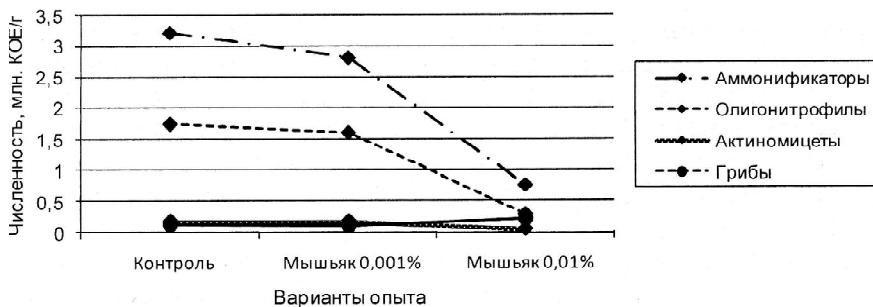


Рис. 39. Изменения состава сапротрофного комплекса *Nostoc commune* под действием мышьяка.

превращаются в биопленки разнообразных оттенков зеленого цвета, в которых в зависимости от наличия в окружающей среде различных соединений может происходить заметное изменение состава как сапротрофного, так и автотрофного блоков (рис. 39, табл. 44).

Среди сапротрофов наиболее устойчивыми являются микромицеты. Их численность прак-

тически не меняется под влиянием мышьяка, тогда как численность бактерий существенно снижается. 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 цианобактерии вплоть до полного их исчезновения при 8 ммоль/л. Визуально при просмотре колб с биопленками явственно заметно их постепенное обесцвечивание от синеваато-зеленых в контроле до белесых с отдельными зелеными вкраплениями при 2 ммоль/л и полностью бесцветных медузоподобных образований при 8 ммоль/л Pb. Микроскопирование этих структур выявляет стерильный, в основном, меланизированный мицелий грибов. Среди наиболее устойчивых фототрофов отмечены только цианобактерии *Tolypothrix tenuis*, *Phormidium boreanum* и *Leptolyngbya foveolarum*.

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

Таким образом, биопленки *Nostoc commune* – многовидовые структурированные сообщества с большой плотностью клеток организмов различных систематических уровней. Связь организмов обеспечивается высоким уровнем физических контактов за счет выделяемой слизи, а также агрегацией вследствие наличия нитчатых (цианобактерии, зеленые водоросли) и мицелиальных (актиномицеты, микромицеты) форм. Среди партнеров подобного консорциума существуют виды, устойчивые к различным неблагоприятным воздействиям. Причины устойчивости имеют разнообразные механизмы, которые обсуждались нами ранее (Domracheva et al, 2006). Совокупность предполагаемых механизмов устойчивости микроорганизмов, входящих в состав биопленок *Nostoc commune*, делает эти уникальные природные комплексы перспективным объектом в разработке методов и технологий биоремедиации техногенно загрязненных почв.

Таблица 44
Изменение видового состава фототрофов биопленок *Nostoc commune* под влиянием свинца

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

Изменение характера «цветения» почвы под влиянием поллютантов. Поверхностные альго-цианобактериальные разрастания городских почв содержат виды, устойчивые к разнообразным поллютантам, поскольку они сумели выжить и размножиться в такой среде. Однако для отработки методов биоиндикации и биотестирования урбаноземов с использованием данной группы организмов необходимы серии модельных опытов, в которых вычлняются из суммарных загрязнителей, действующих в городе, отдельные, наиболее характерные для современных городов. С этой целью мы использовали наземные био пленки.

Существование микрофототрофов в почве протекает в двух фазах – глубинной, при которой водоросли и цианобактерии распространены в толще почвы диффузно, и поверхностной, связанной с формированием поверхностных разрастаний, получивших название «цветение» почвы. В отдельных случаях эти разрастания легко отделяются от субстрата и имеют вид пленок или корочек. При «цветении» почвы возникают тесные классические типы отношений фототрофов с гетеротрофными партнерами на уровне физических, трофических и аллелопатических контактов, во многом сходных с фитоценоотическими. Как правило, количество видов, формирующих наземные альгоценозы, намного меньше их видового пула в почве. На поверхности в зависимости от конкретных условий размножается всего от 10 до 50% видов, выявленных в глубине (Домрачева, 2005). Доминантами «цветения» почвы могут быть представители различных отделов водорослей и цианобактерий (ЦБ). Среди безусловных доминантов-космополитов, формирующих био пленки в любых регионах планеты, выделяется ЦБ *Nostoc commune*, вид способный вступать в многообразные консортивных связей с другими ЦБ, водорослями, бактериями, грибами и беспозвоночными (Штина, Голлербах, 1976; Дубовик, 1995; Патова, 1996; Кузяхметов, 2006; Закирова, 2006). Данные био пленки представляют собой классические, длительно существующие микробные экосистемы с определенным складом трофических отношений и протеканием сезонных (Закирова, 2006) и антропогенных (Киреева и др., 2003; Kondakovaetal, 2008) сукцессий, поэтому представляется реальным использовать био пленки с доминированием *N. commune* для мониторинга состояния почвы в условиях не прекращающегося загрязнения окружающей среды.

Цель данной работы – изучить влияние различных поллютантов на ход альго-цианобактериальных сукцессий и структуру сообществ, формирующихся их био пленок *N. commune*.

Объекты и методы. В работе использовались био пленки с доминированием *N. commune*, собранные в городской среде на почве вдоль обочины дороги. В наших предыдущих исследованиях (Дом-

рачева и др., 2007; Kondakova et al., 2008) было установлено, что они содержат 20 видов фототрофов, в том числе 12 ЦБ и восемь зеленых водорослей. Численность в био пленке составляет около 3 млрд. клеток/г сухой биомассы, а длина грибного мицелия – свыше 2 км/г пленки.

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 поллютантов – в остальных вариантах. В качестве поллютантов были выбраны следующие соединения: пирофосфат натрия (ПФН), который может оказаться в почве в аварийных ситуациях при детоксикации фосфорсодержащих отравляющих веществ, а также соли тяжелых металлов (ТМ), бензин и NaCl, являющиеся основными загрязнителями городских почв. Для ПФН использовали концентрации 0.01 и 0.4 г/л. Измельченные пленки общей массой 0.5 г размещали на поверхности песка. Для ТМ, взятых в виде солей CuSO_4 , $\text{Pb}(\text{CH}_3\text{COO})_2$, $\text{Zn}(\text{CH}_3\text{COO})_2$, концентрация рассчитывалась, исходя из 5 ПДК для почвы, бензин и NaCl вносили в дозе, соответствующей 5% от массы песка. Сухие растертые в ступке био пленки массой 0.25 г смешивали со всей массой песка. На выровненную поверхность песка в каждую чашку раскладывали по семь покровных стекол. Опыты были заложены в трехкратной повторности. Опыт снимали через 2.5 мес. после его закладки при появлении заметных налетов на поверхности песка. Видовое определение альгофлоры, а также количественный учет альго- и микофлоры вели прямым микроскопическим методом. Наблюдения за ходом аутогенных сукцессий альгоценозов, развивающихся из природных био пленок, проводили через 3 и 5.5 мес. после постановки опыта.

Влияние пирофосфата натрия на развитие альгоценозов. Визуальное определение площади «цветения» и подсчет материнских колоний, которые развились на старых био пленках, показали, что под влиянием ПФН интенсивность «цветения» несколько снижена (табл. 45).

Прямое микроскопическое изучение поверхностных разрастаний показало, что эффект воздействия ПФН определяется его концентрацией: малая доза (0.01 г/л) стимулирует размножение фототрофов, в первую очередь, безгетероцистные формы ЦБ, а при большой (0.4 г/л) – прак-

Таблица 45
Влияние пирофосфата натрия на интенсивность «цветения» песка

Вариант	Площадь «цветения», %	Количество дочерних колоний
Контроль	80	40
ПФН 0.01 г/л	60	40
ПФН 0.4 г/л	40	15

тически не меняется плотность клеток фототрофов по сравнению с контролем (табл. 46), хотя общее количество сохраняется за счет перераспределения плотности клеток различных группировок.

Избирательность стимулирующего эффекта ПФН особенно очевидна при рассмотрении структуры фототрофных сообществ (табл. 48). Наиболее чувствительными к данному соединению оказываются гетероцистные 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. 47).

Подобный выход на лидирующие позиции безгетероцистных ЦБ при загрязнении почвы неоднократно отмечался нами ранее для природных почвенных альгоценозов (Domracheva et al., 2007).

Таблица 46

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

Вариант	Водоросли	Цианобактерии		Всего фототрофов
		безгетероцистные	гетероцистные	
Контроль	65.5	3567.5	2949.7	6942.7
ПФН 0.01 г/л	297.9	9390.0	6833.0	16520.9
ПФН 0.4 г/л	92.5	4375.0	684.7	5159.2

Таблица 47

Влияние пирофосфата натрия на структуру фототрофных сообществ, %

Вариант	Водоросли	Цианобактерии	
		безгетероцистные	гетероцистные
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

Таблица 48

Влияние пирофосфата натрия на микокомплексы поверхностных разрастаний

Вариант	Длина мицелия, м/см ²	Доля мицелия, %	
		окрашенного	бесцветного
Контроль	41.2	19.4	80.6
ПФН 0.01 г/л	67.6	65.8	44.2
ПФН 0.4 г/л	122.0	77.1	22.9

Под влиянием ПФН меняются также количественные и структурные показатели популяций микромицетов (табл. 48).

В отличие от популяций фототрофов, интенсивность развития микромицетов возрастает по мере увеличения концентрации ПФН с одновременным усилением вклада грибов с темноокрашенным (меланизированным) мицелием, что однозначно указывает на загрязнение среды (Терехова, 2006; Domracheva et al., 2007).

Таким образом, пиродифосфат натрия выступает как регулятор структуры и плотности популяций фототрофов и микромицетов с акцентированием развития безгетероцистных цианобактерий и темноокрашенных форм микромицетов.

Влияние городских поллютантов на сукцессии альгоценозов. Как показал анализ группового состава и численности исследуемых микробных группировок, все испытуемые соединения являются токсикантами по отношению к фототрофам, угнетая развитие как водорослей, так и ЦБ (табл. 49). По отношению к водорослям в первый срок наблюдений наиболее токсичны цинк, медь, поваренная соль. 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 фототрофы, 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

Таблица 49

Влияние поллютантов на структуру альго-микологических сообществ (время экспозиции – 3 мес., матричная основа – биоопленки с доминированием *Nostoc commune*)

Вариант	Фототрофы, клеток/см ²		Длина мицелия, мм/см ²		
	Водоросли	Цианобактерии	окрашенного	бесцветного	суммарного
Контроль	200	486425	10.1	7.5	17.6
Бензин	208	825	23.7	2.4	26.1
Свинец	156	40	4.0	2.4	6.4
Медь	0	0	4.0	8.9	12.9
Цинк	0	0	16.4	1.2	17.6
Хлорид натрия	0	0	2.1	0.9	3.0

их численность достигала свыше 3000 клеток/см². Чрезвычайно разнообразной оказалась микроморфология этих клеток. Так, выявлены 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 биопленок, тем более, что при посеве на стандартные питательные среды дрожжи не были обнаружены, так же, 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 их роста. Кроме того, цинк сильно влияет на образование пигментов грибами, например, меланина (Беккер, 1963).

Через 5.5 мес. в структуре альго-микологических комплексов произошли существенные изменения (табл. 50). Полное ингибирование наземного развития микроорганизмов по-прежнему вызывал NaCl. Продолжалось стремительное размножение дрожжей в варианте с цинком, численность которых достигла 16000 клеток/см². В целом в ходе сукцессии происходит возрастание обилия особей в поверхностных разрастаниях, что свидетельствует о снижении токсичности поллютантов в замкнутой системе.

Изменение структуры альго-микологических сообществ под влиянием различных загрязняющих веществ 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. 51). В контроле в количественном плане наблюдаются пре-

Таблица 50

**Влияние поллютантов на структуру альго-микологических сообществ
(время экспозиции – 5.5 мес.)**

Вариант	Фототрофы, клеток/см ²		Длина мицелия, мм/см ²		
	Водоросли	Цианобактерии	бесцветного	окрашенного	суммарного
Контроль	23325	13855000	59.0	9.0	68.0
Бензин	7325	190000	10.6	52.8	63.4
Свинец	8150	1411750	7.0	31.0	38.0
Медь	58	282	10.0	12.0	22.0
Цинк	17	0	0.4	918.0	918.4
NaCl	0	0	0	0	0

Таблица 51

Изменение структуры поверхностных микробных комплексов 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	0.1	99.1

обладание ЦБ над водорослями, такое же, как в материнской биопленке (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. И снова можно вычленить 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*, *Phormidium boryanum*, *Phormidium uncinatum*, *Leptolyngbya foveolarum*, доминантами среди зеленых водорослей являются *Chlorella vulgaris*, *Bractecoccus minor*, *Sticococcus shodatii*.

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

В ходе экспериментальных исследований установлено, что из единого первоначального пула клеток биопленок *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: и пирофосфат натрия (ПФН), и городские 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 безгетероцистных форм.

Отмечена специфичность действия цинка, связанная с массовым размножением дрожжей и ингибированием развития ЦБ.

Выявлены виды фототрофов, устойчивые к действию поллютантов, которые могут быть основой для получения биоремедиационных препаратов.

Глава 5 МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ К РАЗРАБОТКЕ ПРОГРАММЫ И СОЗДАНИЮ ПОДСИСТЕМЫ БИОЛОГИЧЕСКОГО МОНИТОРИНГА ФОНОВЫХ И ТЕХНОГЕННЫХ ТЕРРИТОРИЙ

Общие положения, программа и структура биологического мониторинга. Важнейшей составной частью экологического мониторинга окружающей природной среды является мониторинг растительного и животного мира – система наблюдений, оценки и прогноза изменений в биотических компонентах природного комплекса, вызванных факторами антропогенного происхождения, реализация которой обеспечивается в соответствии с разработанной программой.

Программа биологического мониторинга разрабатывается с целью организации системы наблюдений, контроля и прогнозирования состояния окружающей природной среды на исследуемой территории. Данная программа должна предусматривать организацию биологического мониторинга компонентов природной среды по определенному перечню показателей, контролируемых в одно и то же время, на одних и тех же участках исследуемой территории. Она реализуется на постоянной основе за два-три года до начала строительства и функционирования объекта, и в дальнейшем на установленных участках фона биологический мониторинг проводится по той же системе показателей, что и подсистема биологического мониторинга в рамках государственного экологического мониторинга. Целесообразность проведения фонового биологического мониторинга заключается в том, что появляется возможность сравнивать полученные результаты исследований с фоном и выявлять изменения в природных средах и состоянии природных объектов под воздействием конкретного источника загрязнения. После завершения деятельности предприятия состояние природных сред и объектов также сравнивается с показателями фона.

Программа биологического мониторинга исследуемой территории должна обеспечивать возможность получения достоверной информации в условиях наличия большого количества случайных факторов, влияющих на распространение загрязняющих веществ

в природных средах. Оптимальная стратегия биологического мониторинга основана на сочетании методов наблюдений за состоянием природного комплекса с обоснованными показателями количественного химического и экотоксикологического анализов.

Если программа биологического мониторинга разрабатывается как подсистема регионального государственного экологического мониторинга или как подсистема экологического мониторинга особо опасного производственного объекта, то данный документ согласовывается и утверждается Управлением «Росприроднадзор» субъекта РФ и Управлением по охране окружающей среды и природопользованию региона. В таком случае программа биологического мониторинга входит в состав программы государственного экологического мониторинга и является единым документом для всех участников его реализации.

Программа биологического мониторинга компонентов природной среды должна включать проведение мониторинга природных сред и природных объектов (рис. 40).



Рис. 40. Структурная схема биологического мониторинга.

Мониторинг растительного и животного мира включает изучение состояния лесных, луговых, водных биоценозов и агроценозов. Схема данного мониторинга представлена на рис. 41.

Программа биологического мониторинга должна разрабатываться во исполнение требований следующих нормативно-правовых и законодательных актов в области охраны окружающей среды:

Федеральный закон Российской Федерации «Об охране окружающей среды» от 10 января 2002 г.



«Положение об организации и осуществлении государственного мониторинга окружающей среды (государственного экологического мониторинга)», Постановление Правительства РФ от 31 марта 2003, № 177.

Федеральный закон Российской Федерации «Об охране атмосферного воздуха» от 22 апреля 1999 г.

Федеральный закон Российской Федерации «Об отходах производства и потребления» от 24 июня 1998 г.

ГОСТ 17.2.3.01-86. Охрана природы. Атмосфера. Правила контроля качества воздуха населенных пунктов.

ГОСТ 17.1.5.05-85. Охрана природы. Гидросфера. Общие требования к отбору проб поверхностных и морских вод, льда и атмосферных осадков.

ГОСТ 17.1.5.01-80. Охрана природы. Гидросфера. Общие требования к отбору проб донных отложений водных объектов для анализа на загрязненность.

ГОСТ 51293-02 Вода. Общие требования к отбору проб.

Рег. № ИСО 7828-85. Качество воды. Методы биологического отбора проб. Руководство по отбору проб водных бентосных, макробеспозвоночных с помощью сетки.

ГОСТ 17.4.2.03-86 (СТ СЭВ 5299-85). Охрана природы. Почва. Паспорт почв.

ГОСТ 28168-89. Охрана природы. Почва. Отбор проб.

ГОСТ 17.4.4.02-84. Охрана природы. Почвы. Методы отбора и подготовки проб для химического, бактериологического, гельминтологического анализа.

Методические рекомендации по выполнению оценки качества среды по состоянию живых существ / Утв. Росэкология 16.10.2003, № 460-р.

ГОСТ Р ИСО 14050-99. «Управление окружающей средой. Словарь».

ГОСТ Р ИСО 14040-99. «Управление окружающей средой. Оценка жизненного цикла. Принципы и структура».

ГОСТ Р ИСО 14001-98. «Системы управления окружающей средой. Требования и руководство по применению».

ГОСТ Р ИСО 14004-98. «Системы управления окружающей средой. Общие руководящие указания по принципам, системам и средствам обеспечения функционирования».

МР 18.1.04-2003. «Методические рекомендации. Система контроля качества результатов анализа проб объектов окружающей среды».

Программа биологического мониторинга регламентирует основы деятельности в области ведения биологического мониторинга в рамках государственного экологического мониторинга территории региона или территории в районе зоны защитных мероприятий действующего предприятия.

В программу биологического мониторинга исследуемой территории входят перечни показателей и планы-графики:

– наблюдений за экологическим состоянием растительного и животного мира;

– оценки состояния различных природных сред (атмосферного воздуха, почв, поверхностных и подземных вод, донных отложений) с использованием методов биоиндикации и биотестирования.

Биомониторинг изучает реакции (отклик) живых организмов и экосистем на воздействие антропогенных факторов (в том числе техногенное загрязнение воздуха, почв, поверхностных и подземных вод). Методами биоиндикации обнаруживается присутствие в окружающей среде токсичных загрязнителей по наличию или состоянию определенных организмов, наиболее чувствительных к изменению экологической обстановки, т.е. на основе реакций

живых организмов и их сообществ выявляются биологически значимые антропогенные нагрузки. Применение биологических методов для оценки экологического состояния природных сред и объектов подразумевает выделение видов животных или растений, чутко реагирующих на тот или иной тип воздействия. Методами биоиндикации с использованием подходящих индикаторных организмов осуществляется качественная (без определения степени загрязнения) и количественная оценка эффекта влияния природных и антропогенных факторов на окружающую среду. Биомониторинг делает возможной прямую оценку качества среды и является первым уровнем изучения благополучия природных экосистем.

Использование биологических методов для оценки и прогноза различных изменений в природном комплексе, вызванных факторами техногенного загрязнения в процессе деятельности высоко опасных промышленных объектов, крайне актуально и необходимо с целью разработки систем раннего оповещения, диагностики и прогнозирования.

По биоиндикационным признакам можно выявить экологические нарушения при низких уровнях загрязнения, когда еще нет серьезной опасности для здоровья населения и принять меры для предотвращения дальнейшего поступления загрязнителей в окружающую природную среду, это позволяет исключить необратимые изменения в экосистемах и сохранить здоровье человека.

Программа биологического мониторинга как составная часть программы государственного экологического мониторинга окружающей среды устанавливает требования к проведению государственного экологического мониторинга компонентов природной среды, растительного и животного мира в зоне влияния промышленного объекта.

Программа проведения биомониторинга включает шесть видов мониторинга компонентов природной среды: растительности, животного мира, атмосферного воздуха, почв, природных поверхностных, грунтовых вод и водных экосистем и донных отложений.

Программа биомониторинга устанавливает требования к методам, правилам и периодичности пробоотбора, организации наблюдений, анализу и оценке полученных данных, сопоставлению данных биомониторинга с результатами химико-аналитических измерений с целью комплексной оценки экологического состояния природных сред и объектов.

Общие требования к организации и проведению биологического мониторинга:

1. В ходе биологического мониторинга должны проводиться комплексные наблюдения за экологическим состоянием компонентов природной среды – растительностью, животным миром, ат-

мосферным воздухом, почвой, поверхностными водами и донными отложениями.

2. В процессе организации биологического мониторинга должны решаться следующие задачи:

– проведение оценки состояния биотических компонентов природной среды в зоне потенциального влияния промышленного объекта, выявление отклонений от нормы (фоновое состояние) на разных уровнях организации живого (ценотическом, популяционном, организменном, клеточном и субклеточном);

– сопоставление результатов биологических наблюдений с данными химико-аналитического мониторинга и экотоксикологического анализа;

– выявление наличия либо отсутствия связи обнаруженных отклонений состояния объектов растительного и животного мира с производственной деятельностью предприятия;

– составление прогноза развития экологической ситуации.

3. Программа биологического мониторинга должна содержать:

– программу полевых эколого-биологических исследований;

– регламент пробоотбора для биоиндикации;

– карту-схему района исследования с ключевыми участками, учетными маршрутами и точками пробоотбора;

– планы-графики биологического мониторинга растительности, животного мира, биоиндикации атмосферного воздуха, почв, поверхностных вод, донных отложений;

– формы представления информации по результатам биомониторинга;

– перечень методик биоиндикации;

– требования к пробоотбору и проведению эколого-биологических исследований компонентов природной среды.

4. Приоритетными критериями, применяемыми в оценке состояния растительного и животного мира, являются: изменение численности, биомассы, видового разнообразия, структурно-функциональных показателей сообществ, других наблюдаемых показателей в соответствии с конкретными методиками.

5. Биологические исследования проводятся по совокупности биоиндикаторов (выбранных представительных биологических объектов), и при обнаружении отклонений от фонового состояния выполняется детальный экотоксикологический и количественный химический анализ с целью идентификации загрязняющих веществ по полному, согласованному для данного промышленного предприятия перечню.

6. Подсистема биологического мониторинга должна обеспечивать решение поставленных выше задач на основе полевых и камеральных биологических исследований.

7. Подсистема биологического мониторинга промышленного объекта должна функционировать совместно с системой химико-аналитического и токсикологического контроля.

8. Анализ и оценку влияния предприятия на состояние объектов растительного и животного мира следует проводить с учетом данных химико-аналитического и экотоксикологического мониторинга. Результаты, полученные в ходе биомониторинга, должны оформляться в виде экопаспортов участков экологического мониторинга.

9. Визуализируемая информация включает карту местности с нанесенной на нее системой участков биомониторинга и точек пробоотбора. Отображение результатов исследований предусматривается в виде построения графиков и диаграмм, отражающих тенденцию (тренд) изменения экологического состояния за период наблюдений, а также отображение полей (зон) с различной степенью техногенного токсического воздействия.

10. Функционирование подсистемы биологического мониторинга осуществляется в двух основных режимах:

– в штатном режиме биологический мониторинг проводится на основании согласованных планов-графиков;

– при вводе в эксплуатацию новых технологических линий, при выявлении превышения предприятием установленных нормативов или при возможном наступлении нештатных ситуаций, биологический мониторинг на территории санитарно-защитной зоны и зоны защитных мероприятий проводится по конкретным заданиям (на основании предписаний) территориального органа Росприроднадзора, Ростехнадзора или Департамента экологии и природопользования региона.

В этом случае предусматривается передача исполнителю предписывающего документа, на основании которого проводятся исследования. Результаты выполненных работ, оформленные по установленным формам, передаются заказчику.

Система программных наблюдений биоты. Использование растительных объектов для целей биомониторинга объясняется спецификой самих растений, а также биосферной ролью растительного покрова. В виду подвижного образа жизни животных растения более доступны для наблюдения и проведения экспериментов в полевых условиях. Они являются связующим звеном между абиотическими компонентами экосистем и остальными организмами. Поэтому растения первыми испытывают нарушения от загрязнения всех природных сред – атмосферы, почвы, воды, чем и объясняется их повышенная чувствительность к антропогенному загрязнению. Растительность как первичное звено пищевых цепей большинства наземных сообществ организмов играет реша-

ющую роль в структурно-функциональной организации экосистем; фитоценозы вносят также основной вклад в функционирование всей биосферы. Поэтому разрушение растительного покрова на больших площадях опасно серьезной дестабилизацией окружающей среды и разрушением условий жизни других организмов. Отмеченные обстоятельства определяют высокую индикаторную и буферную роль растительного покрова при разных формах антропогенной трансформации экосистем. В связи с этим крайне важно обнаружение и определение биологически значимых антропогенных нагрузок на основе реакции на них живых организмов и их сообществ (Криволуцкий и др., 1987).

К числу информативных параметров наземного фитоценоза по реакции на антропогенное воздействие относятся: видовой (флористический) состав, который реагирует практически на все формы антропогенных влияний (физические, химические, биологические) как в случае прямого, так и косвенного воздействия (Снакин и др., 1992); проективное покрытие доминирующих видов, реагирующее на механические нарушения фитоценоза, химические воздействия (через изменение жизненного состояния видовых популяций), биологические факторы (Ипатов и др., 1966) (ориентировочно определено, что пороговое значение данного параметра составляет примерно 2/3 от нормы (Быков, 1952); спектр жизненных форм растений фитоценоза (Серебряков, 1964). В качестве параметра состояния фитоценоза может быть использован спектр экобиоморфологических групп (Корчагин, 1976). Он реагирует на факторы, вызывающие изменение экотопа (выпас, рубки, сенокосение, режим заповедности, рекреация, техногенные воздействия, подтопление или осушение, химические воздействия); аспективность (ритмологическая характеристика фитоценоза) (Бейдеман, 1954; Уиттекер, 1980), параметр реагирует на все антропогенные воздействия; возрастной спектр ценопопуляций доминирующих видов растений, который отражает представительство конкретного вида в фитоценозе, параметр реагирует на разные антропогенные факторы (выпас, рубки, техногенные влияния) в случае прямого и опосредованного (через изменение экотопа) воздействия (Заугольнова, 1988; Павлов, 1990).

К наиболее простым и доступным методам оценки состояния растительности относится индикация по морфологическим признакам. Этот подход к использованию методов биоиндикации в системе экологического мониторинга в течение многих лет апробировался в работах специалистов Центра экологической политики России (г. Москва) и показал высокую эффективность при выполнении оценки экологического состояния окружающей среды в ряде регионов России (Самарская, Брянская, Астраханская, Ка-

лужская области, Чувашская Республика) и стран СНГ. Методы интегральной биологической оценки состояния окружающей среды были использованы для характеристики района размещения крупного центра военно-химической промышленности в г. Чапаевск Самарской области. Интегральная оценка состояния древесных и травянистых растений проводилась по морфологическим и физиологическим признакам, а животных – по морфологическим, цитогенетическим, иммунологическим и физиологическим (Захаров, 2000; Захаров и др., 2000).

На основе анализа имеющихся научных данных, а также полученных нами материалов исследования окружающей природной среды, отработки методов биоиндикации и биотестирования по оценке состояния лесных, луговых, водных, наземных фитоценозов, предлагается биологический мониторинг фоновых и техногенных территорий проводить по комплексу информативных показателей.

Лесные фитоценозы рекомендуется изучать по ярусам – древесной, подлесок, травянисто-кустарничковый, почвенный покров по следующему перечню показателей:

- видовой состав – число видов, их ценотическая приуроченность, редкие и охраняемые виды, виды-антропофиты; жизненное (санитарное) состояние растений – по видам каждого яруса;

- косвенные показатели жизненного состояния – высота растений, их фенологическое состояние, повреждение болезнями и вредителями, толщина живого и мертвого слоя мхов, бонитет древостоя;

- дополнительные показатели жизненного состояния – класс дехлоризации (сосна), класс дефолиации (сосна), показатели состояния хвои сосны, развития побегов, нарушения органогенеза, репродуктивных органов;

- характеристика физиологических процессов: дыхание, фотосинтез, активность пероксидазы;

- возрастные спектры ценопопуляций деревьев;

- структура фитоценозов – проективное покрытие (по ярусам и структурно-функциональным группам);

- обилие видов по ярусам;

- фитомасса;

- лишеноиндикация (эпифиты сосны) – видовое разнообразие, видовая насыщенность, соотношение морфологических групп, встречаемость разных видов, проективное покрытие, высота поднятия по стволу, состояние слоевища;

- содержание элементов в золе и соке растений: мхи *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, хвоя сосны – фосфор (ГОСТ 26657-85), азот (ГОСТ 50466-93), нитраты (ГОСТ Р 50465-93), нитриты

(ГОСТ Р 50465-93), марганец (ГОСТ 27997-88), железо (ГОСТ 27998-88, МУ ГКСЭН), свинец (МУ ГКСЭН, МУ ЦИНАО), кальций (ГОСТ 26570-85).

Изучение состояния **луговых фитоценозов** целесообразно проводить по комплексу следующих показателей:

- видовой состав сообщества;
- фенологическое состояние растений, аспективность;
- жизненное состояние и степень повреждения болезнями и вредителями;
- нарушение репродуктивных органов (качество пыльцы клевера лугового, чины луговой, зверобоя продырявленного, одуванчика лекарственного);
- характеристика физиологических процессов – дыхание, фотосинтез;
- активность пероксидазы;
- возрастные спектры ценопопуляций доминантов;
- структура фитоценозов – обилие и проективное покрытие видов растений фитоценоза, запасы (биомасса) надземной части травостоя и структурно-функциональных его частей (злаков, разнотравья, по морфотипам, экогруппам и т.д.);
- состав структурно-функциональных групп (соотношение по числу видов, проективному покрытию, биомассе), морфотипов растений, экологических групп, индикаторов хозяйственного состояния;
- луговая дернина – степень задернения (доля от общей площади фитоценоза), мощность (толщина), связность (прочность), характер задернения (осоковое, злаковое, плотно-, рыхлокустовое, корневищное);
- содержание химических элементов в золе и соке растений.

В качестве индикационного признака стабильности развития растений могут быть использованы показатели флуктуирующей асимметрии билатеральных морфологических признаков (Захаров, 2000).

Оценку состояния ландшафта целесообразно делать с использованием показателей: доля лесов от общей площади земель, площадь усохших лесов, в том числе хвойных и лиственных, площадь погибших лесных культур; данные по динамике трансформации ландшафтных единиц территории – скорость изменения видового состава экосистем (индекс Симпсона), скорость смены доминирующих и индикаторных видов, скорость изменения запасов древесины, скорость трансформации площадей ландшафтных объектов.

По структурно-функциональным показателям состояния биоценозов (экосистем) определяется их устойчивость. Основными

показателями устойчивости биогеоценоза являются: запас живой биомассы; скорость разложения органического вещества (опадо-подстилочный коэффициент). Максимальной устойчивостью обладают биогеоценозы, имеющие максимальные значения фитомассы. Наивысшие значения опадо-подстилочного коэффициента характеризуют наименее устойчивые экосистемы (болот, тундр, заболоченных лесов).

Для оценки деградации экосистем целесообразно использовать коэффициент интегральной сохранности биогеоценозов (Степанов, Черненькова, 1987; Черненькова, 2000). Коэффициент подсчитывается путем вычисления среднего арифметического всех параметров компонентов биогеоценоза с предварительным нормированием каждого показателя.

Оценку состояния наземных зооценозов рекомендуется проводить по следующим показателям: почвенной мезофауне, орнитофауне, мелким млекопитающим, земноводным и охотничьим животным. В отличие от мониторинга растительности, отслеживаемые показатели состояния животного мира более изменчивы и в пространственном, и во временном отношении. Ввиду этого в программу мониторинга животных целесообразно включать меньшее количество показателей по сравнению с мониторингом растительности, но отслеживать их ежегодно.

Для оценки состояния фауны подбираются группы животных, реагирующих на специфические и неспецифические воздействия (Садыков и др., 1985; Бутовский, 1990; Воробейчик, 1990). Для биоиндикационных исследований зооценозов под действием антропогенных факторов рекомендуется три наиболее изученных и простых в применении показателя состояния зоокомпонентов биогеоценоза – трофическая структура, видовое разнообразие и плотность популяции (Снакин и др., 1992; Захаров и др., 2000).

Трофическая структура в ненарушенной экосистеме более или менее постоянна; при антропогенных трансформациях экосистем это соотношение нарушается; всегда снижается относительное обилие зоо- и сапрофагов и возрастает относительное обилие фитофагов (Бутовский, 1990; Козлов, 1991). Предложено считать пороговым значением антропогенного фактора нагрузку, вызывающую изменение удельной массы одной из трех указанных групп на 20%, а критическим – на 50. Пороговым значением антропогенной нагрузки следует считать снижение *видового разнообразия* на 5%, а критическим – на 10 (Straalen, 1990).

Плотность популяций видов-индикаторов – важнейший показатель состояния экосистемы, высокочувствительный к основным антропогенным факторам. В результате антропогенного воздействия плотность популяций отрицательных видов-индикаторов

будет снижаться (например, жужелиц в зонах химического загрязнения), а положительных – возрастать (например, тлей в тех же зонах). Достаточная изученность отдельных популяций позволяет подобрать специфические виды-индикаторы практически на все типы антропогенных воздействий.

Кроме отмеченных выше показателей можно использовать также ряд других информативных признаков: *структуру сообщества, соотношение полов, дифференциальную смертность в онтогенезе.*

Животные, используемые в качестве биоиндикаторов химического загрязнения, должны обладать высокой чувствительностью к изучаемому фактору, интенсивным обменом веществ, большой продолжительностью жизни и интенсивным размножением, высокой численностью, а также иметь оседлый образ жизни, малый индивидуальный участок обитания, постоянный контакт с изучаемым антропогенным фактором.

Численное соотношение разных групп видов более показательно, чем численность данного вида. Информативными показателями состояния зооценоза являются видовой состав мелких млекопитающих (мышевидных грызунов и мелких насекомоядных), данные по их обилию в типичных станциях. Особенно это касается соотношения в выборках таких видов, как бурозубка и рыжая полевка, реагирующих на загрязнение среды различными поллютантами.

В качестве информативных показателей мониторинга орнитофауны могут быть: видовое разнообразие и обилие птиц, обилие видов-синантропов, разнообразие насекомоядных птиц, гибель кладок, выживаемость молодняка.

Из охотничьих животных в качестве биоиндикатора может использоваться крот – представитель почвенной фауны. При наличии миграции поллютантов по трофическим цепям и наблюдающейся их аккумуляции в объектах питания крота интенсивность его размножения будет напрямую зависеть от возможного воздействия вещества-загрязнителя. Для анализа и выявления возможного воздействия рекомендуется использовать показатели обилия крота в однотипных местообитаниях, расположенных на разном удалении от техногенного объекта.

Перспективными для биоиндикации возможного техногенного воздействия на компоненты наземных экосистем являются животные-амфибионты (лягушки, тритоны), на которых загрязнение среды оказывает интенсивное воздействие на разных стадиях их индивидуального развития (Завьялов, 1995; Шляхтин и др., 1995; Конешова, 1996). Загрязнение водоемов (в том числе временных, образующихся в весенний период за счет поверхностного

стока) приводит к частичной гибели их кладок, снижению выживаемости молодых особей, а при интенсивном загрязнении – к морфологическим патологиям.

Для контроля состояния зооценоза информативны показатели по изучению обилия видов макро-, мезо- и микрофауны, биомассы мезофауны, представителей почвенной фауны, которые составляют 95% всех видов, входящих в наземный зооценоз (Фасулати, 1971; Гиляров, 1987; Рысс, 1988).

Почвенную мезофауну следует анализировать на уровне сообществ. Традиционными показателями являются: общая плотность населения (биомасса), видовое (групповое) разнообразие, параметры таксономической и трофической структуры (доля дождевых червей, сапрофагов, зоофагов и т.д.), вертикальное распределение, доля эвритоппных видов. Наиболее чувствительной группой оказываются *дождевые черви* и другие крупные сапрофаги. Ответными реакциями населения почвенных беспозвоночных на разные виды загрязнения являются: уменьшение общего обилия (плотности особей и биомассы); снижение таксономического разнообразия; возрастание роли эвритоппных видов; увеличение пространственной неоднородности и смещение плотности в более нижние почвенные горизонты; изменение трофической структуры в сторону уменьшения доли сапрофагов и увеличения доли фитофагов.

Для характеристики **состояния водных экосистем** целесообразно изучать гидрофизические и гидрохимические показатели воды как среды обитания (общая минерализация и ионный состав, прозрачность, кислородный режим, рН, содержание нитрат- и фосфат-ионов, электропроводность); степень токсичности (оценка уровня накопления соединений мышьяка и фтора в организмах гидробионтов); делать оценку состояния водных экосистем по индексу сапробности по Сладечку или Ватанабе, индексу видового разнообразия, величине биологического потребления кислорода, валовой продукции фитопланктона.

Для оценки гомеостаза в качестве дополнительных показателей могут быть использованы морфологические признаки, характерные для каждого объекта исследования.

Наблюдения за состоянием экосистем и их компонентов должны осуществляться в течение ряда лет, чтобы отделить естественные изменения (свойственные экосистеме и вызванные как внутренними факторами, так и климатическими и др.) от нарушений, вызванных воздействием факторов антропогенной природы.

Выбор параметров изучения экосистем для целей мониторинга должен проводиться по принципу максимально полного описания процессов в экосистеме. При практической невыполнимости полного объема работ для характеристики всех показателей струк-

турно-функционального состояния биогеоценоза можно ограничиться наиболее информативными.

Наиболее чувствительной к антропогенным воздействиям является биотическая составляющая экосистем. Главную роль играет растительность, изменчивость показателей состояния которой соответствует изменениям всей экосистемы.

В оценке состояния биотического компонента экосистемы предлагается в соответствии с работами К.А. Куркина (1980) и В.Д. Лопатина (1988) использовать структурно-функциональные характеристики, отражающие процессы создания, использования, разрушения и остаточного накопления в экосистемах биологической продукции различных категорий (первичной, вторичной, остаточной, мертвой) и некоторые этапы круговорота веществ, вовлеченных в биологические циклы (общие методические указания по изучению экосистем). Часть показателей состояния экосистемы, определяемых для целей мониторинга, следует отнести к исходным характеристикам (Снакин, 1992).

Для оценки состояния экосистем целесообразно изучать: запас живой биомассы (фито-, зоо- и микробомассы) – в абсолютном выражении и по соотношению групп организмов (или их частей); запас мертвого органического вещества; интегральную характеристику структуры органического вещества (соотношение запасов гумуса, фито-, зоо- и биомассы организмов (по формуле органического вещества экосистемы А.А. Титлянова (1983); величину первичной и вторичной продуктивности (соотношение этих величин является показателем текущего функционирования экосистемы); опад – количество ежегодно отмирающих частей растений (наземных и подземных); истинный прирост, скорость воспроизводства органического вещества, скорость общего оборота органического вещества, скорость деструктивных процессов – опадоподстильный коэффициент. Кроме того, необходимо отслеживать показатели содержания химических элементов в органическом веществе – годовое потребление химических элементов; годичный возврат с опадом; накопление в фитоценозе (Родин, Базилевич, 1965; Исаков и др., 1986). Для количественной сравнительной оценки степени нарушенности экосистем можно использовать коэффициент интегральной сохранности биогеоценозов (Степанов, Черненко, 1987). Все показатели состояния экосистем необходимо сопоставлять с фоновыми данными.

Аналогичный подход с подразделением на неоднозначные группы признаков – «основные» и «коррелятивные» – предлагается в виде системы конкретных индикаторных признаков – показателей состояния экосистемы (Воробейчик и др., 1994).

«Основные переменные» отражают роль компонента в круговороте вещества-энергии, в поддержании устойчивости экосистемы и определяют вклад в функционирование экосистем более высокого ранга. Этими показателями определяется также социально-экономическая значимость экосистем. К коррелятивным переменным предъявляется требование высокой чувствительности, надежности и скорости реагирования на действие техногенных факторов, вследствие чего эти показатели могут быть опережающими индикаторами изменения основных переменных. В табл. 52, 53 приведены списки основных и коррелятивных переменных,

Таблица 52

Списки основных и коррелятивных переменных лесных экосистем

Основные переменные	Коррелятивные переменные
1. Общий запас древостоя [полнота]	1. Доля деревьев в каждой из шести категорий санитарного состояния
2. Доля сухостоя по запасу [доля по густоте, полноте, обобщенный показатель поврежденности древостоя]	2. Средний возраст хвой; доля площади листьев (длины хвой), занятой некрозами – [балл некротического поражения]
3. Продуктивность древостоя [средний радиальный прирост древостоя за год]	3. Ксероморфизм листьев – толщина кутикулы [плотность устьиц, густота опушения].
4. Плотность подроста доминирующих пород	4. Частота хромосомных аберраций в меристемных тканях
5. Биомасса травяно-кустарничкового яруса [проективное покрытие]	5. Количество видов сосудистых растений [индексы разнообразия]
6. Биомасса мохового яруса [проективное покрытие]	6. Сходство видового состава [структуры] с фоновыми сообществами
7. Доля биомассы рудеральных и адвентивных видов	7. Количество видов эпифитных лишайников [проективное покрытие на основании ствола и на высоте 1,3 м; видовая насыщенность; высота поднятия по стволу доминантных видов; индекс полеотолерантности]
8. Скорость разложения активных фракций опада [запас подстилки; мощность подстилки; подстилочно-опадочный коэффициент; скорость деструкции чистой целлюлозы]	
9. Запас гумуса в почвенном профиле [мощность гумусных горизонтов, концентрация гумуса в верхнем горизонте]	

Примечание. Здесь и в табл. 53 (взаимозаменяемые переменные приведены в квадратных скобках, рекомендуемые первоочередные показатели выделены).

Таблица 53

Списки основных и коррелятивных переменных луговых экосистем

Основные переменные	Коррелятивные переменные
1. Биомасса травостоя [средняя высота, плотность]	1. Количество видов [индексы разнообразия; видовая насыщенность]
2. Продуктивность лекарственных растений	2. Сходство видового состава [структуры] с фоновыми сообществами
3. Масса войлока [мощность; подстильно-опадочный коэффициент; скорость деградации экспонируемой в почве чистой целлюлозы]	3. Доля площади листьев, пораженная некрозами
4. Мощность гумусных горизонтов [запас гумуса в почвенном профиле]	4. Ксероморфизм листьев – толщина кутикулы [плотность устьиц, густота опушения]
	5. Частота хромосомных aberrаций в меристемных тканях

рекомендуемых для описания состояния лесных и луговых экосистем в системе экологического мониторинга антропогенного воздействия.

При использовании деревьев в качестве биологических индикаторов загрязнения окружающей среды необходимо учитывать, что хвойные породы чувствительны к широкому спектру техногенных загрязнителей. В пределах отдельных таксономических групп (роды, семейства) у древесных растений проявляется тесная корреляция между способностью адаптироваться к широкому спектру условий природной среды и устойчивостью к неблагоприятным физико-химическим воздействиям. Однако сосна, обладая широкой экологической амплитудой, имеет наиболее низкую устойчивость к техногенному загрязнению.

В лиственных лесах и на лугах биоиндикационные исследования целесообразно проводить по доминирующим видам травянистых растений, у которых визуально определяются поражения (ожоги, снижение роста, изменение формы и окраски листьев).

Для экологического мониторинга особый интерес представляют природные объекты, в наибольшей степени аккумулирующие загрязняющие вещества, – лесная подстилка, мхи, лишайники, целинные почвы.

Перспективным подходом в оценке состояния природной среды является контроль *биогенного круговорота* веществ и *продуктивности биоты*.

При длительном воздействии загрязняющих веществ даже в очень низких концентрациях возможные экологические последствия могут проявляться спустя длительное время. Для прогноза этих последствий и их своевременного предупреждения можно использовать такие чувствительные показатели, как количество и качество пыльцы и семян, частота нарушений хромосом в клетках меристемы, фракционный состав белков растительных тканей, выпадение из состава сообществ отдельных индикаторных видов.

Отличительной особенностью локального мониторинга территории в районе промышленного объекта от регионального является то, что в программу локального мониторинга целесообразно включать изучение как *содержания* химических загрязнителей, так и *отклика* биоты на их воздействие. Специфика локального мониторинга заключается и в том, что на данной территории в большей степени используются экспресс-методы, позволяющие быстро и оперативно получать информацию о химических загрязнителях и отклике биоты. Кроме того, частота контроля показателей в системе мониторинга промышленного объекта должна быть выше, чем это предусмотрено программой мониторинга регионального фона.

Исследование состояния природной среды в зоне возможного влияния промышленного объекта по более полной программе целесообразно провести до начала его эксплуатации и после ее завершения, а также в постэксплуатационный период (через 5–10 лет после прекращения деятельности предприятия).

Программой мониторинга должны быть охвачены разнообразные местообитания в пределах данной территории и соответствующие им типы биогеоценозов с целью выявления степени толерантности различных типов фитоценозов к загрязнению. Однако осуществление программы мониторинга в таком объеме по выше перечисленному перечню показателей практически невозможно из-за чрезвычайно высокой трудоемкости, поэтому систему контролируемых типов экосистем можно ограничить лишь характерными для данной территории, в число которых должны войти наиболее распространенные (занимающие наибольшие площади), а также зональные типы экосистем. По возможности желательно охватить наблюдениями все стадии сукцессионных и экологических рядов.

Предварительное обследование состояния территории по комплексу показателей позволит выявить наиболее информативные биоиндикаторы, в число которых могут быть включены следующие:

Показатели биоиндикации состояния атмосферного воздуха:

1. Показатели чистоты атмосферного воздуха, определяемые методом лишеноиндикации:

- процент деревьев, имеющих лишайники;
- степень проективного покрытия деревьев лишайниками;
- количество индикаторных видов лишайников;
- изменение фитоаккумуляции загрязняющих веществ в лишайниках.

2. Показатель чистоты атмосферного воздуха по качеству снеговой воды – жизнеспособность семян в снеговой воде.

3. Показатели чистоты атмосферного воздуха по накоплению в листьях и хвое загрязняющих веществ:

- содержание химических элементов в опаде лиственных пород деревьев;
- содержание химических элементов в хвое сосны.

4. Оценка чистоты атмосферного воздуха по комплексу признаков у хвойных: радиальный прирост, степень охвоения, степень повреждения хвои хлорозами и некрозами.

Показатели биоиндикации состояния почв:

1. Соотношение в почве микромицетов с окрашенным и бесцветным мицелием.

2. Активность почвенной каталазы, уреазы, фосфатазы, инвертазы.

Показатели биоиндикации состояния поверхностных вод:

1. Класс качества воды.
2. Общая численность макрозообентоса, экз./м².
3. Общая биомасса макрозообентоса, г/м².
4. Общее число видов.
5. Численность и биомасса основных групп макрозообентоса.
6. Биоиндикационные показатели: (биотический индекс Вудивисса; олигохетный индекс (отношение численности олигохет к общей численности донных организмов, %); индекс Балускиной).
7. Индекс видового разнообразия Шеннона.

Комплексные показатели оценки состояния растительности:

1. Биоразнообразие фитоценозов.
2. Категории жизненного состояния деревьев, подроста.
3. Морфометрические показатели пыльцевых зерен сосны и березы.
4. Содержание пигментов в высших растениях.

Показатели состояния животного мира:

1. Обилие крота, количество кротовин на 1 км маршрута (снижение обилия и численности в однотипных станциях по сравнению с фоновыми).

2. Видовое разнообразие и численность млекопитающих.
3. Видовое разнообразие и численность птиц (воробей полевой и домовый, околоводные птицы).
4. Энтомофауна, обилие видов и общая численность насекомых.
5. Асимметрия пресноводной рыбы (щука, карась, окунь и др.).

Биомониторинг в зависимости от техногенного воздействия промышленного объекта может проводиться и по сокращенному перечню показателей. В сокращенную программу ежегодных наблюдений следует включать наиболее информативные показатели, отслеживаемые по экспресс-методикам, а исследования по более полной программе проводить один раз в пять лет.

На предпроектной стадии обследование растительности в зоне воздействия проектируемого объекта необходимо провести по полной программе. Цель этого – выявление имеющихся на данной территории природных объектов растительного покрова, выбор из них наиболее приоритетных и проектирования сети ключевых участков с постоянными пробными площадками для проведения мониторинговых наблюдений и оценки существующего (исходного на момент строительства объекта) состояния экосистем. Исходное состояние окружающей природной среды послужит точкой отсчета для дальнейших наблюдений. Кроме того, по его результатам можно выявить последствия влияния промышленных загрязнителей на компоненты природной среды.

В табл. 54 приведен рекомендуемый нами перечень показателей биологического мониторинга растительного и животного мира с указанием режима их отслеживания.

На стадии строительства промышленного объекта необходимо дополнительно (к проведенным на предыдущем этапе исследованиям) определить степень нарушения растительного покрова при строительных работах: площадь сведенных лесов, площадь выведенных из хозяйственного оборота сельскохозяйственных земель (пашен, кормовых угодий); сделать прогноз о возможных направлениях изменения растительного покрова в связи с нарушением почвенно-геологических условий при строительстве.

На стадии эксплуатации промышленного объекта развертывается мониторинг экосистем по утвержденной программе показателей. В процессе его проведения возможно раннее обнаружение (методами биоиндикации) поступления во внешнюю среду токсикантов в случае отклонений от штатного режима работы предприятия.

После прекращения эксплуатации, демонтажа объекта и рекультивации земель необходима оценка степени нарушения рас-

Таблица 54

**Перечень показателей мониторинга растительного и животного мира
и биоиндикации состояния природных сред**

Контролируемая среда	Объект	Показатель
Оценка чистоты атмосферного воздуха	Лишайники	Процент деревьев, покрытых лишайниками Степень проективного покрытия Количество индикаторных видов Изменение фитоаккумуляции загрязняющих веществ
	Почвенные грибы	Соотношение микромицетов с окрашенным и бесцветным мицелием
Оценка загрязнения почв	Почвенные ферменты	Активность почвенной уреазы, каталазы, инвертазы, фосфатазы
	Макрозообентос	Общая численность макрозообентоса Общая биомасса зообентоса Число видов макрозообентоса Численность и биомасса основных групп макрозообентоса Биотический индекс Вудивисса Отношение численности олигохет к общей численности донных организмов, % Индекс Балускиной Индекс видового разнообразия Шеннона
Оценка загрязнения поверхностных вод	Фитоценоз на ключевых участках мониторинга	Оценка биоразнообразия фитоценозов
	Фитоценоз на ключевых участках мониторинга	Жизненное состояние деревьев, подроста, подлеска
	Высшие растения на ключевых участках мониторинга	Морфометрические показатели пыльцевых зерен Содержание фотосинтетических пигментов
	Позвоночные животные	Обилие крота, количество кротовин на 1 км маршрута
	Млекопитающие	Обилие и общая численность млекопитающих
	Птицы	Обилие и общая численность птиц
	Рыбы	Асимметрия морфологических структур пресноводной рыбы
	Беспозвоночные животные	Обилие и общая численность насекомых

Примечание. Частота контроля – один раз в год.

тительного покрова, разработка и осуществление мероприятий по его реабилитации.

В постэксплуатационный период продолжается наблюдение за состоянием экосистем на ключевых участках для выявления отдаленных последствий воздействия объекта. Продолжительность времени после действия возможного загрязнения от промышленного объекта объясняется способностью растений к накоплению токсикантов, а также тем, что нарушения на генетическом уровне, вызываемые некоторыми продуктами трансформации высоко опасных загрязняющих веществ, могут обнаружиться только через три-пять поколений организмов.

Программа мониторинговых наблюдений планируется в основном для рабочего (штатного) режима функционирования промышленного объекта. В случае аварийной ситуации после ликвидации ее последствий должно быть проведено внеплановое обследование растительности на ключевых участках сети экологического мониторинга, попавших под воздействие аварийного выброса.

Проведенные нами в течение 20 лет полевые исследования позволили выявить индикаторные признаки состояния растительности, определить типы лесных и луговых экосистем для включения их в программы экологического мониторинга окружающей природной среды техногенных территорий в районе объекта хранения и уничтожения химического оружия в Кировской области, а также в районе Кирово-Чепецкого химического предприятия.

Организация сети биологического мониторинга. Важным элементом организации подсистемы биологического мониторинга является ее рациональная пространственная структура, в том числе размещение ключевых участков, учетных маршрутов, гидробиологических станций и т. п.

Принципы организации сети биологического мониторинга. При проектировании сети биологического мониторинга в районе промышленного объекта необходимо придерживаться следующих основных принципов:

1. Сеть биологического мониторинга должна максимально полно охватывать зону вероятного влияния объекта на окружающую среду при штатной работе и в случае аварийных ситуаций.

2. Проектирование сети необходимо проводить с учетом ландшафтных, природно-климатических условий местности, состояния геологической среды и природных ресурсов.

3. Сети наблюдения всех природных сред и объектов, источников техногенного воздействия должны быть объединены в единую комплексную сеть, действующую в рамках единой утвержденной программы экологического мониторинга.

4. Для отслеживания состояния, устойчивости и динамики экологических систем маршрутные посты, ключевые и реперные участки, пункты учета должны быть спроектированы так, чтобы можно было сделать комплексную оценку биогеоценоза.

5. Сеть биологического мониторинга в зонах повышенного риска (вблизи особо опасных объектов, крупных населенных пунктов, транспортных магистралей, водоохраных зон, охраняемых природных территорий и объектов, зон отдыха и т.д.) проектируется с повышенной плотностью пунктов наблюдений и исследований.

6. Для получения объективных оценок влияния источника воздействия на окружающую среду сеть биологического мониторинга должна включать наблюдения на фоновых территориях, сходных по природно-климатическим, ландшафтно-географическим и биоценотическим условиям с импактной зоной, но расположенных в природном комплексе вдали от источников антропогенного воздействия.

7. Территория зоны наблюдения, количество объектов животного и растительного мира должны быть достаточны для получения статистически достоверных оценок.

8. При проектировании сети мониторинга природных биологических объектов необходимо учитывать их приуроченность к определенным экологическим условиям.

Пространственная сеть биологического мониторинга проектируется на территориях санитарно-защитной зоны и зоны защитных мероприятий. Кроме того, она должна включать сеть пунктов наблюдений, ключевых участков, метео- и гидропостов на фоновых территориях.

На основе данных принципов с учетом ландшафтных, природно-климатических условий местности, состояния геологической среды и природных ресурсов необходимо проектировать сеть биологического мониторинга, максимально полно охватывающую наблюдениями и контролем зону влияния промышленного объекта, что даст возможность получать комплексные оценки состояния биогеоценозов и с наибольшей репрезентативностью и статистической достоверностью выявлять изменения, происходящие в природных экосистемах, на основе сравнения с фоновыми территориями, сходными по природно-климатическим, ландшафтно-географическим и биоценотическим условиям.

Выбор ключевых участков для закладки постоянных пробных площадок должен быть ориентирован на розу ветров, расположение населенных пунктов и общую структуру ландшафта данной территории. При необходимости охвата наблюдениями всех секторов с разной удаленностью от объекта следует спланировать боль-

шее число точек наблюдения по направлениям преобладающих ветров и на более плотно заселенных территориях. Необходимо также учесть, что по долинам больших водных артерий, просекам в крупных лесных массивах создается особая тяга воздуха по принципу аэродинамической трубы. Такие территории также следует взять под дополнительный контроль.

Мониторинг растительного покрова должен осуществляться на постоянных пробных площадках в типичных участках лесных массивов, луговых, болотных, прибрежно-водных фитоценозах недалеко от точек отбора проб почв. Динамику экологического состояния рекомендуется выявлять путем сравнения результатов с данными фонового мониторинга. При исследовании луговых, болотных, прибрежно-водных экосистем размер пробных площадок целесообразно устанавливать 100 м², а лесных – 400 м².

Все участки должны быть закреплены на местности путем установки опознавательных знаков, определены их географические координаты.

Организация сети экологического мониторинга техногенных территорий. Сеть мониторинга техногенных территорий должна включать в себя:

- систему автоматических стационарных постов контроля;
- метеорологическую станцию в районе размещения источника воздействия;
- стационарные и подвижные метеопосты;
- систему контрольных постов гидрологических и гидрохимических наблюдений;
- систему ключевых участков и постоянных пробных площадок биомониторинга;
- передвижные лаборатории экологического мониторинга и контроля.

При проектировании сети экологического мониторинга техногенных территорий выбор мест размещения пунктов контроля обуславливается требованиями наибольшей репрезентативности и статистической достоверности результатов наблюдений. В частности при выборе мест расположения автоматических стационарных постов контроля (АСПК) необходимо учитывать метеопараметры, рельеф местности, близость населенных пунктов к источнику воздействия.

Метеостанция и гидрологические посты располагаются с учетом местных климатических и топографических условий в соответствии с требованиями, действующими в системе Росгидромета.

Маршрутные посты контроля состояния атмосферного воздуха проектируются с учетом наиболее вероятных направлений ветра на различных расстояниях от источника загрязнения.

Гидропосты на водотоках должны располагаться с учетом места расположения источников загрязнения. Верхний створ (фоновый) должен быть расположен выше источника загрязнения, т.е. возможного сброса загрязняющих веществ (ЗВ) от промышленного объекта. Нижний (контрольный) гидрохимический створ находится ниже источника загрязнения в месте достаточно полного (не менее 80%) смешения сброса сточных вод с водами водотока.

Ключевые участки биологического мониторинга размещаются на территориях, занятых характерными растительными сообществами, в пределах зоны влияния промышленного объекта и на фоновых территориях. При выборе мест размещения ключевых участков должны быть учтены все варианты возможного воздействия объекта – ориентация по сторонам горизонта, роза ветров, удаленность от объекта, заселенность территории. Ключевые и реперные участки мониторинга почв, почвенной биоты, растительного и животного мира должны располагаться в типичных биогеоценозах в пределах зоны ожидаемого влияния источника воздействия на окружающую среду, а также на фоновых территориях вдали от источников антропогенного воздействия для обеспечения наибольшей объективности оценки степени воздействия объекта.

Вероятность неблагоприятного воздействия источника загрязнения максимальна в ближайшей к нему санитарно-защитной зоне, поэтому сеть постоянных участков мониторинга в этой зоне должна быть наиболее густой, а повторность наблюдений – наиболее высокой. Для выяснения границы максимального воздействия необходимо заложить ключевые участки мониторинга, маршрутные посты на границе санитарно-защитной зоны и зоны защитных мероприятий, т.е. в переходной зоне от территории максимального воздействия к менее нагруженной.

В зоне возможного влияния объекта ключевые участки мониторинга могут быть размещены по координатной сетке. Для фоновых наблюдений выбираются полигоны на территориях с значительной антропогенной нагрузкой, по природным условиям приближающиеся к изучаемой зоне техногенного воздействия.

В связи с тем, что биоиндикаторы могут выступать в качестве тест-объектов для оценки реальной опасности здоровью населения от возможного попадания поллютантов во внешнюю среду, рекомендуется размещать максимальное количество ключевых участков мониторинга на более заселенных территориях, расположенных в направлении преобладающих ветров, с учетом рельефа местности и других топографических характеристик.

Организация сети мониторинга фоновых территорий. Биологический мониторинг в районе источника воздействия обязательно должен сопровождаться исследованиями на фоновых territori-

ях. В качестве фоновой территории могут использоваться особо охраняемые природные территории заповедников, заказников, национальных парков, со сходными природными условиями, ландшафтами и биоценозами, в которых на постоянной основе многие годы проводится мониторинг растительного и животного мира. Кроме того, в качестве фоновых участков могут быть использованы территории в природном комплексе, расположенные вдали от источника воздействия.

В случае, если промышленный объект вновь создается, то для сравнения показателей биологического мониторинга в районе будущего источника воздействия с фоновыми показателями целесообразно до проектирования, строительства и ввода в действие объекта изучить состояние природных компонентов в районе возможного влияния промышленного объекта. Установить соответствующие качественные и количественные показатели и в дальнейшем считать их за фоновые значения.

На фоновых территориях создаются репрезентативные участки мониторинга для оценки состояния атмосферного воздуха, почв, поверхностных вод, донных отложений, растительности и животного мира. Они также проектируются с учетом типов почв, луговых, лесных и водных биоценозов. По количеству их должно быть немного. Периодичность мониторинга на территориях фона, как правило, реже, чем на территориях в районе влияния источника воздействия.

Требования к метрологическому обеспечению биологического мониторинга в рамках государственного экологического мониторинга промышленного объекта:

– лаборатории биомониторинга должны применять технические средства, правила и нормы, необходимые для достижения единства и требуемой точности выполняемых измерений;

– биологические лаборатории должны работать по аттестованным и общепринятым классическим методикам в соответствии с порядком, согласованным с территориальными органами охраны окружающей среды и природопользования;

– достоверность результатов биологического мониторинга обеспечивается проведением внутрилабораторного контроля качества результатов анализов и измерений (обеспечение повторяемости и внутрилабораторной прецизионности, статистической достоверности);

– средства измерения, используемые для выполнения измерений, должны иметь сертификат соответствия их назначению и проходить метрологическую аттестацию в соответствии с нормативными документами и технической документацией.

Наблюдения, проводимые при осуществлении биологического мониторинга, должны предусматривать: регулярность и комплексность их проведения; репрезентативность мест отбора проб; согласованность программ наблюдений и сроков отбора проб воды, почв, донных отложений объектов растительности и животного мира; учет погодных условий.

Ключевые участки биологического мониторинга и точки пробоотбора должны располагаться в типичных биоценозах в соответствии с сетью государственного экологического контроля и мониторинга действующего объекта с учетом рельефа территории и расстояния от источников загрязнения.

Регламент проведения биологического мониторинга должен быть основан на сочетании классических методов описания растительности и животного мира, биоиндикации состояния природных сред, биохимических методов анализа.

Обработку полученных данных целесообразно производить с использованием различных статистических и других математических методов, универсального и специализированного программного обеспечения, в том числе технологий баз данных и геоинформационных систем.

При проведении биологического мониторинга должна быть реализована схема, основанная на корреляции модельных подходов с результатами химико-аналитических и биологических исследований в выбранной области проведения наблюдений.

Порядок обработки, отображения и представления результатов биологического мониторинга. Для обработки данных биологического мониторинга, формирования базы данных и отчетов по установленным формам, представления информации на векторных картах используется специализированный программный комплекс, который обеспечивает выполнение следующих функций:

- ввод данных по результатам биоиндикации;
- математическая обработка данных;
- картографическое отображение исходных данных и результатов биологического мониторинга;
- анализ, оценка и прогноз динамики экологического состояния природной среды в санитарно-защитной зоне и зоне защитных мероприятий промышленного объекта;
- формирование отчетов различного уровня и назначения (текущие, ежеквартальные, ежегодные, итоговые для предоставления уполномоченным органам государственного управления).

Отображаемая на экране компьютера либо на бумажном носителе информация должна включать:

- карту местности с указанием положения ключевых участков и точек пробоотбора подсистемы биологического мониторинга, а также населенных пунктов и других объектов;

- поля пространственного распределения анализируемых показателей биомониторинга;
- таблицы, графики и диаграммы, отражающие состояние биологических объектов в зоне проведения мониторинга.

Результаты наблюдений по программе биологического мониторинга оформляются в соответствии со следующими требованиями:

1. Геоботанические описания на ключевых участках, а также результаты лишеноиндикации выполняются на бланках установленной формы.

2. При отборе пробы воды, почвы, снега или воздуха для биоиндикации составляется акт пробоотбора, форма которого регламентируется программой государственного экологического контроля и мониторинга.

3. Исходные данные и результаты биомониторинга вводятся в базу данных немедленно по мере их получения.

4. Результаты наблюдений отображаются на карте:

- при благоприятном состоянии природной среды (отсутствие негативных отклонений показателей от фонового уровня) – зеленым цветом;

- при обнаружении негативных отклонений показателей мониторинга от фоновых значений – желтым цветом;

- при значительных негативных отклонениях показателей мониторинга от фоновых значений – красным цветом.

Доступ к исходным данным и результатам анализов осуществляется интерактивным обращением к таблицам или картам. Форма отображения информации может быть табличной, графической (графики, диаграммы), картографической.

Результаты биологического мониторинга исследуемой территории заносятся в базу данных, обрабатываются, архивируются и хранятся в архивированном виде.

Кроме того, результаты биологического мониторинга в составе сводных отчетов и текущей информации по запросам передаются в органы исполнительной власти, уполномоченные в сфере экологического контроля и мониторинга:

- Федеральную службу по экологическому, технологическому и атомному надзору (Ростехнадзор);

- Центр по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды в регионе;

- Федеральную службу по надзору в сфере природопользования;

- Управление охраны окружающей природной среды и природопользования в регионе.

Основные виды передаваемой информации могут включать:

– результаты биологического мониторинга по установленным формам;

– периодическую отчетную документацию различного уровня (сводную, оперативную);

– обобщенную информацию (по запросам).

Периодичность предоставления информации:

– ежеквартально в виде текущих отчетов;

– ежегодно в виде сводного годового отчета;

– по запросу – в любое время (в том числе – немедленно);

– в критических ситуациях – немедленно.

Предлагаемые в данной главе методологические подходы к разработке программы и организации подсистемы биологического мониторинга на фоновых и природно-техногенных территориях основываются на материалах многолетних исследований сотрудников лаборатории биомониторинга – авторского коллектива данной монографии, а также положений, методов, научных подходов и результатов исследований ведущих отечественных и зарубежных ученых в области экологии и экологического мониторинга.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Данная монография посвящена поиску эффективных методов оценки состояния компонентов природной среды и организации биологического мониторинга территорий, подверженных техногенному воздействию.

Авторами изучен и обобщен опыт отечественных и зарубежных ученых по оценке состояния природных и техногенных экосистем биологическими методами исследования. Изложенные в монографии материалы дают представление о состоянии научно-методического обеспечения мониторинга растительного и животного мира. Сделан вывод о том, что зарубежная практика по методам биологического мониторинга отличается наибольшим разнообразием применяемых методов биотестирования и биоиндикации в оценке состояния природных сред и объектов.

В ходе проведенных научных исследований авторами выявлены наиболее информативные показатели биологического мониторинга лесных, луговых фитоценозов, наземных зооценозов, водных экосистем. Установлены и рекомендованы в оценке состояния техногенных территорий приоритетные показатели биоиндикации состояния атмосферного воздуха, почв, поверхностных вод. Разработаны, отработаны и апробированы новые методы биоиндикации и биотестирования в оценке состояния природных сред, объектов растительного и животного мира.

В монографии предложено осуществлять биологический мониторинг состояния природных и техногенных комплексов на разных уровнях организации живых систем: молекулярном, клеточном, организменном и популяционном.

В качестве комплексных показателей оценки состояния растительности рекомендуется в программу биологического мониторинга включать изучение биоразнообразия фитоценозов, жизненного состояния деревьев и подроста, морфометрических показателей пыльцевых зерен сосны и березы, содержания пигментов в высших растениях.

К приоритетным показателям состояния животного мира отнесены: обилие крота, обилие и общая численность млекопитающих, птиц, насекомых, асимметрия морфологических структур

пресноводной рыбы, гидробиологические показатели (численность, биомасса, количество видов маркозообентоса, биотический индекс Вудивисса, индекс Балушкиной и индекс видового разнообразия Шеннона, отношение численности олигохет к общей численности донных организмов). Рекомендательный перечень методов биоиндикации и биотестирования для оценки показателей качества объектов природной среды приведен в приложении.

На основе полученных материалов описаны методологические подходы к разработке программы и созданию подсистемы биологического мониторинга фоновых и техногенных территорий, предложены принципы организации сети мониторинга, обоснованы требования к метрологическому и информационному обеспечению.

В заключение следует отметить, что использование методов биоиндикации и биотестирования – важная составляющая комплексной оценки природно-техногенных территорий. Данные методы позволяют выявлять нарушения в природном комплексе на ранней стадии воздействия при малых концентрациях токсиканта, не фиксируемых с помощью современных физико-химических методов анализа. При проведении биологического мониторинга техногенных территорий необходимо учитывать специфичность воздействия различных источников загрязнения и в каждом отдельном случае учитывать данные особенности. В оценке техногенных территорий целесообразно использовать совокупность нескольких информативных показателей, позволяющих дать комплексную оценку состояния окружающей среды. В связи с этим организация биологического мониторинга нуждается в постоянном развитии и научно-методическом обеспечении. С целью оптимизации действующих систем биологического мониторинга требуется систематический поиск новых приоритетных биологических индикаторов на специфическое загрязнение, совершенствование методов биотестирования, разработка методов экспресс-анализа, создание программных комплексов информационной поддержки биомониторинга.

ЛИТЕРАТУРА

Абакумов В.А. Зообентос в системе контроля качества вод // Научные основы контроля качества вод по гидробиологическим показателям: Тр. Всесоюз. конф. Л.: Гидрометеиздат, 1981. С. 167–174.

Абакумов В.А. Контроль качества вод по гидробиологическим показателям в системе гидрометеорологической службы СССР // Научные основы контроля качества поверхностных вод по гидробиологическим показателям: Тр. Советско-английского семинара. Л.: Гидрометеиздат, 1977. С. 93–99.

Абросов Н.С., Боголюбов А.Г. Экологические и генетические закономерности сосуществования и коэволюции видов. Новосибирск: Наука. Сибирское отделение, 1988. 333 с.

Акимова Т.А., Хаскин В.В. Экология. М.: Юнити, 2001. 556 с.

Аксенова М.М. Врановые (Corvidae) как отражение преобразованности местообитания птиц / Современные проблемы биоиндикации и биомониторинга: Тез. докл. XI Междунар. симп. по биоиндикаторам. Сыктывкар, 2001. С. 3.

Алалыкина Г.М., Алалыкина Н.М., Анисимов Д.С. и др. Леса Кировской области / Под ред. А.И. Видякина, Т.Я. Ашихминой, С.Д. Новоселова. Киров: ОАО «Кировская областная типография», 2008. 400 с.

Алалыкина Н.М. Население нематод почв различных типов лесов Кировской области // Проблемы почвенной зоологии. М.: Наука и техника, 1978. С. 9.

Алалыкина Н.М. О микрофаунистических исследованиях почвы на территории Кировской области // Вятская земля в прошлом и настоящем (к 125-летию со дня рождения П.Н. Луппова): Тез. докл. и сообщений II науч. конф. Киров, 1992. С. 62–64.

Алалыкина Н.М., Ходырев Н.Н. Изучение нематод почвы на парцеллярном уровне организации лесного биоценоза / Вятская земля в прошлом и настоящем: Матер. республ. IV науч.-практ. конф. Киров: Изд-во ВГПУ, 1999. С. 206–209.

Алалыкина Н.М., Ходырев Н.Н., Ашихмина Т.Я. Эколого-таксономический анализ фауны нематод почвы и растений в условиях Кировской области на предмет биоиндикации // Вестн. Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН, 2004. № 9. С. 15–17.

Алейникова М.М. Почвообразующие беспозвоночные как биологические индикаторы типов пахотных почв / Биологическая индикация почв. М.: Наука, 1976. С. 10–11.

Александров В.Н., Емельянов В.И. Отравляющие вещества. М.: Военное изд-во, 1990. 271 с.

Александров В.Я. Реактивность клеток и белки. Л.: Наука, 1985. 317 с.

Алексахин Р.М. Методика оценки экологических последствий техногенного загрязнения экосистем. М.: Россельхозакадемия, 2004. 87 с.

Алексахин Р.М. Ядерная энергия и биосфера. М.: Энергоатомиздат, 1982. 216 с.

Алексеев А.С. Теория популяционной биоиндикации антропогенных воздействий // Журн. общ. биол., 1997. Т. 58. Вып. 1. С. 121–131.

Алещенко З.М., Самсонова А.С., Глушень Е.М. и др. Трансформационная активность микроорганизмов-деструкторов монохлорфенолов // Современное состояние и перспективы развития микробиологии и биотехнологии: Матер. Междунар. конф. Минск, 2004. С. 42–43.

Алещенко З.М., Самсонова А.С., Семочкина Н.Ф. Влияние микроорганизмов-деструкторов на очистку в активном иле сточных вод производства лавсана // Прикл. биохимия и микробиология, 1999. Т. 35. № 4. С. 448–451.

Алещенко З.М., Самсонова А.С., Семочкина Н.Ф. Интенсификация биологической очистки сточных вод производства лавсана микроорганизмами-деструкторами, внесенными в активный ил // Биотехнология, 1997. № 3. С. 48–52.

Алиева С.Р. Биодegradация нефтяных углеводов грибами, выделенными из прибрежных участков Апшеронского полуострова Каспийского моря // Биология: теория, практика, эксперимент: Сб. матер. Междунар. науч. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения проф. Е.В. Сапожниковой. Саратов, 2008. С. 103–105.

Алимов А.Ф. Биоразнообразие как характеристика структуры // Известия АН. Сер. Биол., 1998. Вып. 4. С. 434–439.

Алимов А.Ф. Основные положения теории функционирования водных экосистем // Гидробиол. журн., 1990. Т. 26. № 6. С. 3–12.

Ананьева Н.Д. Микробиологические аспекты самоочищения и устойчивости почв. М.: Наука, 2003. 223 с.

Андреева И.В., Байбеков Р.Ф. Сравнительная оценка ремедиационной способности гипераккумуляторов никеля *Alyssum murale* и *Alyssum bertolonii* / Фундаментальные достижения в почвоведении, экологии, сельском хозяйстве на пути к инновациям. М., 2008. С. 6–8.

Андреева У.Н. Влияние атмосферного загрязнения на моховой покров северо-таежных лесов. Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение. Л. 1990. С. 159–172.

Андреюк Е.И., Коптева Ж.П., Занина В.В. Цианобактерии. Киев: Наукова думка, 1990. 200 с.

Андроникова И.Н. Методологические и методические аспекты гидробиологического прогнозирования // Сборник научных трудов ГосНИОРХ, 1984. Вып. 223. С. 64–72.

Анохина Т.О., Кочетков В.В., Зеленкова Н.Ф. и др. Биодegradация фенантрена ризосферными плазмидосодержащими бактериями рода *Pseudomonas* в модельных растительно-микробных ассоциациях // Прикл. биохимия и микробиол., 2004. Т. 40. № 6. С. 654–658.

Антощенко В.Ф. Влияние режима выпаса на комплексы дождевых червей подмосковных пастбищ // Проблемы почвенной зоологии. Минск: Наука и техника, 1978. С. 19.

Ануфриев В.М. Животный мир. Состояние изученности природных ресурсов республики Коми. Сыктывкар, 1997. С. 446–448.

Арискина Е.В., Вацурина А.В., Сузина Н.Е., Гавриш Е.Ю. Кобальт- и хромсодержащие включения в клетках бактерий // Микробиология, 2004. Т. 73. № 2. С. 199–203.

Аристовская Т.В. Микробиология подзолистых почв. М.-Л.: Наука, 1965. 186 с.

Аристовская Т.В., Зыкина Л.В. О возможности биогенного образования минералов гидроокиси алюминия в почвах влажных субтропиков // Тез. докл. IV делегатского съезда Всесоюз. об-ва почвоведов. Тбилиси: Изд-во АН ГССР, 1981. Кн. 2. С. 138.

Аристовская Т.В., Чугунова М.В., Зыкина Л.В. Скорость биохимической реакции почвы на внесение органических веществ как показатель способности микрофлоры к регуляции условий почвенной среды // Микробиология, 1988. Т. 57. № 5–6. С. 860–867.

Арлаускене Е. Влияние минеральных удобрений на микрофлору почв разной кислотности // Достижения и задачи в области микробиологии в Советской Литве. Вильнюс, 1977. С. 88–90.

Артамонов В.И. Зеленые оракулы. М.: Мысль, 1989.

Артамонов В.И. Растения и чистота природной среды. М., 1986. С. 48–50.

Артамонова В.С., Алябьева И.В. Токсичность и паразитизм в городской среде // Матер. V съезда Всерос. об-ва почвоведов. Ростов-на-Дону, 2008. С. 95.

Артамонова В.С., Бортникова С.Б., Ившина И.Б. и др. Микробные комплексы почв урбанизированных территорий // Сибирский экологический журнал., 2007. № 5. С. 797–808.

Артемяева Т.И. Почвенная фауна и биологическая активность осушенных и рекультивированных торфяников. М.: Наука, 1980. С. 169.

Артемяева Т.И. Почвенные животные как индикаторы биологического этапа рекультивации техногенных территорий // Проблемы почвенной зоологии: Тез. докл. VIII Всерос. совещ. Ашхабад, 1984. Кн. 1. С. 16–17.

Артемяева Т.И. Почвенные животные как индикаторы биологической рекультивации техногенных территорий // Почвенная фауна и почвенное плодородие. М.: Наука, 1987. С. 119–233.

Афанасьев А.А., Мелькумов Г.М., Кубанкина С.С. Макромицеты урбанизированных биотопов Воронежской области // Современная микология в России: Тез. докл. II съезда микологов России. М.: Нац. акад. микологии, 2008. С. 49–50.

Ашихмина Т.Я. Комплексный экологический мониторинг объектов хранения и уничтожения химического оружия: теория, методика, практика: Автореф. дис. ... докт. техн. наук. Киров, 2002. 48 с.

Ашихмина Т.Я. Комплексный экологический мониторинг объектов хранения и уничтожения химического оружия. Киров: Вятка, 2002. 544 с.

Ашихмина Т.Я. Научно-методическое обеспечение системы биологического мониторинга // Мониторинг природных экосистем в зонах защитных мероприятий объектов по уничтожению химического оружия. Пенза: РИО ПГСХА, 2007. Ч. 1. С. 5–14.

Ашихмина Т.Я. Состояние окружающей природной среды в районе действующего объекта хранения и уничтожения химического оружия «Марадыковский» в Кировской области // Региональные и муниципальные проблемы природопользования: Матер. X Всерос. науч.-практ. конф. Кирово-Чепецк, 2008. С. 59–61.

Ашихмина Т.Я., Алалыкина Н.М., Кантор Г.Я. и др. Биоиндикация и биотестирование – методы познания экологического состояния окружающей среды. Киров, 2005. Вып. 4. Ч. 3. 51 с.

Ашихмина Т.Я., Домрачева Л.И., Домнина Е.А. и др. Система биологического мониторинга компонентов природной среды в районе объекта хранения и уничтожения химического оружия «Марадыковский» Кировской области // Теоретическая и прикладная экология, 2008. Вып. 4. С. 32–38.

Ашихмина Т.Я., Домрачева Л.И., Кондакова Л.В. и др. Биоиндикация и биотестирование природных сред как основа экологического контроля на территории зоны защитных мероприятий объекта по уничтожению химического оружия // Российский химический журн. российского общества им. Д.И. Менделеева, 2007. Т. LI. № 2. С. 59–63.

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 почв и высшие растения // Теоретическая и прикладная экология, 2007. № 2. С. 78–87.

Баканов А.И. Использование зообентоса для мониторинга пресноводных водоемов // Биол. внутр. вод, 2000. № 1. С. 68–82.

Баканов А.И. Таксономический состав и обилие бентоса Шекснинского водохранилища в конце XX века // Биол. внутр. вод, 2002. № 1. С. 66–75.

Балахнина Т.И., Кособрюхов А.А., Иванов А.А., Креславский В.Д. Влияние кадмия на CO_2 -газообмен, переменную флуоресценцию хлорофилла и уровень антиоксидантных ферментов в листьях гороха // Физиология растений, 2005. Т. 52. № 1. С. 21–26.

Балушкина Е.В. Изменение структуры сообществ донных животных при антропогенном воздействии на водные экосистемы (на примере малых рек Ленинградской области) // Евразийский энтомологический журн., 2004. № 4. С. 276–282.

Балушкина Е.В. Применение интегрального показателя для оценки качества вод по структурным характеристикам донных сообществ // Реакция озерных экосистем на изменение биотических и абиотических условий. СПб.: ЗИН РАН, 1997. С. 266–292.

Балушкина Е.В. Хириноиды как индикаторы степени загрязнения воды // Методы биологического анализа пресных вод. Л.: ЗИН АН СССР, 1976. С. 106–118.

Баранник А.П. Насекомые зеленых насаждений промышленных городов Кемеровской области. Кемерово: Изд-во КГУ, 1981. 67 с.

Барсукова В.С. Физиолого-генетические аспекты устойчивости растений к тяжелым металлам. Новосибирск: ГПНТБ СО РАН, 1997. 63 с. (Сер. Экология. Вып. 47).

Батлуцкая И.В. Изменчивость меланизированного рисунка насекомых в условиях антропогенного воздействия. Белгород: Изд-во БелГУ, 2003. 168 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.

Бейдеман И.Н. Методика фенологических наблюдений при геоботанических исследованиях. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 154 с.

Бекасова О.Д., Бреховских А.А., Москвина М.И. О механизме детоксикации ионов кадмия цианобактерией *Nostoc muscorum* при участии ее внеклеточных полисахаридов // Биофизика, 2002. Т. 47. № 3. С. 515–523.

Бекасова О.Д., Орлеанский В.К., Никандров В.В. Аккумуляция кадмия, титана и алюминия цианобактерий *Nostoc muscorum* // Микробиология, 1999. Т. 68. С. 851–859.

Беккер З.Э. Физиология грибов и их практическое использование. М.: Изд-во МГУ, 1963. 268 с.

Белимов А.А., Кунакова А.М., Сафронова В.И. и др. Использование ассоциативных бактерий для инокуляции ячменя в условиях загрязнения почвы свинцом и кадмием // Микробиология, 2004. Т. 73. № 1. С. 118–125.

Белов Д.А. Грызущие и минирующие личинки насекомых зеленых насаждений Москвы. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2000. 28 с.

Белоусова Н.К. Дождевые черви как показатель почвенных условий сада // Проблемы почвенной зоологии. М.: Наука и техника, 1978. С. 27.

Беляева А.И., Игошина Т.И. Оценка устойчивости растений к тяжелым металлам в модельном эксперименте (на примере *Triticum Aestivum*L.) // Растит. ресурсы, 2003. № 4. С. 108–118.

Бершова О.И., Коптева Ж.П., Танцюренко Е.В. Взаимоотношения синезеленых водорослей – возбудителей «цветения» воды с бактериями // «Цветение» воды. Киев: Наукова думка, 1982. С. 334–345.

Бессонова В.П. Состояние пыльцы как показатель загрязнения среды тяжелыми металлами // Экология, 1992. № 4. С. 45–50.

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 1. 667 с.; Т. 2. 477 с.

Биоиндикаторы и биотестсистемы в оценке окружающей среды техногенных территорий / Под общ. ред. Т.Я. Ашихминой, Н.М. Алалыкиной. Киров: О-Краткое, 2008. 336 с.

Биологический контроль окружающей среды: биоиндикация и биотестирование: учеб. пособие для студ. высш. учеб. заведений / О.П. Мелехова, Е.И. Егорова, Т.И. Евсеева и др. М.: Издательский центр «Академия», 2007. 288 с.

Биохимические методы анализа растений / Под ред. М.П. Запромeтова. М.: Из-во иностр. литературы, 1960.

Витюцкий Н.П. Микроэлементы и растения. СПб.: Изд-во С.-Петербур. ун-та, 1999. 232 с.

Благодатская Е.В., Пампура Т.В., Богомолова И.Н. и др. Влияние выбросов медно-никелевого комбината на микробные сообщества почв лесных биогеоценозов Кольского полуострова // Известия РАН. Серия биологическая, 2008. № 2. С. 232–242.

Благодатский С.А. Применение регидратационного метода при изучении динамики микробной биомассы в полевых условиях // Биодинамика почв. Таллин, 1988. С. 55.

Блум О.Б. Влияние газообразных атмосферных загрязнителей на лишайники // Международная школа по лишайноиндикации. Таллин, 1984. С. 35–51.

Богданова Е.Н. Научные основы интегрированной медико-биологической системы регуляции численности синантропных членистоногих: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2007. 50 с.

Богданова Е.Н. Постельные клопы как современная проблема медицинской энтомологии // Матер. I Всерос. совещ. по кровососущим насекомым. СПб., 2006. С. 28–30.

Богданова Е.Н. Синантропизация иксодовых клещей как фактор увеличения их эпидемиологической значимости // Дезинфекционное дело, 2006а. № 3. С. 50–53.

Богданова Е.Н. Синантропные блохи (Siphonaptera) Москвы // Матер. I Всерос. совещ. по кровососущим насекомым. СПб., 2006б. С. 30–33.

Богданова Е.Н. Синантропные блохи (отр. Siphonaptera), нападающие на людей в Москве, и контроль их численности // Мед. паразитол. и паразитар. болезни, 2005. № 1. С. 35–42.

Бойко М.И., Негруцкий С.Ф. Влияние pH среды на изменчивость биосинтеза изоферментов *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref / Современные проблемы микологии, альгологии и фитопатологии. М., 1998. С. 158–159.

Большев Н.Н. Водоросли и их роль в образовании почв. М.: Изд-во МГУ, 1968. 83 с.

Бондарцева М.А. Эколого-биологические закономерности функционирования ксилотрофных базидиомицетов в лесных экосистемах // Грибные сообщества лесных экосистем / Под ред. В.Г. Стороженко и др. М.-Петрозаводск: Кар. НЦ РАН, 2000. С. 9–25.

Боронин А.М. Биотехнология ремедиации почв на основе микробно-растительных взаимодействий // Биотехнология: состояние и перспективы: Матер. I Междунар. конгресса. М., 2002. С. 138.

Боронин А.М. Микроорганизмы для биоремедиации // Проблемы медицинской биотехнологии: Матер. юбилейной науч. конф., посвящ. 25-летнему юбилею ГНЦ ПМ. Оболенск, 1999. С. 23–29.

Ботова М.М., Малюга Д.П., Моисеенко У.И. Опыт применения биогеохимического метода при поисках урана в условиях пустыни // Геохимия, 1963. 255 с.

Бояркин А.Н. Быстрый метод определения активности пероксидазы // Биохимия, 1951. № 16. Вып. 4. С. 352–355.

Брагинский Л.П. Персистентные пестициды в экологии пресных вод. Киев, 1979. 141 с.

Бреховских А.А. Защитные механизмы автотрофной цианобактерии *Nostoc muscorum* от токсического воздействия ионов кадмия: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2006. 26 с.

Брода П. Плазмиды. М.: Мир, 1981. 153 с.

Буравцев В.Н., Головатый В.Г., Ильинский А.В. и др. Подбор растений для фиторемедиации почв, загрязненной тяжелыми металлами // Научно-технические технологии в мелиорации: Матер. Междунар. науч. конф. (Костяковские чтения). М., 2005. С. 282–285.

Бурдин К.С. Основы биологического мониторинга. М.: Изд-во МГУ, 1985. 158 с.

Бурдин К.С., Полякова Е.Е. Металлотхионеины, их строение и функции // Усп. современной биологии, 1987. Т. 103. С. 390–400.

Бусыгина Е.А. Развитие почвенных водорослей на мелиорированных выработанных торфяниках в зависимости от их водного режима: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1976. 19 с.

Бутовский Р.О. Автотранспортное загрязнение и энтомофауна // Агробиология, 1990. № 4. С. 139–150.

Быков Б.А. Из практики геоботанических работ в Прикаспии // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1952. Т. 57. № 5.

Вязров Л.Г. Лишайники в экологическом мониторинге. М.: Научный мир, 2003. 336 с.

Вайнштейн Е.А. Некоторые вопросы физиологии лишайников. II. Фотосинтез // Бот. журн., 1973. Т. 58. № 3. С. 454–464.

Васильева Г.К., Стрижаква Е.Р., Субочева С.А. Сорбционно-биологическая очистка загрязненных почв // Биотехнология: состояние и перспективы развития: Матер. II Московского Междунар. конгресса. М., 2003. Ч. 2. С. 16.

Великанов Л.Л. Роль грибов в формировании мико- и микробиоты почв естественных и нарушенных биоценозов и агроэкосистем: Дис. ... докт. биол. наук. М., 1997. 547 с.

Вернадский В.И. Химическое строение биосферы Земли и ее окружения. М.: Наука, 1965. 523 с.

Ветров В.А., Чугай В.В. Беспозвоночные как индикаторы загрязнения фоновых пресноводных экосистем тяжелыми металлами // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л., 1988. Т. XI. С. 61–75.

Ветрова С.Н. Изменение численности нематод в почвах Белорусского Полесья под влиянием осушительной мелиорации // Биологическая диагностика почв. М.: Наука, 1976. С. 96–97.

Винберг Г.Г. Введение / Определитель пресноводных беспозвоночных европейской части СССР. Л.: Гидрометеиздат, 1977. С. 3–7.

Виноградов Б.М. Растительные индикаторы и их использование при изучении природных ресурсов. М.: Высшая школа, 1964. 328 с.

Виноградова Е.Б. Городской комар // Природа, 2003. № 12. С. 3–11.
Войкова Т.А., Тяглов Б.В., Антонова С.В. и др. Анализ макролидных, тетрациклиновых и пептидных антибиотиков методом тонкослойной хроматографии // Биотехнология, 2008. № 2. С. 74–87.

Вольф В.П. Статистическая обработка опытных данных. М.: Колос, 1966. 250 с.

Воробейчик Е.Л. Изменение населения педобионтов под действием выбросов крупного химического производства // Животный мир Южного Урала. Оренбург, 1990. С. 9–11.

Воротницкая И.Е. Биогенная миграция урана в озере Иссык-Куль: Дис. ... канд. биол. наук. М., 1965.

Воскресенская О.Л., Аксенова В.А. Влияние избытка цинка на динамику формирования цианидрезистентного дыхания в корнях овса // Регуляция ферментативной активности у растений. Горький, 1990. С. 78–82.

Вудивисс Ф. Биотический индекс р. Трент. Макробеспозвоночные и биологическое обследование // Научные основы контроля качества поверхностных вод по гидробиологическим показателям: Тр. Советско-английского семинара. Л.: Гидрометеиздат, 1977. С. 132–161.

Гагарин В.Г. Свободноживущие нематоды пресных вод России и сопредельных стран. СПб., 1993. 247 с.

Галиулин Р.В., Галиулина Р.А. Фитозэкстракция тяжелых металлов из загрязненных почв // Агрохимия, 2003. № 3. С. 77–85.

Гальченко С.В., Мажайский Ю.А. Фитомелиорация как способ детоксикации загрязненных тяжелыми металлами городов // Мелиорация и окружающая среда. М.: Всероссийский НИИ гидротехники и мелиорации, 2004. Т. 2. С. 3–6.

Гармаш Е.В., Блажевич М.В., Хозяинова М.Г. Морфофизиологические реакции растений на действие кадмия при разных температурах // Материалы докладов XV Коми республиканской молодежной научной конференции. Т. II: XI молодежн. науч. конф. Института биологии Коми НЦ УрО РАН «Актуальные проблемы биологии и экологии». Сыктывкар, 2004. С. 58–59.

Гаузе Г.Ф., Преображенская Т.П., Свешникова М.А. и др. Определитель актиномицетов. Роды *Sreptomycetes*, *Streptoverticillium*, *Chainia*. М.: Наука, 1983. 248 с.

Гельцер Ю.Г. Биологическая диагностика почв. М.: МГУ, 1986. 80 с.

Гельцер Ю.Г. Простейшие (Protozoa) как показатель изменения почвенных условий. // Проблемы почвенной зоологии: Тез. докл. VIII Всесоюз. совещ. Ашхабад, 1984. Кн. 1. С. 70–72.

Гельцер Ю.Г. Участие Protozoa в почвенном плодородии и их индикационное значение // Проблемы почвенной зоологии: Матер. докл. IX Всесоюз. совещ. Тбилиси: Мецниереба, 1987. С. 68–69.

Генкель П.А., Пронина Н.Д. Физиология анабиоза при высыхании у некоторых водорослей, лишайников и мхов // Методы изучения и практического использования почвенных водорослей: Тр. Кировского сельскохозяйственного ин-та. Киров, 1972. С. 106–113.

- Гиляров М.С.* Зоологический метод диагностики почв. М., 1965. 278 с.
- Гиляров М.С.* Почвенные беспозвоночные как показатели почвенного режима и условий среды // Биологические методы оценки природной среды. М.: Наука, 1978. С. 78–90.
- Гиляров М.С.* Учет крупных беспозвоночных (мезофауна) // Количественные методы в почвенной зоологии. М., 1987. С. 202–217.
- Гиляров М.С., Криволицкий Д.А.* Радиологические исследования в почвенной зоологии // Зоол. журн., 1971. Т. 50. С. 329–342.
- Гиляров М.С., Перель Т.С.* Комплексы почвенных хвойно-широколиственных лесов Дальнего Востока как показатель типа их почв // Экология почвенных беспозвоночных. М.: Наука, 1973. С. 40–59.
- Глазовская М. А., Добровольская Н. Г.* Геохимические функции микроорганизмов. М.: Изд-во МГУ, 1984. 152 с.
- Гланц С.* Медико-биологическая статистика. М.: Практика, 1998. 439 с.
- Гоготов И. Н.* Аккумуляция ионов металлов и деградация поллютантов микроорганизмами и их консорциумами с водными растениями // Экология промышленного производства, 2005. № 2. С. 33–37.
- Голлербах М.М., Коссинская Е.К., Полянский В.И.* Синезеленые водоросли. Определитель пресноводных водорослей СССР. М.: Изд-во «Советская наука», 1953. Вып. 2. 652 с.
- Голлербах М.М., Штина Э.А.* Почвенные водоросли. Л.: Наука, 1969. 228 с.
- Голованова А.А., Попова Н.В., Шумник Е.С., Кондакова Л.В.* Состояние пыльцы как показатель техногенного загрязнения воздушной среды // Экология родного края: проблемы и пути их решения: Матер. I област. науч.-практ. конф. молодежи. Киров, 2006. С. 150–151.
- Головки Т.К.* Дыхание растений (физиологические аспекты). СПб.: Наука, 1999. 204 с.
- Головков А.М., Раськова Н.В., Черкашина Н.Ф., Краснова М.Г.* Изменение биологической активности дерново-подзолистых почв с разным уровнем плодородия под влиянием возрастающих доз минерального азота // Агрохимия, 1980. № 7. С. 85–92.
- Гончаров И.А., Ровбель Н.М., Бабицкая В.Г.* и др. Влияние кислотности растворов на сорбцию меди меланинсинтезирующими грибами // Микробиология и биотехнология на рубеже 21 столетия: Матер. Междунар. конф. Минск, 2000. С. 38–40.
- Горленко М.В.* Грибы как источник пищевых белков // Микология и фитопатология, 1983. Т. 17. № 3. С. 117–181.
- Горшков В.В.* Влияние атмосферного загрязнения окислами серы на эпифитный лишайниковый покров северотаежных сосновых лесов // Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение. Л.: Наука, 1990. С. 144–159.
- Горюнова С.В., Ржанова Г.Н., Орлеанский В.К.* Синезеленые водоросли (биохимия, физиология, роль в практике). М.: Наука, 1969. 228 с.
- ГОСТ 17.1.3.07-82 Охрана природы. Гидросфера. Правила контроля качества воды водоемов и водотоков // Государственный контроль качества воды. Введ. 01.01.83. М.: ИПК Издательство стандартов, 2001. С. 122–131.

ГОСТ 17.1.3.07-82 Охрана природы. Гидросфера. Правила контроля качества воды водоемов и водооточков. М., 1982. 12 с.

Градова Н.Б. Способы биоремедиации нефтезагрязненных почв и грунтов: применимость, эффективность, направления развития // Биотехнология: состояние и перспективы развития: Матер. IV Московского Междунар. конгресса. М., 2007. С. 130.

Градова Н.Б., Горнова И.Б., Эддауди Р., Салина Р.Н. Использование бактерий рода *Azotobacter* при биоремедиации нефтезагрязненных почв // Прикл. биохимия и микробиология, 2003. Т. 39. № 3. С. 318–321.

Григорьев А.М. Особенности развития микроскопических грибов под клевером при загрязнении почв: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2003. 22 с.

Григорьева Н.В. Деструкция цианидов и тиоцианатов ассоциацией гетеротрофных бактерий и ее применение в биотехнологии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2006. 28 с.

Гришина Л.А., Коцник Г.Н., Первова Н.Е. О подходах к изучению свойств почв основных биогеоценозов в целях мониторинга (на примере Звенигородской биостанции) // Экология, 1991. № 5. С. 14–20.

Гродзинский Д.М. Естественная радиоактивность растений и почв. Киев: Наукова думка, 1965. 216 с.

Гродзинский Д.М., Колоний К.Д. Уровни радиоактивного загрязнения растений и изыскание способов их снижения // Радиационные аспекты Чернобыльской аварии. Киев, 1989. Ч. 2. С. 49–54.

Громов Б.В., Павленко Г.В. Экология бактерий. Л.: Изд-во ЛГУ, 1989. 248 с.

Груздева Л.И. Изменение фауны почвенных нематод под действием азотных и фосфорных удобрений // Продуктивность торфяных почв под луговыми агроценозами. Петрозаводск, 1981. С. 64–78.

Груздева Л.И., Соловьева Г.И. Влияние минеральных удобрений на фауну нематод торфяных почв // Биогеохимический круговорот веществ: Тез. докл. Всесоюз. конф. М., 1982. С. 132–133.

Груздева Л.И., Соловьева Г.И. Нематоды естественных биогеоценозов и агроценозов лесостепной зоны Европейской части СССР // Проблемы почвенной зоологии: Матер. докл. IX Всесоюз. совещ. Тбилиси: Мецниереба, 1987. С. 68–69.

Груздева Л.И., Соловьева Г.И., Грабовик А.В. Влияние степени окультуренности торфяников на численность нематод // Принципы и методы изучения почвенного покрова фитопаразитических нематод как компонента биогеоценоза: Тез. докл. Петрозаводск, 1980. С. 21–23.

Гузев В.С., Бондаренко Н.Г., Бызов Б.А. и др. Структура инициированного микробного сообщества как интегральный метод оценки микробиологического состояния почвы // Микробиология, 1980. Т. 69. Вып. 1. С. 134–139.

Гузев В.С., Кураков Н.Г., Бондаренко Н.Г., Мирчинк Т.Г. Иницированное микробное сообщество почвы при действии минерального азота // Микология и фитопатология, 1984. Т. 18. № 1. С. 3–8.

Гузев В.С., Левин С.В. Перспективы эколого-микробиологической экспертизы состояния почв при антропогенных воздействиях // Почвоведение, 1991. № 9. С. 50–62.

Гузев В.С., Намир Х.Ш., Селецкий Г.И., Звягинцев Д.Г. Влияние минерального азота на конкурентные отношения микроорганизмов в почве // Вестн. МГУ. Сер. Почвоведение, 1985. № 1. С. 40–48.

Гулякин И.В., Юдинцева Е.В., Рулевская Н.Н. Фракционный состав ^{90}Sr и калия в растениях при внесении Са, Mg, К и Na в почву // Агрохимия, 1975. № 8. С. 95.

Гуральчук Ж.З. Механизмы устойчивости растений к тяжелым металлам // Физиология и биохимия культурных растений, 1994. Т. 26. С. 107–117.

Гусев В.И., Римский-Корсаков М.Н. Определитель повреждений лесных и декоративных деревьев и кустарников европейской части СССР. М.-Л.: Гослесбумиздат, 1951. 580 с.

Гусев М.В., Минеева Л.А. Микробиология. М.: Академия, 2003. 464 с.

Гусев М.В., Никитина К.А. Цианобактерии (физиология и метаболизм). М.: Наука, 1979. 228 с.

Дабах Е.В., Домрачева Л.И., Кантор Г.Я. Количественная характеристика альго-микологических комплексов луговых и лесных почв // Вестн. Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН, 2005. № 8 (94). С. 16–18.

Даниленко Д.Г. Биомониторинговые методы в природоохранных и эколого-экспертных мероприятиях: Тез. докл. Междунар. симпозиум по биоиндикаторам. Сыктывкар, 2001. С. 43–44.

Данилов В.С., Егоров Н.С. Бактериальная биолюминесценция. М.: Изд-во МГУ, 1985. 152 с.

Данилов В.С. Биосенсоры на основе микроорганизмов // Проблемы экологии и физиологии микроорганизмов: Сб. трудов к 110-летию со дня рожд. проф. Е.Е. Успенского. М., 2000. С. 28–29.

Дауда Т.А. Экспериментальное изучение конкуренции за пищу между фитопланктонными организмами: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1974. 27 с.

Деви С.Д., Прасад М.Н. Антиокислительная активность растений *Brassica juncea*, подвергнутых действию высоких концентраций меди // Физиология растений, 2005. Т. 52. № 2. С. 233–237.

Дедыш С.Н. Метанотрофные бактерии кислых сфагновых болот // Микробиология, 2002. Т. 71. № 6. С. 725–740.

Дедыш С.Н., Паников Н.С. Кинетика окисления метана в сфагновом торфе в зависимости от pH, температуры и концентрации солей // Микробиология, 1997. Т. 66. № 4. С. 569–573.

Демидова С.А., Максимова Е.Ю., Масленникова А.А., Юдина Е.В. Экспериментальная оценка токсического влияния отравляющих веществ кожно-нарывного и кожно-паралитического действия на микробоценоз почвы // Токсикологический вестн., 2006. № 2. С. 10–14.

Демидчик В.В., Соколик А.И., Юрин В.М. Токсичность избытка меди и толерантность к нему растений // Успехи современной биологии, 2001. Т. 121. № 5. С. 511–525.

Дмитриева А.Г. Влияние ионов металлических руд и концентратов на рост и развитие *Microcystis aeruginosa* Kutz. Emend. Elenk. в культуре // «Цветение» воды. Киев: Наукова думка, 1969. Вып. 2. С. 207–215.

Дмитриенко В.К. Комплексы почвенных беспозвоночных как показатель нарушений природной среды // Почвенная фауна и почвенное плодородие. М.: Наука, 1987. С. 308–311.

Добровольская Т.Г., Лысак Л.В., Звягинцев Д.Г. Почвы и микробное разнообразие // Почвоведение, 1996. № 6. С. 669–704.

Добровольская Т.Г., Полянская Л.М., Головченко А.В. и др. Микробный пул в торфяных почвах // Почвоведение, 1991. № 7. С. 69–77.

Добровольский Г.В., Никитин Е.Д. Экологические функции почвы. М.: Изд-во МГУ, 1986. 136 с.

Довлетярова Э.А. Изменение биохимической активности бактерий под влиянием свинцового загрязнения дерново-подзолистой почвы // Докл. ТСХА. М., 2004. Вып. 276. С. 342–346.

Доклад о выполнении Рослесхозом обязательств России по сохранению биологического разнообразия лесов для IX конференции сторон КБР // Лесохозяйственная информация, 2008. № 6–7. С. 83–92.

Долгин М.М., Зиновьева А.Н., Кулакова О.И. и др. Наземные беспозвоночные животные в системе мониторинга на европейском Севере // Международный контактный форум по сохранению местообитаний в Баренцовом регионе. IV совещание. Сыктывкар, 2005. С. 11–64.

Домнина Е.А. Изменения в азотном метаболизме лишайников под влиянием выбросов Кирово-Чепецкого химического комбината // Бот. журн., 2007. Т. 92. № 4. С. 1853–1860.

Домнина Е.А., Шапиро И.А., Быков О.Д. Изменение фотосинтеза и дыхания лишайников в районе Кирово-Чепецкого химического комбината // Бот. журн., 2004. Т. 89. № 12. С. 515–523.

Домрачева Л.И. «Цветение» почвы и закономерности его развития. Сыктывкар, 2005. 336 с.

Домрачева Л.И. Новая монография о микроскопических грибах // Теоретическая и прикладная экология, 2008. № 2. С. 95–96.

Домрачева Л.И., Дабах Е.В., Кондакова Л.В., Вараксина А.И. Альго-микологические фитотоксические комплексы при химическом загрязнении почв // Лекции и доклады XIII Всероссийской школы «Экология и почвы». Пуццоно, 2006. Т. 5. С. 88–98.

Домрачева Л.И., Кондакова Л.В., Ашихмина Т.Я. и др. Применение тетраэдрично-топографического метода определения дегидрогеназной активности цианобактерий в загрязненных средах // Теоретическая и прикладная экология, 2008. № 2. С. 23–28.

Домрачева Л.И., Кондакова Л.В., Огородникова С.Ю. и др. Альго-цианобактериальные комплексы в диагностике состояния почвы, загрязненной свинцом и метилфосфоновой кислотой // Современные проблемы загрязнения почв: Матер. II Междунар. науч. конф. М., 2007. Т. 2. С. 341–343.

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., Панкратова Е.М., Перминова Г.Н. Оценка биологического состояния почвы по ее «цветению» // Почвоведение, 1992. № 11. С. 71–80.

Домрачева Л.И., Трефилова Л.В. Использование почвенных цианобактерий при выращивании посадочного материала ели и сосны // Почвы – национальное достояние России: Матер. IV съезда Докучаевского об-ва почвоведов. Новосибирск, 2004. Кн. 2. С. 330.

Домрачева Л.И., Трефилова Л.В., Ветлужских И.Л. Цианобактериальное ингибирование фузариозных инфекций // Вопросы экологии и природопользования в аграрном секторе. М.: АНК, 2003. С. 236–240.

Домрачева Л.И., Трефилова Л.В., Ветлужских И.Л. Цианобактериальный контроль за развитием фитопатогенных грибов // Актуальные проблемы регионального экологического мониторинга: теория, методика, практика: Сб. матер. Всерос. науч. школы. Киров, 2003. С. 242–245.

Домрачева Л.И., Трефилова Л.В., Третьякова А.Н. и др. Биологическая защита семян от болезней в питомниках // Леса Кировской области / Под ред. А.И. Видякина, Т.Я. Ашихминой, С.Д. Новоселова. Киров: ОАО «Кировская областная типография», 2008. С. 292–299.

Домрачева Л.И., Штина Э.А. Структура группировок водорослей при «цветении» почвы // Бот. журн., 1985. Т. 70. № 2. С. 180–187.

Доровских Г.Н., Степанов В.Г., Седрицева В.А. Паразиты и их компонентные сообщества как индикаторы состояния гидробиоценозов и популяций рыб и ихтиопаразитологическая обстановка в водоемах Северо-Востока европейской части России // Материалы Международного контактного форума по сохранению местообитаний в Баренцевом море. Сыктывкар, 2006. С. 17–20.

Доронин Ю.К. Сперматозоиды костистых рыб как тест-объект эколого-эмбриологических исследований // Биологический контроль окружающей среды. Биоиндикация и биотестирование / Под ред. О.П. Мелеховой и Е.И. Егоровой. М.: Академия, 2007. С. 230.

Дорохова М.Ф., Патова Е.Н., Кемаева Н.В. Почвенные водоросли – индикаторы трансформированных почв в сфере влияния шахты «Юнь-Яга» (Воркутинский промышленный район) // Освоение Севера и проблемы природовосстановления: Тез. докл. V Междунар. конф. Сыктывкар, 2001. С. 75–76.

Дубовик И.Е. Альгоиндикация почв, загрязненных нефтью и продуктами ее переработки // Современные проблемы биоиндикации и биомониторинга: Тез. докл. XI Междунар. симпозиума по биоиндикаторам. Сыктывкар, 2001. С. 54.

Дубовик И.Е. Водоросли эродированных почв и альгологическая оценка почвозащитных мероприятий. Уфа: Изд-во Башкирского ун-та, 1995. 156 с.

Дунайцев И.А., Азбаров Г.И. Технология биодеструкции ядохимикатов и отравляющих веществ в водной и воздушной среде // Вода и экологические проблемы и решения, 2003. № 3. С. 53–57.

Духовский П., Юкнис Р., Бразайтите А., Жукаускайте И. Реакция растений на комплексное воздействие природных и антропогенных стрессоров // Физиология растений, 2003. Т. 50. № 2. С. 165–173.

Дужаева И.В. Полуэсткокрылые в экспресс-оценке состояния сохранности лесных экосистем // Современные проблемы биоиндикации и биомониторинга: Тез. докл. XI Междунар. симпозиума по биоиндикаторам. Сыктывкар, 2001. С. 55–56.

Дякун Ф.А. Оценка эффективности системы государственного учета лесного фонда (ГУЛФ) и основные положения концепции ГУЛФ // Лесохозяйственная информация, 2001. № 3. С. 2–5.

Евдокимова Г.А. Эколого-микробиологические основы охраны почв в условиях промышленного воздействия на Крайнем Севере: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1990. 36 с.

Евдокимова Г.А. Эколого-микробиологические основы охраны почв Крайнего Севера. Апатиты, 1995. 272 с.

Евдокимова Г.А., Мозгова Н.П. Аккумуляция меди и никеля почвенными грибами // Микробиология, 1991. Т. 60. Вып. 5. С. 801–807.

Евсеева Л.С., Перельман А.И., Иванов К.Е. Геохимия урана. Изд. 2-е, перераб. и доп. М.: Атомиздат, 1974. 280 с.

Егорова Е.И. Исследование природных вод и почв методами биотестирования. Обнинск: ИАТЭ, 2004. 52 с.

Елинов Н.П. Токсиногенные грибы в патологии человека // Проблемы медицинской микологии, 2002. Т. 4. № 1. С. 31–38.

Елинов Н.П., Ананьева Е.П., Яскович Г.А. Сорбционная активность экзогликанов по отношению к ионам тяжелых металлов // Прикл. биохим. и микробиол., 1999. Т. 35. № 2. С. 190–193.

Еремеева Н.И. Влияние загрязнения корма твердыми выбросами металлургических предприятий на развитие листогрызущих чешуекрылых: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1990. 17 с.

Еремеева Н.И. Шмели – объекты биомониторинга в городских ценозах // Современные проблемы биоиндикации и биомониторинга: Тез. докл. XI Междунар. симпозиума по биоиндикаторам. Сыктывкар, 2001. С. 59–60.

Ермаков А.И., Арасимович В.В., Смирнова-Иконникова М.И. и др. Методы биохимического исследования растений. Изд. 2-е. Л.: «Колос», 1972. С. 269–271.

Ермаков Е.И., Панова Г.Г., Степанова О.А. Стратегия биоремедиации химически загрязненных экосистем // Экология, 2005. № 3. С. 193–200.

Ермакова И.Т., Шушкова Т.В., Старовойтов И.И. и др. Разработка методов фитобиоремедиации почв, загрязненных продуктами детоксикации отравляющих веществ // Поиск и использование новых биомолекул: биоразнообразие, окружающая среда, биомедицина: Тр. Междунар. конф. «Наука и бизнес». Пушкино, 2004. С. 55–56.

Жариков Г.А., Соколов М.С., Дядищев Н.Р. Эколого-токсикологическая оценка мероприятий по биоремедиации почв // III Московский Международный конгресс «Биотехнология: состояние и перспективы развития»: Материалы конгресса. М., 2005. Ч. 2. С. 14.

Жигальский О.А. Оценка информативности индикаторных характеристик экосистем / Проблемы оценки состояния почв, растительного и животного покрова. Матер. регион. науч.-метод. семинара. Киров, 1995. С. 39–47.

Жилин О.В. Биосорбция и трансформация золота и сопутствующих тяжелых металлов микромицетами: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 2003. 24 с.

Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) как индикаторы антропогенных нарушений природных систем / Биоиндикаторы и биосистемы в оценке окружающей среды техногенных территорий // Под ред. Т.Я. Ашихминой и Н.М. Алалыкиной. Киров: О-Краткое, 2008. С. 226–228.

Заварзин Г.А. Анти-Рынок в природе // Природа, 1995. № 3. С. 46–60.

Заварзин Г.А. Лекции по природоведческой микробиологии. М.: Наука, 2003. 348 с.

Заварзин Г.А., Крылов Н.Н. Цианобактериальные сообщества – колодец в прошлое // Природа, 1983. № 3. С. 59–68.

Завацкая О.Н. Болезни леса, их профилактика и меры борьбы // Леса Кировской области / Под ред. А.И. Видякина, Т.Я. Ашихминой, С.Д. Новоселова. Киров: ОАО «Кировская областная типография», 2008. С. 282–292.

Завьялов Е.В. Эколого-токсикологическое воздействие кожно-резорбтивных отравляющих веществ на фауну: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Волгоград, 1995. 18 с.

Закалюкина Ю.В. Почвенные ацидофильные актиномицеты: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Изд-во МГУ, 2003. 23 с.

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: Матер. I Всерос. науч.-практ. конф. Уфа: Изд-во БГПУ, 2006. С. 49–51.

Закирова З.Р., Дубовик И.Е., Киреева Н.А. Распространение *Nostoc commune* в антропогенно-нарушенных почвах республики Башкортостан и сопутствующие ему организмы // Особь и популяция – стратегии жизни: Матер. докл. IX Всерос. популяционного семинара. Уфа. Издательский дом ООО «Вили Окслер», 2006. Ч. 1. С. 337–342.

Заленский О.В., Семихатова О.А., Вознесенский В.Л. Методы применения радиоактивного углерода C^{14} для изучения фотосинтеза. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1955. 90 с.

Заугольнова Л.Б. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 182 с.

Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В. Современные представления о структуре и динамике растительного покрова как основа для разработки методов сохранения биоразнообразия // Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России. М.: Научный мир, 2000. С. 9–14.

Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В., Комаров А.С., Ханина П.Г. Мониторинг фитопопуляций // Успехи современной биологии, 1993. Т. 113. Вып. 4. С. 402–414.

Захаров В.К. Лесная таксация. М.: Высшая школа, 1961. 360 с.

Захаров В.М., Баранов А.С., Борисов В.И. Здоровье среды: методика оценки. М., 2000. 63 с.

Звягинцев Д.Г. Почва и микроорганизмы. М.: Изд-во МГУ, 1987. 256 с.

Звягинцев Д.Г., Бабьева И.П., Зенова Г.М. Биология почв. М.: Изд-во МГУ, 2005. 445 с.

Звягинцев Д.Г., Дмитриев Е.А., Кожевин П.А. О люминесцентно-микроскопическом изучении почвенных микроорганизмов // Микробиология, 1978. Т. 47. № 6. С. 1091–1096.

Звягинцев Д.Г., Добровольская Т.Г., Бабьева И.П., Чернов И.Ю. Развитие представлений о структуре микробных сообществ почв // Почвоведение, 1999. № 1. С. 134–144.

Звягинцев Д.Г., Зенова Г.М. Экология актиномицетов. М.: Геос, 2001. 257 с.

Звягинцев Д.Г., Кураков А.В., Умаров М.М., Филипп Э. Микробиологические и биохимические показатели загрязнения свинцом дерново-подзолистой почвы // Почвоведение, 1997. № 9. С. 1124–1131.

Зенова Г.М. Почвенные актиномицеты редких родов. М.: Изд-во МГУ, 2000. 81 с.

Зенова Г.М., Закалюкина Ю.В., Звягинцев Д.Г. Ацидотолерантные актиномицеты в почвах // Почвоведение, 2000. № 9. С. 1114–1116.

Зимин В.Б. Особенности распространения, формирования ареала и возможности ранней диагностики неблагоприятия вида птиц // Современные проблемы биоиндикации и биомониторинга: Тез. докл. XI Междунар. симпозиума по биоиндикаторам. Сыктывкар, 2001. С. 67–68.

Зимин В.Б. Повышенная эмбриональная смертность животных как индикатор засорения природной среды гербицидами // Современные проблемы биоиндикации и биомониторинга: Тез. докл. XI Междунар. симпозиума по биоиндикаторам. Сыктывкар, 2001. С. 68–69.

Злобин Ю.А., Миркин Б.М. Агрэкология: круг проблем и перспективы // Биологические науки, 1992. № 1. С. 5–11.

Зяблых Р.Ю. Консорциумы микроорганизмов на основе почвенных азотфиксирующих цианобактерий и их агробиотехнологический потенциал: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ставрополь, 2008. 18 с.

Иванов А.И. Использование живых организмов различных таксономических групп для биоиндикации состояния окружающей среды // Теоретическая и прикладная экология, 2007. № 2. С. 73–77.

Иванов А.И., Костычев А.А. Характер накопления некоторых металлов и мышьяка в базидиомах грибов порядка *Boletales* // Микология и фитопатология, 2007. Т. 41. № 6. С. 500–505.

Иванов В.Б., Быстров Е.И., Серегин И.В. Сравнение влияния тяжелых металлов в связи с проблемой специфичности и избирательности их действия // Физиология растений, 2003. Т. 50. № 3. С. 445–454.

Иванова А.Е., Марфенина О.Е., Суханова И.С., Макарова Н.В. Микроскопические грибы в почвах, приземных слоях воздуха и снеговом покрове города Москвы // Современная микология в России: Тез. докл. II съезда микологов России. М.: Нац. акад. микологии, 2008а. С. 98–99.

Иванова А.Е., Суханова И.С., Марфенина О.Е. Функциональное разнообразие микроскопических грибов в городских почвах разного возраста формирования // Микология и фитопатология, 2008б. Т. 42. № 5. С. 450–460.

Иванова А.М., Кирицдели И.Ю., Мельник В.А. Микробиоты в антропогенно-загрязненной среде Санкт-Петербурга // Проблемы лесной фитопатологии и микологии: Матер. VI Междунар. конф. М.-Петрозаводск, 2005. С. 158–162.

Иванова Л.В. Пресноводные губки как объект экологических исследований // Материалы межвузовской научно-практической конференции «Биология и экология в системе современного педагогического образования». СПб.-Ставрополь, 1994. Ч. 2. С. 180–183.

Игнатенко А.А., Тарабрин В.П. Поступление тяжелого азота в растения под влиянием сернистого газа // Интродукция и акклиматизация растений. Киев, 1986. № 5. С. 28–30.

Игнатов Г.Г., Ковачева Т.И., Васильева В.Н. Влияние органических кислот на ассимиляцию нитратов растениями сои и адгезию *Bradyrhizobium japonicum* к корням // Физиология растений, 2000. Т. 47. № 1. С. 21–26.

Игошина Т.И., Косицин А.В. Устойчивость к свинцу карбоангидразы *Melica nutans* (Росаеae) // Бот. журн., 1990. № 8. С. 1144–1150.

Ижевский С.С. Чужеземные насекомые как биоагрессоры // Экология, 1995. № 2. С. 119–123.

Изменения, вносимые в методику «Определения токсичности проб поверхностных, грунтовых, питьевых, сточных вод, водных вытяжек из почвы, осадков сточных вод и отходов по изменению оптической плотности культуры водоросли хлорелла (*Chlorella vulgaris* Beijer)» ФР.1.39.2004. 01143.

Изучение популяций животных в целях биомониторинга / Под ред. проф. Л.А. Коробейниковой. Вологда, 1999. С. 11–12.

Ильичев В.Д., Галушин В.М. Птицы как индикатор загрязненности среды ядохимикатами // Биологические методы оценки природной среды. М.: Наука, 1978. С. 159–180.

Илькун Г.М. Газоустойчивость растений. Киев, 1971. 83 с.

Ильчибакиева Э.У., Автономова А.В., Марченко М.Ю. и др. Изучение биодеструкции нефти базидиомицетами // Иммунология. Аллергология. Инфектология, 2009. № 2. С. 179.

Илляетдинов А.Н. Имобилизация металлов микроорганизмами и продуктами их жизнедеятельности // Микроорганизмы как компонент биогеоценоза. М.: Наука, 1984. С. 18–31.

Иноземцев А.А. Птицы и лес. М.: Агропромиздат, 1987. 302 с.

Инсарова И.Д. Влияние сернистого газа на лишайники // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л., 1982. Т. 5. С. 33–48.

Ионенко И.Ф., Анисимов А.В., Романов А.В. Влияние водного стресса и хлорида ртути на трансляционную диффузию воды в корнях проростков кукурузы // Физиология растений, 2003. Т. 50. № 1. С. 88–93.

Ипатов В.С., Кирикова Т.Н., Линдеман Т.Н. Об оценке степени участия видов в структуре растительного покрова // Бот. журн., 1966. Т. 51. № 8. С. 1121–1126.

Исаев А.С., Сухих В.И. Аэрокосмический мониторинг лесных ресурсов // Лесоведение, 1986. № 6. С. 11–21.

Исаев В.А. Эколого-физиологические адаптации мокрецов. Иваново, 1997. 70 с.

Исаков Ю.А. Процесс синантропизации животных, его следствия и перспективы // Синантропизация и domestикация животного населения. М.: Изд-во МГУ, 1969. С. 3–6.

Исаков Ю.И., Казанская Н.С., Тишков А.А. Зональные закономерности динамики экосистем. М.: Наука, 1986. 150 с.

Искра А.А., Бахуров В.Г. Естественные радионуклиды в биосфере. М.: Энергоиздат, 1981. 124 с.

Кабата-Пендиас А., Пендиас Х. Микроэлементы в почвах и растениях. М.: Мир, 1989. 439 с.

Кабиров Р.Р. Альгоиндикация с использованием почвенных водорослей (методологические аспекты) // Альгология, 1993. № 3. С. 73–82.

Кабиров Р.Р. О почвенных водорослях городских территорий // Тезисы докладов VII делегатского съезда Всесоюзного ботанического общества. Л.: Наука, 1983. С. 84.

Кабиров Р.Р., Шилова И.И. Почвенные водоросли свалок и полигонов бытовых и промышленных отходов в условиях крупных промышленных городов // Экология, 1990. № 5. С. 10–18.

Кабиров Т.Р. Использование многоуровневой системы индикации биологической активности почв для оценки эффективности методов биорекультивации нефтезагрязненных территорий: Дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 2009. 168 с.

Кадырова Г.Х. Продуцирование ауксинов цианобактериями // Узб. биол. журн., 2004. № 4. С. 9–13.

Казнина Н.М., Лайдинен Г.Ф., Титов А.Ф., Таланов А.В. Влияние свинца на фотосинтетический аппарат однолетних злаков // Известия РАН. Серия биологическая, 2005. № 2. С. 184–188.

Кайбияйнен Л.К., Хари П., Софронова Г.И., Болондинский В.К. CO₂-газообмен in vivo – тест состояния растения при длительном воздействии токсических поллютантов // Физиология растений, 1994. Т. 41. № 5. С. 788–793.

Калинин А.А. Цианобактерии как возможные компоненты диазотрофных микробных ассоциаций и их влияние на растения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1995. 23 с.

Калинин А.А., Домрачева Л.И., Третьякова А.Н., Трефилова Л.В. Антагонистическое действие почвенных цианобактерий на фитопатогенный гриб *Fusarium culmorum* и перспективы их использования для биологической защиты растений от заболеваний // Здоровье – Питание – Биологические ресурсы: Матер. Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 125-летию со дня рождения академика Н.В. Рудницкого. Киров, 2002. Т. 1. С. 377–383.

Калининская Т.А., Лаврова В.А. Состав азотфиксирующих бактерий в целинных, лесных и окультуренных дерново-подзолистых почвах // Микробиология, 1988. Т. 57. № 5. С. 868–873.

Капралов А.А., Донченко Г.В., Петрова Г.В. Роль витамина Е в процессах функционирования клетки. Антиоксидантные и неантиоксидантные механизмы // Успехи современной биологии, 2003. Т. 123. № 6. С. 573–589.

Каравайко Г.И., Щгурцов Л.В., Сафонова О.Ф. и др. Использование микроорганизмов для повышения извлечения алюминия из алюмогетит-содержащих бокситов // Цвет. мет., 1990. № 9. С. 54–56.

Карасева Э.В., Гирич И.Е., Худокормов А.А. и др. Биоремедиация черноземной почвы, загрязненной нефтью // Биотехнология, 2005. № 2. С. 67–72.

Каратаев А.Б., Ельшин С.В., Ходырев Н.Н., Алалыкина Н.М. Лесохозяйственная деятельность и изменения в животном населении Кировской области // Вятская земля в прошлом и настоящем (к 125-летию со дня рождения П.Н. Луппова): Тез. докл. науч. конф. Киров, 1992. С. 62–64.

Каратыгин И.В. Грибные организмы и их роль в эволюции экосистем // Бот. журн., 1994. Т. 79. № 2. С. 13–20.

Каратыгин И.В. Происхождение и эволюция грибов / Микология сегодня // Под ред. Ю.Т. Дьякова и Ю.В. Сергеева. М.: Национальная академия микологии, 2007. С. 10–29.

Карганова Г.А. К вопросу о биодиагностическом потенциале почвенных раковинных амёб (Protozoa, Testacca) // // Современные проблемы биоиндикации и биомониторинга: Тез. докл. XI Междунар. симпозиума по биоиндикаторам. Сыктывкар, 2001. 402 с.

Карганова Г.А. Почвенные раковинные амёбы (Protozoa, Testacida) как показатели условий среды // Биологическая индикация в антропоэкологии: Матер. II Всесоюз. совещ. по космической антропологии. Л., 1984. С. 120–125.

Карганова Г.А. Раковинные амёбы (Protozoa, Testacida) лесных почв Подмоскovie как показателя почвенных свойств // Проблемы почвенной зоологии. Минск: Наука и техника, 1978. С. 116–118.

Катаев Г.Д. Мелкие млекопитающие – индикаторы антропогенного воздействия в условиях Севера // Влияние промышленных предприятий на окружающую среду: Тез. докл. Пуцдино, 1984.

Категории состояния основных лесобразующих пород Московской области. М., 2000. 40 с.

Кацы Е.И. Генетико-биохимические и экологические аспекты подвижности и хемотаксиса у фитопатогенных, симбиотических и ассоциированных с растениями бактерий // Успехи современной биологии, 1996. Т. 116. Вып. 5. С. 579–591.

Келлер Б.А. Растительный мир русских степей, полупустынь и пустынь. Воронеж, 1926. Вып. 2. С. 1–16.

Ким А.А., Песцов Г.В., Ядгаров Х.Т. и др. Микроорганизмы – деструкторы полихлорированных бифенилов // Прикл. биохимия и микробиология, 2004. Т. 40. № 1. С. 70–73.

Киреева Н.А. Микробиологические процессы в нефтезагрязненных почвах. Уфа: БашГУ, 1994. 172 с.

Киреева Н.А., Бакаева М.Д., Галимзянова Н.Ф. Влияние нефтепродуктов на комплекс почвенных микромицетов // Микология и фитопатология, 2004. Т. 38. № 1. С. 27–33.

Киреева Н.А., Бакаева М.Д., Тарасенко Е.М. и др. Снижение фитотоксичности нефтезагрязненной серой лесной почвы при биорекультивации // Агрохимия, 2003. № 2. С. 50–55.

Киреева Н.А., Дубовик И.Е., Закирова З.Р. Консортивные связи цианобактерий типичного чернозема при загрязнении нефтью // Почвоведение, 2007. № 6. С. 749–755.

Киреева Н.А., Кабилов Т.Р., Дубовик И.Е. Комплексное биотестирование нефтезагрязненных почв // Теоретическая и прикладная экология, 2007. № 1. С. 65–68.

Киреева Н.А., Кузяхметов Г.Г., Мифтахова А.М., Водопьянов В.В. Фитотоксичность антропогенно загрязненных почв. Уфа: Гилем, 2003. 266 с.

Киреева Н.А., Рафикова Г.Ф., Галимзянова Н.Ф. и др. Комплекс микробиоты нефтезагрязненного чернозема, выщелоченного при рекультивации биопрепаратом Ленойл // Микология и фитопатология, 2008. Т. 42. № 1. С. 57–63.

Кирпенко Ю.А., Сиренко Л.А., Орловский В.М., Лукина Л.Ф. Токсины синезеленых водорослей и организм животного. Киев: Наукова думка, 1977. 250 с.

Кирцидели И.Ю., Воробьев Н.И., Терешкова О.М. Сообщества микробиоты из почв подзоны типичных тундр в районе северного побережья Таймырского озера // Микология и фитопатология, 1996. Т. 30. № 2. С. 9–13.

Клайн Н.П., Уморин П.П. О механизме выделения водорослями органических экзометаболических // Биол. науки, 1990. № 7. С. 52–58.

Клауснитцер Б. Экология городской фауны: Пер. с нем. М.: Мир, 1990. 246 с.

Климашевский Э.Л., Березовский К.К. О генотипической устойчивости растений к ионной токсичности в зоне корней // Физиол. растений, 1973. Т. 20. № 1. С. 66.

Книстаускас А.Ю. Возможность использования лесных дуплогнездинок в качестве индикаторов воздействия загрязнения воздуха на лесные экосистемы // XVIII Междунар. орнитологический конгресс: Тез. докл. М., 1982.

Кобзев В.А. Взаимодействие загрязняющих почву тяжелых металлов и почвенных микроорганизмов (обзор) // Загрязнение атмосферы, почвы и растительного покрова. М.: Гидрометеиздат, 1980. Вып. 10(86) С. 51–63.

Ковалевский А.Л. Особенности формирования рудных биогеохимических ореолов / Отв. ред. А.А. Беус. Новосибирск: Наука, 1975. С. 115.

Ковина А.Л. Микробные агроконсорциумы на основе цианобактерий: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2001. 23 с.

Ковина А.Л., Домрачева Л.И., Попов Л.Б. и др. Защитное действие биопрепаратов при выращивании рассады декоративных культур // Региональные и муниципальные проблемы природопользования: Матер. X Всерос. науч.-практ. конф. Киров, 2008. С. 104–105.

Ковина А.Л., Попов Л.Б., Домрачева Л.И. и др. Применение биопрепаратов при выращивании астр в городской среде // Проблемы региональной экологии в условиях устойчивого развития: Матер. VI Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием. Киров: О-Краткое, 2008. Ч. 2. С. 279–281.

Ковина А.Л., Попов Л.Б., Домрачева Л.И., Ковин Д.А. Перспективы применения биопрепаратов при выращивании декоративных культур // Проблемы региональной экологии в условиях устойчивого развития: Матер. Всерос. науч.-практ. конф. Киров, 2007. Ч. 2. С. 83–85.

Кожевин П.А. «Здоровье» почвы как проблема биотехнологии // Биотехнология: состояние и перспективы развития: Матер. Междунар. конгресса. М., 2007. Ч. 2. С. 114.

Кожевин П.А. Биотический компонент качества почвы и проблема устойчивости // Вестн. МГУ. Сер. 17. Почвоведение, 2001. № 4. С. 44–47.

Кожевин П.А. Микробные популяции в природе. М.: Изд-во МГУ, 1989. 175 с.

Кожевин П.А. Экология почвенных микроорганизмов // Экология микроорганизмов. М.: Академия, 2004. С. 71–94.

Кожевин П.А., Полянская Л.М., Звягинцев Д.Г. Динамика развития различных микроорганизмов в почве // Микробиология, 1979. Т. 48. С. 490–494.

Кожевина Л.С., Кожевин П.А., Корф Г.Л. Расписание появления колоний бактерий на питательной среде характеризует условия в природных местообитаниях // ДАН, 1995. Т. 341. № 4. С. 569–570.

Кожова О.В. Введение в гидробиологию: Учеб. пособие. Красноярск: Изд-во Красноярского ун-та, 1987. 242 с.

Кожова О.М. Подходы к экологической оценке водоемов // Прогнозирование экологических процессов. Новосибирск: Наука, 1986. С. 26–34.

Козлов К.С. Влияние загрязнения почвы нефтепродуктами на дождевых червей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2003. 13 с.

Козлов М.В. Влияние антропогенных факторов на популяции наземных насекомых // Итоги науки и техники. ВИНТИ. Сер. «Энтомология», 1991. Т. 13. 191 с.

Колесникова А.А. Стафилиниды (Coleoptera, Staphilinidae) как биоиндикаторная группа в экологических исследованиях // Экология-98: Тез. докл. конф. молодых ученых и специалистов. Архангельск, 1998. С. 88.

Колесникова А.А., Таскаева А.А. Беспозвоночные животные и оценка состояния почв // Матер. Всерос. науч. школы. Киров, 2003. Вып. 1. С. 135–137.

Количественные методы в почвенной зоологии / Ю.Б. Вызова, М.С. Гиляров, В. Дунгер и др. М.: Наука, 1987. 287 с.

Колтунов Е.В. Насекомые-фитофаги лесных биогеоценозов в условиях антропогенного воздействия. Екатеринбург: Наука, 1993. 137 с.

Колупаев А.В., Ашихмина Т.Я., Широких И.Г. Реакция почвенных микромицетов на пестицидное загрязнение // Иммунопатология. Аллергология. Инфектология, 2009. № 2. С. 50–51.

Комарова Л.Н. Методические указания и рекомендации к проведению летней полевой практики по курсу «Зоология». Обнинск, 2005. С. 14–15.

Кондакова Л., Домрачева Л., Дабах Е., Плетнева А. Принципы диагностики состояния почвы с использованием количественных характеристик альго-микологических комплексов // Вестн. Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН, 2008. № 6. С. 12–15.

Кондакова Л.В. Изменение сообществ почвенных водорослей при мелиорации дерново-подзолистых почв: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1984. 16 с.

Кондакова Л.В., Голованова А.А., Ходырева Н.В., Шумник Е.С. Экологические аспекты морфологической изменчивости пыльцы *Pinus silvestris* // Актуальные проблемы регионального экологического мониторинга: теория, методика, практика. Киров, 2004. С. 227–228.

Кондрухова С.В. Итоги инвентаризации орнитофауны заповедника «Нургуш» // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства: Матер. Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 80-летию ВНИИОЗ. Киров, 2002.

Конешова Е.А. Эколого-токсикологическое воздействие зомана и продуктов его детоксикации на животных: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Волгоград, 1996. 17 с.

Коннова С.А., Брыкова О.С., Сачкова О.А. и др. Исследование защитной роли полисахаридсодержащих компонентов капсулы бактерий *Azospirillum brasilense* // Микробиология, 2001. Т. 70. № 4. С. 503–508.

Коновалов А.Ф., Болотова Н.Л. Применение методов морфологической индикации рыб для оценки загрязнения Белого озера тяжелыми металлами // Современные проблемы биоиндикации и биомониторинга: Тез. докл. XI Междунар. симпозиума по биоиндикаторам. Сыктывкар, 2001. С. 83–84.

Константинов А.С. Общая гидробиология: учебник для студентов биологических специальностей вузов. М.: Высшая школа, 1986. 474 с.

Константинов А.С. Оценка и индикация состояния водных экосистем в условиях антропогенного воздействия // Научные основы контроля качества вод по гидробиологическим показателям: Тр. Всесоюз. конф. Л.: Гидрометеиздат, 1981. С. 75–89.

Копысов В.А. Изменение в фауне Кировской области под влиянием антропогенных факторов // Вятская земля в прошлом и настоящем (к 125-летию со дня рождения П.Н. Луппова): Тез. докл. и сообщений. Киров, 1992. Т. 2. С. 72–73.

Копысов В.А. Изменение в фауне Кировской области под влиянием антропогенных факторов / Животный мир Кировской области. Киров: Изд-во ВГПУ, 2001. Т. 5. С. 4–5.

Корчагин А.А. Строение растительных сообществ // Полевая геоботаника. Л.: Наука, 1976. Т. 5. 316 с.

Косицын А.В., Алексеева-Попова Н.В. Действие тяжелых металлов на растения и механизмы металлоустойчивости // Растения в экстремальных условиях минерального питания / Под ред. М.Я. Школьника, Н.В. Алексеевой-Поповой. Л.: Наука, 1983. С. 5–21.

Косицын А.А. Анатомо-морфологические и физиологические аспекты реакции мхов на загрязнения // Влияние промышленного атмосферного загрязнения на сосновые леса Кольского полуострова. Л., 1990.

Костиков И.Ю. Структура почвенных альгогруппировок зональных типов растительности Каневского заповедника // Заповедники СССР – их настоящее и будущее. Новгород, 1990. С. 102–104.

Костицын В.Г., Зиновьев Е.А., Костицына Н.В. Тяжелые металлы в рыбах Камского водохранилища / Современные проблемы биоиндикации и биомониторинга: Матер. XI Междунар. симпозиума по биоиндикаторам. Сыктывкар, 2001. С. 90.

Костюк В.И., Вихман М.И., Кашулин П.А. и др. Влияние избыточных доз меди на фотосинтетический аппарат растений овса // Агрохимия, 2005. № 12. С. 51–58.

Кочанов С.К. Сообщества птиц антропогенных ландшафтов европейского Северо-Востока России // Экологические аспекты сохранения видового разнообразия на европейском Северо-Востоке России. Сыктывкар, 1996. С. 5–18. (Труды Коми НЦ УрО РАН, № 148).

Кочурова Т.И. Гидробиологический мониторинг р. Вятки в районе водозабора г. Кирова по макрозообентосу / Проблемы региональной экологии в условиях устойчивого развития: Матер. Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием. Киров, 2008. Вып. 4. Ч. 1. С. 335–338.

Кравченко Л.В. Микотоксины как природные контаминанты пищевых продуктов и кормов / Оценка загрязнения пищевых продуктов микотоксинами. М.: Центр Международных Проектов ГКНТ, 1985. Т. 2. С. 7–28.

Красная книга Кировской области: животные, растения, грибы. Екатеринбург, 2001. 288 с.

Кретович В.Л. Обмен азота в растениях. М.: Наука, 1972. 525 с.

Кретович В.Л. Усвоение и метаболизм азота у растений. М.: Наука, 1987. 486 с.

Криволицкий Д.А., Семякина Т.М., Михальцева З.А., Турчанова В.А. Дождевые черви как биоиндикатор радиоактивных загрязнений // Экология, 1980. № 6. С. 67–72.

Криволицкий Д.А. Биоиндикаторы радиоактивного загрязнения // Природа, 1985. № 7. С. 92.

Криволицкий Д.А. Биоиндикаторы радиоактивного загрязнения // Современные проблемы биоиндикации и биомониторинга: Тез. докл. XI Междунар. симпозиума по биоиндикаторам. Сыктывкар, 2001. С. 92.

Криволицкий Д.А. и др. Биоиндикация и экологическое нормирование // Влияние промышленных предприятий на окружающую среду. М., 1987. С. 18–26.

Криволицкий Д.А. и др. Экологическое нормирование на примере радиоактивного и химического загрязнения экосистем // Методы биоиндикации окружающей среды в районах АЭС. М., 1988. С. 4–16.

Криволицкий Д.А. Индикационная зоология // Природа, 1985. № 7. С. 86–91.

Криволицкий Д.А. Почвенная фауна в экологическом контроле. М.: Наука, 1994. 272 с.

Криволицкий Д.А., Михальцева З.А. Биоиндикация действия ионизирующих излучений на наземных и почвенных животных // Прикладные аспекты программы «Человек и биосфера»: Тр. III совещ. по координа-

ции действенности национальных комитетов соц. стран по программе ЮНЕСКО «Человек и биосфера» (МАБ). М., 1983. С. 317–326.

Криволицкий Д.А., Тихомиров Ф.А., Федоров Е.А. Биоиндикация и экологическое нормирование // Влияние промышленных предприятий на окружающую среду. М., 1987. С. 18–26.

Кривошеина Н.П. Современные представления о насекомых-дендробионтах городских экосистем // Дендробионтные насекомые зеленых насаждений г. Москвы. М.: Наука. 1992. С. 5–51.

Круглов Ю.В. Микрофлора почвы и пестициды. М.: Агропромиздат, 1991. 128 с.

Кудерский Л.А., Кусакин А.В., Андреевич Г.В. Ихтиологические критерии биологической индикации экологических нарушений // Биологическая индикация в антропоэкологии. Матер. II Всесоюз. совещ. по космической антропологии. Л., 1984. С. 102–125.

Кузикова Л.И., Медведева Н.Г., Сухаревич В.И. и др. Влияние продуктов гидролиза иприта на микромицеты // Микология и фитопатология, 2007. Т. 41. № 3. С. 252–260.

Кузин А.М. Проблемы современной радиобиологии (Что необходимо знать каждому об атомной радиации). М.: Знание, 1987. 64 с.

Кузнецов В.В. Общие системы устойчивости и трансдукции стрессорного сигнала при адаптации растений к абиотическим факторам // Вестн. Нижегородск. ун-та им. Н. И. Лобачевского. Сер. биол. / Матер. выезд. сессии Об-ва физиол. раст. РАН по пробл. биоэлектр. и адапт. у растений. Н. Новгород: Изд-во ННГУ, 2001. С. 64–68.

Кузнецов В.В. Растение и стресс, или жизнь на грани жизни // Вест. РАН, 2002. Т. 32. № 7. С. 659–662.

Кузнецов М.Ф. Химический анализ почв и растений в экологических исследованиях: Учебное пособие. Ижевск: Изд-во Удмуртского ун-та, 1997.

Кузьминов Д.В. Функциональная роль и экологическая значимость дендрофильной афидофауны в городской и пригородной зоне Воронежа: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж, 2005.

Кузякина Т.И. Экология и геохимическая деятельность микроорганизмов на активных вулканах и в гидротермах. Владивосток: Дальнаука, 2004. 251 с.

Кузяхметов Г.Г. Водоросли зональных почв степи и лесостепи. Уфа: РИО БашГУ, 2006. 286 с.

Кузяхметов Г.Г. Способ оценки загрязнения почв по морфологическим показателям популяций водорослей // Почвоведение, 1993. № 8. С. 114–117.

Кузяхметов Г.Г., Киреева Н.А. Восстановительные сукцессии фотоавтотрофных и гетеротрофных микроорганизмов в нефтезагрязненных почвах // Освоение Севера и проблемы природовосстановления: Тез. докл. V Междунар. конф. Сыктывкар, 2001. С. 48–149.

Кулагин Ю.З. Древесные растения и промышленная среда. М.: Наука, 1974. 126 с.

Куличева Н.Н., Лысак Л.В., Кожевин П.А., Звягинцев Д.Г. Бактерии в почве, опаде и филлосфере городской экосистемы // Микробиология, 1996. Т. 65. Вып. 3. С. 416–420.

Кулько А.Б. Комплексы микроскопических грибов городских почв. Автореф. дис. ... канд. биол. наук М.: Изд-во МГУ, 2000. 24 с.

Кулько А.Б., Марфенина О.Е. Распространение микроскопических грибов в придорожных зонах городских автомагистралей // Микробиология, 2001. Т. 70. № 5. С. 709–713.

Кульский Л.А., Сиренко Л.А., Шкавро З.Н. Фитопланктон и вода. Киев: Наукова думка, 1986. 134 с.

Кунина И.М., Инсарова И.Д., Трушин С.Б. Действие сернистого ангидрида на метаболизм растительной клетки // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеиздат, 1979. С. 87–124.

Куприянова Е.Б. Изменение популяционных параметров у мокриц (Crustacea, Isopoda) при радиоактивном загрязнении / Современные проблемы биоиндикации и биомониторинга: Тез. докл. XI Междунар. симпозиума по биоиндикаторам. Сыктывкар, 2001. С. 102–103.

Кураков А.В. Грибы в круговороте азота в почвах: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2003. 50 с.

Кураков А.В., Звягинцев Д.Г., Филипп З. Изменение комплекса гетеротрофных микроорганизмов при загрязнении дерново-подзолистой почвы свинцом // Почвоведение, 2000. № 12. С. 1448–1456.

Курганов Б.И. Физическая химия. Современные проблемы. М.: Химия, 1985. Т. 5. С. 180–219.

Курдиш И.К., Антонюк Т.С., Чуйко Н.В. Влияние некоторых факторов внешней среды на хемотаксис *Bradyrhizobium japonicum* // Микробиология, 2001. Т. 70. № 1. С. 106–110.

Куркин К.А. Параметры биогеоценозов и системный подход к их определению // Бюл. МОИП, отд. биол., 1980. Т. 25. № 3. С. 40–56.

Кусакин А.В., Андреев Г.В. Влияние гидромелиорации на рыбные запасы // Проблемы оценки состояния почв, растительного и животного мира: Матер. регион. науч.-методич. семинара. Киров, 1995. С. 62–67.

Кочурова Т.И. Биотестирование почв с применением тест-объекта *Daphnia magna* Straus // Биоиндикаторы и биосистемы в оценке окружающей среды техногенных территорий / Под общ. ред. Т.Я. Ашихминой и Н.М. Алалыкиной. Киров: О-Краткое, 2008. С. 126–128.

Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1973. 343 с.

Латыгина Е.П., Лысак Л.В., Бакулина Е.А., Звягинцев Д.Г. Устойчивость аутохтонных почвенных бактерий к шокowym биоцидным воздействиям // Почвоведение, 2006. № 11. С. 1363–1367.

Лебедева Н.В. Птицы как объект биоиндикации // Проблемы почвенной зоологии: Тез. докл. VIII Всесоюз. совещ. Ашхабад, 1984. Кн. 1. С. 107.

Левин С.В., Гузев В.С., Асеева И.В. и др. Тяжелые металлы как фактор антропогенного воздействия на почвенную микробиоту // Микроорганизмы и охрана почв. М.: Изд-во МГУ, 1989. С. 5–46.

Левич А.П. Экологические подходы к регулированию типов «цветения» эвтрофных водоемов // ДАН, 1995. Т. 341. № 1. С. 130–133.

Левич А.П., Личман Е.Г. Модельное изучение возможностей направленного изменения структуры фитопланктонных сообществ // Журн. общей биол., 1992. Т. 53. № 5. С. 689–703.

Ленгуорси Т. Жизнь микроорганизмов при экстремальных значениях pH / Жизнь микробов в экстремальных условиях / Под ред. Д. Кашнера. М.: Мир, 1981. С. 322–364.

Лесная энциклопедия. М.: Советская энциклопедия, 1985. Т. 1. 563 с.

Лесная энциклопедия. М.: Советская энциклопедия, 1986. Т. 2. 631 с.

Лесное хозяйство. Терминологический словарь. М.: ВНИИЛМ, 2002. 480 с.

Лесной кодекс Российской Федерации. Принят Гос. Думой 08.11.2006. 62 с.

Летопись природы ГПЗ «Нургуш». (Рукописи заповедника «Нургуш»): кн. 1. Боровка, 2000. 307 с.; кн. 2. Боровка, 2002 а. 186 с.; кн. 3. Боровка, 2002 б. 157 с.; кн. 4. Боровка, 2002 в. 254 с.; кн. 5. Боровка, 2002 г. 180 с.; кн. 6. Боровка, 2002 д. 236 с.; кн. 7. Боровка, 2003. 237 с.; кн. 8. Боровка, 2004. 282 с.; кн. 9. Боровка, 2006. 297 с.; кн. 10. 2007 а. 84 с.; кн. 11. 2007 б. 101 с.; кн. 12. 2008. 123 с.; кн. 13. 2009. 323 с. Рукописи. Хранятся в ГПЗ «Нургуш».

Лешко Ю.В. Зообентос и нефтяное загрязнение р. Ухта (бассейн Печоры) // Современные проблемы водной токсикологии: Тез. докл. Междунар. конф. памяти В.А. Флерова. Борок, 2005. С. 84.

Литвиненко Л.И. Жаброногие рачки рода *Artemia* Leach, 1819 в гипергалинных водоемах Западной Сибири (география, биоразнообразие, экология, биология и практическое использование): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Пермь, 2009. 101 с.

Логинов О.Н. Новые микробиологические препараты для сельского хозяйства и восстановления окружающей среды: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Кашинцево: Всерос. НИИ биол. пром-сти, 2004. 48 с.

Лозовая О.Г., Касаткина Т.П., Подгорский В.С. Поиск биосорбентов тяжелых металлов среди дрожжей различных таксономических групп // Микробиол. журн., 2004. Т. 66. № 2. С. 92–101.

Лопатин В.Д. О методике полевого изучения биогеоценоза и анализа полученных материалов // Экология, 1988. № 1. С. 23–28.

Лыков А.М., Сафонов А.Ф. Биологические показатели плодородия дерново-подзолистой почвы и урожайности зерновых культур при длительном применении удобрений и севооборота // Известия ТСХА, 1985. Вып. 5. С. 3–11.

Лябушева О.А. Накопление элементов (В, Мо, Se, Zn) клетками цианобактерий: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Изд-во МГУ, 2004. 21 с.

Лях С.П. Микробный меланиногенез и его функции. М.: Наука, 1981. 273 с.

Макеева В.М. Роль эколого-генетического мониторинга в оценке процесса деградации экосистем антропогенных ландшафтов (на примере наземных моллюсков) // Современные проблемы биоиндикации и биомониторинга: Тез. докл. XI Междунар. симпозиума по биоиндикаторам. Сыктывкар, 2001. С. 116.

Макров В.А., Шулятьева Н.А. Содержание тяжелых металлов в мужских гонадах серой вороны как критерий загрязненности природной среды / Региональные и муниципальные проблемы природопользования: Матер. V науч.-практ. конф. Кирово-Чепецк, 1998. С. 107–108.

Макрушин А.В. Биологический анализ качества вод. Л.: Изд-во АН СССР, 1974. 224 с.

Максимов Г.Н. Феноиндикация антропогенных вариантов развития фитоценозов // Фенологическая индикация и фенопрогнозирование: Тез. докл. на V Всесоюз. совещ. Л., 1984. С. 11–13.

Малахова Д.В., Анкудинова А.К., Гарабаджиу А.В., Янкевич М.И. Восстановление городских почв, загрязненных полициклическими ароматическими углеводородами, микробиологическим способом // Биотехнология: состояние и перспективы развития: Матер. IV Междунар. конгресса. М., 2007. С. 135.

Малева М.Г., Некрасова Г.Ф. Содержание пигментов как тест-показатель действия тяжелых металлов на высшие водные растения // Нижнетагильская государственная социально-педагогическая академия. Ученые записки. Нижний Тагил, 2004. С. 167–172.

Малый практикум по физиологии растений / Под ред. А.Т. Мокросова М.: Изд-во МГУ, 1994. С. 113–116.

Маркова Г.И. Динамика развития синезеленой водоросли *Microcoleus vaginatus* (Vauch.) Com. в группировке шибляка (миндальника эфемерно-ячменного) // Бот. журн., 1976. № 3. С. 369–373.

Марфенина О.Е. Антропогенная экология почвенных грибов. М.: Медицина для всех, 2005. 196 с.

Марфенина О.Е. Антропогенные изменения комплексов микроскопических грибов в почвах: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1999. 49 с.

Марфенина О.Е. Микологический мониторинг почв: возможности и перспективы // Почвоведение, 1994. № 1. С. 75–80.

Марфенина О.Е. Микробиологические аспекты охраны почв. М.: Изд-во МГУ, 1991. 118 с.

Марфенина О.Е. Нарушение эколого-географической зональности комплексов микроскопических грибов в почвах при антропогенных воздействиях / Перспективы развития почвенной биологии: Тр. Всерос. конф. М.: МАКС-Пресс, 2001. С. 79–93.

Марфенина О.Е. Особенности жизненных циклов микроскопических грибов в почвах при антропогенном воздействии // Антропогенная экология микромицетов. Киев, 1990. С. 12–13.

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. Микроскопические грибы во внешней среде города // Микология и фитопатология, 2002. Т. 36. № 4. С. 22–31.

Марфенина О.Е., Фомичева Г.М. Потенциально патогенные мицелиальные грибы в среде обитания человека; современные тенденции / Микология сегодня / Под ред. Ю.Т. Дьякова и Ю.В. Сергеева. М.: Национальная академия микологии, 2007. С. 235–266.

Марченко С.А., Кожевин П.А. Функциональная реакция микробного сообщества почвы как индикатор загрязнения стойкими органическими загрязнителями // Агро XXI, 2008. № 7–9. С. 31–33.

Материалы ГМС по ст. Котельнич Верхневолжского УГКС. Рукопись ГМС, 1994. 2004.

Медведев Н.В. Охотничье-промысловые животные как биоиндикаторы техногенного загрязнения лесных экосистем // Современные проблемы биоиндикации и биомониторинга: Тез. докл. XI Междунар. симпозиума по биоиндикаторам. Сыктывкар, 2001. С. 126–127.

Медведева Н.Г., Поляк Ю.М., Зиновьева С.В., Зайцева Т.Б. Влияние иприта и продуктов его гидролиза на почвенную микробиоту // Почвоведение, 2000. № 8. С. 1023–1028.

Мелехина Е.Н. Микроартроподы в биоиндикации восстановления загрязненных нефтью тундровых сообществ крайнесеверной тайги // Беспозвоночные европейского Северо-Востока России. Сыктывкар, 2007. С. 57–76. (Труды Коми НЦ УрО РАН: № 183).

Мелехина Е.Н. Панцирные клещи – обитатели эпифитных лишайников в биоиндикации антропогенных загрязнений // Современные проблемы биоиндикации и биомониторинга: Тез. докл. XI Междунар. симпозиума по биоиндикаторам. Сыктывкар, 2001. 402 с.

Мелецис В.П., Спунгис В.В., Шпернберг М.Т. Индикационное значение почвенных беспозвоночных в условиях индустриального загрязнения // Проблемы почвенной зоологии: Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. Киев, 1981. С. 136–137.

Мельцер Н.А., Соромотин А.В. Шмели (Insecta, Hymenoptera) как индикаторы антропогенной нагрузки в городах юга Западной Сибири // Экология, 1998. № 5. С. 414–416.

Меньщикова Е.Б., Зенков Н.К. Антиоксиданты и ингибиторы радикальных окислительных процессов // Успехи современной биологии, 1993. Т. 113. № 4. С. 442–455.

Меренюк Г.В., Загорча К.Л., Фрунзе Н.И. Комплексная оценка почвенного микробоценоза при длительном (38-летнем) применении удобрений // Биодинамика почв. Таллин, 1988. С. 109.

Мерзляк М.Н. Активированный кислород и окислительные процессы в мембранах растительной клетки // Итоги науки и техники. ВИНТИ. Сер. Физиология растений. М., 1989. Т. 6. С. 1–168.

Методика определения токсичности проб вод (природных, хозяйственно-питьевых, промышленных сточных) экспресс-методом с применением прибора «Биотестер», ФР.1.31.2003.00734, 2005.

Методика определения токсичности проб воды и водных вытяжек из почв, осадков сточных вод и отходов по интенсивности бактериальной биолюминесценции тест-системой «Эколюм», ПНД ФТ 14.1:2:3:4.11-04 16.1:2.3:8-04.

Методика определения токсичности проб поверхностных, грунтовых, питьевых, сточных вод, водных вытяжек из почвы, осадков сточных вод и отходов по изменению оптической плотности культуры водоросли хлореллы (*Chlorella vulgaris* Beijer), ФР.1.39.2004.01143, Красноярск: КрасГУ, 2004.

Методика определения токсичности проб почв и донных осадков экспресс-методом с применением прибора «Биотестер», ФР.1.31.2003.00735, 2005.

Методика определения токсичности проб почв и донных осадков экспресс-методом с применением прибора «Биотестер», ФР.1.31.2005.01882, 2005.

Методика определения токсичности проб почв методом биоиндикации по соотношению микромицетов с окрашенным и бесцветным мицелием. Свидетельство об аттестации методики выполнения измерений № 224.03.13.048/2009.

Методические рекомендации по выполнению оценки качества среды. Распоряжение Росэкологии от 16.10.2003 № 460-р.

Методические рекомендации по размещению, территориальной организации и оформлению документации стационаров в государственных заповедниках. М.: Наука, 1987.

Методические указания по проведению учета численности крота. М., 1988. 18 с.

Методы изучения лесных сообществ. СПб.: НИИ Химии СПбГУ, 2002. 240 с.

Методы лишеноиндикации загрязнений окружающей среды. Методическое пособие / А.В. Пчелкин, А.С. Боголюбов. М.: Экосистема, 1997. 25 с.

Методы почвенной микробиологии и биохимии / Под ред. Д.Г. Звягинцева. М.: Изд-во МГУ, 1991. 303 с.

Методы экспериментальной микологии / Под ред. В.И. Билай. Киев: Наукова думка, 1973. 241 с.

Миркин Б.М., Хазиахметов Р.М. Адаптивный подход как центральная задача экологически ориентированного управления агроэкосистемами // Сельскохозяйственная биология, 2001. № 3. С. 3–17.

Мирчинк Т.Г. Почвенная микология. М.: Изд-во МГУ, 1988. 220 с.

Мирчинк Т.Г., Озерская С.М., Марфенина О.Е. Способ выявления типичных для определенных условий комплексов микроскопических грибов на основе характеристики их структуры // Биологические науки, 1982. № 11. С. 61–66.

Михеев А.В. Биология птиц. Полевой определитель птичьих гнезд. М.: Цитадель, 1996. 459 с.

Мозолевская Е.Г. Некоторые понятия и показатели состояния насаждений для целей мониторинга // Экология, мониторинг и рациональное природопользование. М., 2002. Вып. 318. С. 5–13. (Научные труды Московского государственного университета леса).

Молчанова И.В., Караваева Е.Н. Эколого-геохимические аспекты миграции радионуклидов в почвенно-растительном покрове. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2001. 161 с.

Монастырский О.А. Факторы эволюции высокотоксикогенных штаммов рода *Fusarium* в агроценозе // Сельскохозяйственная биология. Сер. Биология растений, 1998. № 1. С. 28–34.

Мониторинг природных сред и объектов. / Под ред. проф. Т.Я. Ашихминой. Киров: Старая Вятка, 2006. 252 с.

Монреальный процесс: критерии и индикаторы сохранения и устойчивого управления лесами умеренной и бореальной зон // Лесохозяйственная информация, 2008. № 10–11. С. 89–96.

Морарь С.Н. Особенности развития водорослей на рисовых полях Кубани: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Краснодар, 1973. 24 с.

Мосина Л.В. Микробные метаболиты как индикатор состояния агроэкосистем // Докл. ТСХА, 2002. № 274. С. 543–545.

Москвина М.И., Бреховских А.А., Никандров В.В. Роль гетеротрофных спутников цианобактерии *Nostoc muscorum* в синтезе сульфида кадмия // Микробиология, 2003. Т. 72. № 2. С. 284–285.

Мухин В.А., Веселкин Д.В., Брындина Е.В. Основные закономерности современного этапа эволюции микобиоты лесных экосистем // Грибные сообщества лесных экосистем / Под ред. В.Г. Стороженко и др. М.-Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2000. С. 26–36.

Нагулевич В.В. Исторические аспекты мониторинга окружающей среды в России // Лесохозяйственная информация, 2008. № 8–9. С. 33–51.

Назаров А.В., Иларионов С.А. Потенциал использования микробно-растительного взаимодействия для биоремедиации // Биотехнология, 2005. № 5. С. 54–62.

Наумова Н.Б., Барсуков П.А. Влияние длительного применения удобрений на запас и динамику биомассы микроорганизмов в дерново-подзолистой почве // Сибирский биологический журнал, 1991. № 3. С. 59–67.

Научно-методическое руководство по организации подсистемы биологического мониторинга природных сред и объектов в рамках государственного экологического контроля и мониторинга объектов хранения и уничтожения химического оружия / Под ред. профессора Т.Я. Ашихминой. Киров: ВятГГУ, 2006. 243 с.

Неганова Л.Б., Казакова Е.Н., Штина Э.А. Роль почвенных синезеленых водорослей в стимуляции углеводородокисляющих микроорганизмов // Актуальные проблемы современной альгологии: Тез. докл. I Всесоюз. конф. Киев: Наукова думка, 1987. С. 171.

Нежлутко М.А. Глобальная оценка лесных ресурсов – 2005: история вопроса и ключевые выводы // Лесохозяйственная информация, 2008. № 5. С. 43–48.

Некрасова К.А. Изменение видового состава и численности водорослей в системе удобрение–почва–растение // Почвоведение, 1989а. № 5. С. 52–58.

Некрасова Н.С., Вигоров Л.С., Вигоров А.Ю. Экологическое разнообразие кровососущих комаров Урала. Екатеринбург: Наука, 2008. 208 с.

Нестеров П.И. Класс Круглых червей Nematoda. Кишинев, 1988. 276 с.

Нечасова И.А., Филонов А.Е. Психротрофные микроорганизмы для биоремедиации нефтяных загрязнений в условиях холодного климата // Экотоксикология – современные биоаналитические системы, методы и технологии. Сб. статей Рос. школы-конф. молодых ученых. Пущино, 2006. С. 56.

Никандров В.В. Неорганические полупроводники в биологических системах: биосинтез, свойства и фотохимическая активность // Успехи биологической химии, 2000. Т. 40. С. 357–396.

Никитина В.Е., Пономарева Е.Г., Аленькина С.А., Коннова С.А. Участие бактериальных лектинов клеточной поверхности в агрегации азоспирилл // Микробиология, 2001. Т. 70. № 4. С. 471–476.

Никитина З.И. Микробиологический мониторинг наземных экосистем // Новосибирск: Наука, 1991. 220 с.

Николаев Ю.А. Внеклеточные факторы адаптации бактерий к неблагоприятным условиям среды // Прикл. биохимия и микробиол., 2004. Т. 40. № 4. С. 387–397.

Николаев Ю.А., Плакунов В.К. Биопленка – «город микробов» или аналог многоклеточного организма? // Микробиология, 2007. Т. 76. № 2. С. 149–163.

Николаевская Т.С. Морфологические особенности пыльцы // Бот. журн., Т. 82. 1997. № 8. С. 88–93.

Ниценко А.А. Растительная ассоциация и растительное сообщество как первичные объекты геоботанического исследования: сущность, свойства, методы выделения. Л., 1971. 184 с.

Ницэ Л. Микробиологическая активность почвы в условиях адаптивного земледелия: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1995. 38 с.

Новиков М.А. О механизме реагирования водных экосистем на стрессовые воздействия // Успехи современной биологии, 1994. Т. 114. Вып. 4. С. 389–394.

Ножевникова А.Н. Биоремедиация загрязненных почв и грунтов // Экология микроорганизмов / Под ред. А.И. Нетрусова. М.: Издательский центр «Академия», 2004. С. 196–199.

Носкова Л.М., Шуктомова И.И. Биологическое поглощение урана и радия в условиях техногенного загрязнения // Биологические эффекты малых доз ионизирующей радиации и радиоактивное загрязнение среды»: Матер. Междунар. конф. Сыктывкар, 2009. С. 185–187.

Носкова Л.М., Шуктомова И.И. Долговременная динамика радиационной обстановки на территории бывшего радиевого производства // Экология. М.: Наука, 2009. № 1. С. 73–76.

Носкова Т.С. Сообщества водорослей некоторых почв Кировской области: Дис. ... канд. биол. наук. Киров, 1968. 286 с.

Об основных положениях лесного мониторинга в России. Постановление Федеральной службы лесного хозяйства России от 21.10.1993. № 10. 12 с.

Овчинников Р.С., Маноян М.Г., Макарова Е.Ю. и др. Оппортунистические микозы животных // Успехи медицинской микологии: Матер. докл. V Всерос. конгресса. М.: Национальная академия микологии, 2007. Т. IX. С. 320–323.

Огородникова С.Ю., Головки Т.К. Влияние метилфосфоновой кислоты на растения пельюшки // Агробиохимия, 2005. № 4. С. 37–41.

Огородникова С.Ю., Головки Т.К., Ашихмина Т.Я. Реакции растений на фосфорорганический ксенобиотик – метилфосфоновую кислоту. Сыктывкар, 2004. 24 с. (Научные доклады / Коми НИЦ УрО РАН; Вып. 464).

Огородникова С.Ю., Кондакова Л.В., Домрачева Л.И. и др. Защитная роль *Nostoc commune* для семян сельскохозяйственных культур при действии токсикантов (модельные опыты) // Проблемы региональной экологии, 2008. № 2. С. 96–100.

- Одум Ю.* Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Одум Ю.* Экология. В 2-х томах. М.: Мир, 1986. Т. 1. 328 с.; Т. 2. 376 с.
- Орлеанский В.К., Герасименко Л.М., Миходюк О.С., Зеленков В.С.* Термофильные цианобактерии – перспективный источник нетрадиционного сырья // III Российская научно-практическая конференция «Актуальные проблемы инноваций с нетрадиционными природными ресурсами и создание функциональных продуктов». М., 2005. С. 20–22.
- Основные направления развития и организации деятельности государственных природных заповедников РФ на период до 2010 года. М., 2001.
- Охалкин А.Г.* Структура и сукцессия фитопланктона при зарегулировании речного стока (на примере р. Волги и ее притоков): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 1997. 48 с.
- Павлов Б.К.* Популяционный подход к экологическому нормированию // Методология экологического нормирования. Харьков, 1990. С. 49.
- Паников Н.С., Горбенко А.Ю., Звягинцев Д.Г.* Пульсационный характер динамики роста микроорганизмов в почве и его природа // Вест. МГУ. Сер. 17. Почвоведение, 1988. С. 34–39.
- Панкратова Е.М.* Почвенные цианобактерии в прошлом Земли и их экологическая роль в настоящем и возможная в будущем // Экология и почвы. Пушино, 2001. С. 84–104.
- Панкратова Е.М.* Роль азотфиксирующих синезеленых водорослей (цианобактерий) в накоплении азота и повышении плодородия почвы: Автореф. дис. ... докт. 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., Домрачева Л.И.* Методы и подходы к стандартизации биологического благополучия почвы в агрогенных системах умеренной зона // Проблемы оценки состояния почв, растительного и животного мира. Киров, 1995а. С. 78–86.
- Панкратова Е.М., Домрачева Л.И.* Экологическое прогнозирование состояния почвы по фототрофным микробным комплексам // Проблемы оценки состояния почв, растительного и животного мира. Киров, 1995б. С. 87–89.
- Панкратова Е.М., Домрачева Л.И., Маркова Г.И.* и др. Биологическая оценка состояния почвы при разных дозах азотных удобрений // Эффективность удобрений и окультуривание почв Северо-Востока Нечерноземной зоны РСФСР. Киров, 1984. С. 111–114.
- Панкратова Е.М., Домрачева Л.И., Перминова Г.Н.* и др. Использование фототрофных микроорганизмов в качестве биоиндикаторов на обеспеченность почвы элементами минерального питания // Сельскохозяйственная биология. Сер. Биология растений, 1994. № 5. С. 96–102.
- Панкратова Е.М., Зяблых Р.Ю., Калинин А.А.* и др. Конструирование микробных культур на основе синезеленой водоросли *Nostoc paludosum* Kutz. // Альгология, 2004. Т. 14. № 4. С. 445–458.

Панкратова Е.М., Зяблых Р.Ю., Ковина А.Л. и др. Исследование формирования и эффективность в агробиотехнологии цианобактериальных консорциумов // 60 лет высшего аграрного образования Северо-Востока Нечерноземья: Матер. I Всерос. науч.-практ. конф. Киров, 2004. С. 161–163.

Панкратова Е.М., Трефилова Л.В. Симбиоз как основа существования цианобактерий в естественных условиях и в конструируемых системах // Теоретическая и прикладная экология, 2007. № 1. С. 4–14.

Панкратова Е.М., Трефилова Л.В., Домрачева Л.И., Третьякова А.Н. Подавление микопаразитов ели и грибных заболеваний сельскохозяйственных культур с помощью цианобактерий // Проблемы лесной фитопатологии и микологии: Матер. Междунар. конгресса. М., 2002. С. 172–175.

Панкратова Е.М., Трефилова Л.В., Зяблых Р.Ю., Устюжанин И.А. Цианобактерия *Nostoc paludosum* Kutz. как основа для создания агрономически полезных микробных ассоциаций на примере бактерий р. *Rhizobium* // Микробиология, 2008. Т. 77. № 2. С. 266–272.

Панфилова И.В., Шулятьева Н.А. Биотестирование почв экспресс-методом с применением прибора «Биотестер» / Биоиндикаторы и биосистемы в оценке окружающей среды техногенных территорий / Под общ. ред. Т.Я. Ашихминой и Н.М. Алалыкиной. Киров: О-Краткое, 2008. С. 129–130.

Парибок Т.А., Сазыкина Н.А., Топорский В.Н., Николаева Т.И. Накопление химических элементов у напочвенных мхов в городе. Бот. журн., 1987. Т. 72. № 7. С. 981–986.

Патова Е.Н. Почвенные синезеленые водоросли в фитоценозах Воркутинской тундры // Биоиндикация состояния природной среды Воркутинской тундры. Сыктывкар, 1996. № 143. С. 49–61.

Паукарт Э., Новакова И. Биоиндикация промышленных загрязнений в ЧССР // Прикладные аспекты программы «Человек и биосфера». М., 1983. С. 39.

Пашков Е.В. Международные стандарты ИСО 14000. Основы экологического управления. М.: ИПК Стандарты, 1997.

Перцовская А.Ф., Русаков Н.В., Тонкопий Н.И., Великанов Н.А. Комплекс показателей для экспериментальной оценки опасности металлосодержащих промышленных отходов // Методология фундаментальных исследований в гигиене окружающей среды. М., 1989. С. 254–259.

Пестов С.В. Биоповреждения листьев древесно-кустарниковой растительности в зоне защитных мероприятий объекта уничтожения химического оружия (Оричевский район Кировской области) // Актуальные проблемы биологии и экологии: Матер. XV молодеж. науч. конф. Сыктывкар. 2008а. С. 235–237.

Пестов С.В. Методика изучения сообществ хортобионтов для оценки состояния экосистем // Биоиндикаторы и биотестсистемы в оценке окружающей среды техногенных территорий / Под общ. ред. Т.Я. Ашихминой, Н.М. Алалыкиной, Киров, 2008б. С. 109–114.

Пестов С.В. Мониторинг фитопатологического состояния листьев деревьев и кустарников // Биоиндикаторы и биотестсистемы в оценке

окружающей среды техногенных территорий / Под общ. ред. Т.Я. Ашихминой, Н.М. Алалыкиной, Киров, 2008в. С. 228–241.

Пестов С.В., Мингалева Н.А., Загирова С.В. Биоповреждения листьев березы (*Betula* sp.) в зеленых насаждениях города Сыктывкара // Проблемы региональной экологии в условиях устойчивого развития: Матер. Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием. Киров, 2008. Вып. VI. Ч. 2. С. 132–135.

Писаренко А.И., Страхов В.В. Лесное хозяйство России: от пользования – к управлению. М.: Юриспруденция, 2004. 552 с.

Пищик В.Н., Воробьев Н.И., Проворов Н.А. Экспериментальное и математическое моделирование популяционной динамики ризосферных бактерий в условиях кадмиевого стресса. Микробиология, 2005. Т. 74. № 6. С. 845–851.

Плешакова Е.В., Дубровская Е.В., Турковская О.В. Приемы стимуляции аборигенной нефтеокисляющей микрофлоры // Биотехнология, 2005. № 1. С. 42–50.

Плешков Б. П. Практикум по биохимии растений. М.: Колос, 1968. 183 с.

Побединский А.В. Сохранять и усиливать средообразующую роль лесов // Лесное хозяйство. 1989. № 10. С. 2–4.

Подашевка О.А., Рахманкулова З.Ф., Федяев В.В., Усманов И.Ю. Оценка устойчивости растений рода *Calendula* L. к повышенному содержанию тяжелых металлов на уровне составляющих дыхательного обмена // Итоги биологических исследований: Сб. науч. трудов. Уфа, 2001. Вып. 7. С. 56.

Подгорский В.С., Касаткина Т.П., Лозовая О.Г. Дрожжи – биосорбенты тяжелых металлов // Микробиол. журн., 2004. Т. 66. № 1. С. 91–103.

Подольская В.И., Грузина Т.Г., Ульберт З.Р. и др. Особенности влияния мышьяка на рост бактерий и АТФазную активность плазматических мембран // Прикладная биохимия и микробиология, 2002. Т. 38. № 1. С. 57–62.

Позднякова Н.Н., Никитина В.Е., Турковская О.В. Биоремедиация нефтезагрязненной почвы комплексом грибов *Pleurotus ostreatus* – почвенная микрофлора // Прикл. биохимия и микробиология, 2008. Т. 44. № 1. С. 69–75.

Положение о лесопатологическом мониторинге. Утв. Федеральной службой лесного хозяйства России 12.09.1997. 5 с.

Полякова Ю.В. Комнатная муха *Musca domestica* L. (Diptera, Muscidae) как биоиндикатор техногенного загрязнения окружающей среды // Энтотомол. обозр., 1998. Т. 77. Вып. 2. С. 289–294.

Полянская Л.М. Микробная биомасса как индикатор экологического состояния почв // Почвы национальное достояние России: Матер. IV съезда Докучаевского об-ва почвоведов. Новосибирск, 2004. Кн. 1. С. 664.

Полянская Л.М. Микробная сукцессия в почве: Дис. ... докт. биол. наук. М.: Изд-во МГУ, 1996. 96 с.

Полянская Л.М. Прямой микроскопический подсчет спор и мицелия грибов в почве // Изучение грибов в биогеоценозах. Свердловск, 1988. С. 30.

Полянская Л.М., Добровольская Т.Г., Павлова О.С. и др. Микробные комплексы в разных типах биогеоценозов Окского заповедника // Микробиология, 1995. Т. 64. № 4. С. 540–547.

Попов В.А. Физиологические и биохимические аспекты устойчивости растений к диоксиду азота // Экологические и физиолого-биохимические аспекты антропоустойчивости растений: Тез. докл. Всесоюз. конф. Таллин, 1986. Ч. II. С. 80–81.

Попова В.В. Влияние селена и цинка на рост *Spirulina platensis* и оптимизация внутриклеточного накопления этих элементов: Дис. ... канд. биол. наук. М., 2004. 91 с.

Попова Н.Н. Методологические аспекты анализа мохового компонента природных и антропогенных экосистем // Актуальные проблемы бриологии: Сб. статей по матер. Междунар. совещ., посвящ. 90-летию со дня рождения А.Л. Абрамовой. СПб., 2005. С. 152–159.

Попова Э.И. О накоплении радия некоторыми водными растениями при повышенном его содержании в природных водоемах / Вопросы гидробиологии. М., 1965. 160 с.

Половичев Б.Г. Влияние газов, выбрасываемых промышленными предприятиями, на показатели качества семян сосны обыкновенной и березы пушистой // Лесоводство, лесные культуры и почвоведение, 1980. № 9. С. 59–62.

Практикум по микробиологии / Под ред. А.И. Нетрусова. М.: Академия, 2005. 603 с.

Преображенский С.М., Галахов Н.Н. Фенологические наблюдения. Руководство. М.: Главное управление по заповедникам, 1948. 158 с.

Прозоров А.А. Рекомбинированные перестройки генома бактерий и адаптация к среде обитания // Микробиология, 2001. Т. 70. № 5. С. 581–594.

Пшеничников Р.А., Закиров Ф.Н., Никитина Н.М. Микробиотест для оценки мониторинга загрязненных почв // Экология, 1995. № 4. С. 332–333.

Равкин Е.С., Куприна А.В., Даниленко Е.А., Равкин Ю.С. Радиоэкологическая сертификация качества среды на основе зоокомпонентов // Биологические методы оценки природной среды. М.: Наука, 1978. С. 159.

Равкин Е.С., Челинцев Н.Г. Методические рекомендации по маршрутному учету населения птиц в заповедниках // Организация научных исследований в заповедниках и национальных парках: Сб. докл. семинара-совещ. М.: ВФДП, 1999. С. 143–156.

Рихтер А., Орлова Н. Опыт учета флоры водорослей в почвах г. Саратова // Научно-агрономический журнал, 1928. № 5–6.

Ровбель Н.М., Гончарова И.А., Томсон А.Э., Пармон С.В. Связывание ионов меди грибами меланинами // Микробиология и биотехнология на рубеже 21 столетия: Матер. Междунар. конф. Минск, 2000. С. 79–80.

Родин Л.Е., Базилевич Н.И. Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности Земного шара. М.-Л.: Наука, 1965. 251 с.

Романов О.В., Алексеев Ю.В., Романов И.А. Влияние структурообразователей почв на поглощение растениями тяжелых металлов / Фундаментальные достижения в почвоведении, экологии, сельском хозяйстве на пути к инновациям. М., 2008. С. 36–37.

Рубцов И.А. Изменение видового состава и численности кровососущих мошек под влиянием деятельности человека // Итоги исследования по проблеме борьбы с гнусом. Новосибирск: Наука, 1967. С. 114–121.

Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем / Под общ. ред. В.А. Абакумова. СПб.: Гидрометеиздат, 1992. 319 с.

Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений / Под общ. ред. В.А. Абакумова. Л.: Гидрометеиздат, 1983. 239 с.

Руководство по определению методом биотестирования токсичности вод, донных отложений, загрязняющих веществ и буровых отходов: РЭФИЯ. НИИ Природа. М., 2002. С. 20–26.

Руководство по проектированию, организации и ведению лесопатологического мониторинга. Утв. приказом Рослесхоза 29.12.2007 г. № 523. 21 с.

Рухляда В.В., Андрийчук А.В. *Aspergillus niger* – продуцент ократоксина на кормах Украины // Современная микология в России: Тез. докл. II съезда микологов России. М.: Национальная академия микологии, 2008. С. 261–262.

Рысин Л.П., Комиссаров Е.С., Маслов А.А. и др. Методические предложения по созданию системы постоянных пробных площадей на особо охраняемых лесных территориях. М.: Наука, 1988. 28 с.

Рысс А.Ю. Корневые паразитические нематоды сем. Pratylenchidae (Tylenchida) мировой фауны. Л., 1988. 368 с.

Саванина Я.В., Лебедева А.Ф., Барский Е.Л. Значение глутатионовой системы в накоплении и детоксикации тяжелых металлов в клетках цианобактерий и микроводорослей // Вестн. МГУ. Сер. 16, 2003. № 3. С. 29–37.

Садыков О.Ф., Любашевский Н.Н., Богачева И.А. Некоторые экологические последствия техногенных выбросов фтора // Проблемы антропогенного воздействия на окружающую среду. М., 1985. С. 43–53.

Садыкова В.Н., Танасева С.А., Шангараев Н.Г. Мониторинг афлатоксинов в кормах республики Татарстан // Современная микология в России: Тез. докл. II съезда микологов России. М.: Национальная академия микологии, 2008. С. 263–264.

Сакевич А.И. Экзометаболиты пресноводных водорослей. Киев: Наукова думка, 1985. 199 с.

Самсонова А.С. Экология микроорганизмов техногенных территорий // Микробиология и биотехнология на рубеже 21 столетия: Матер. Междунар. конф. Минск, 2000. С. 83–85.

Самсонова А.С., Алещенкова З.М., Семочкина Н.Ф. Микробный препарат «Родобел» для очистки почвы от нефти // Материалы II Международного конгресса «Биотехнология – состояние и перспективы развития». М.: ЗАО «ПИК «Максима», РХТУ им. Д.И. Менделеева, 2003. Ч. 2. С. 40–41.

СанПиН 3.5.2.1375-03. Санитарно-эпидемиологические требования к организации и проведению дезинсекционных мероприятий против синантропных членистоногих. М., 2003. 24 с.

Сапожников Д.И., Маслова Т.Г., Попова О.Ф. и др. Метод фиксации и хранения листьев для количественного определения пигментов пластид // Бот. журн., 1978. Т. 63. № 11. С. 1586–1592.

Саркисов А.Х. Микотоксикозы человека и животных (эпидемиология, этиология, патогенез) / Оценка загрязнения пищевых продуктов микотоксинами. М.: Центр Международных проектов ГКНТ, 1985. С. 105–118.

Саут Р., Уиттик А. Основы альгологии. М.: Мир, 1990. 597 с.

Сафонов В.Г., Егошина Т.Д., Сергеев А.С. и др. Использование животных и растений для мониторинга качества окружающей среды // Современные проблемы биоиндикации и биомониторинга: Тез. докл. XI Междунар. симпозиума по биоиндикаторам. Сыктывкар, 2001. С. 167–168.

Сафонова Т.А. Эвгленовые водоросли (Euglenophyta) Западной Сибири (состав и особенности зонального распределения): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1987. 32 с.

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. С. 756–760.

Свистова И.Д., Талалайко Н.Н., Щербаков А.П. Микробиологическая индикация урбаноземов г. Воронежа // Вест. ВГУ. Серия: Химия. Биология. Фармация, 2003. № 2. С. 175–180.

Седых В.Н. Аэрокосмический мониторинг лесного покрова. Новосибирск: Наука, 1991. 239 с.

Сейсебаев А.Т., Бахтин М.М., Рахимбаева К.Т. Хиროномиды (Diptera, Chironomidae) – уникальный тест-объект и биоиндикатор для оценки генетических последствий радиоактивного загрязнения водоемов // Современные проблемы биоиндикации и биомониторинга: Тез. докл. XI Междунар. симпозиума по биоиндикаторам. Сыктывкар, 2001. С. 168–169.

Селиховкин А.В. Преобразование комплексов микрочешуекрылых под влиянием загрязнения воздуха: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 1994. 39 с.

Сельскохозяйственная радиоэкология. М.: Экология, 1992. 400 с.

Селянкина К.П., Шкарлет О.Д., Мамаев С.А. О репродуктивной функции основных лесообразующих пород Урала в условиях воздействия промышленных выбросов, содержащих агрессивные соединения // Загрязнение атмосферного воздуха предприятиями черной и цветной металлургии и меры по его защите. Челябинск, 1972.

Семихатова О.А. Дыхание поддержания и адаптация растений // Физиология растений, 1995. Т. 42. № 2. С. 312–319.

Семихатова О.А. Энергетика дыхания растений в норме и при экологическом стрессе. Л.: Наука, 1990. 72 с.

Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. М.-Л.: Наука, 1964. Т. 3. С. 146–202.

Серегин И.В. Фитохелатины и их роль в детоксикации кадмия у высших растений // Успехи биологической химии, 2001. Т. 41. С. 283–300.

Серегин И.В., Иванов В.Б. Физиологические аспекты токсического действия кадмия и свинца на высшие растения // Физиология растений, 2001. Т. 48. № 4. С. 606–630.

Серегин И.В., Кожевникова А.Д. Физиологическая роль никеля и его токсическое действие на высшие растения // Физиология растений, 2006. Т. 53. № 2. С. 285–308.

Серегин И.В., Кожевникова А.Д., Казюмина Е.М., Иванов В.Б. Токсическое действие и распределение никеля в корнях кукурузы // Физиология растений, 2003. Т. 50. № 5. С. 793–800.

Сизова О.И., Любунь Е.В., Кочетков В.В. и др. Влияние природных и генетически модифицированных ризосферных бактерий *Pseudomonas aureofaciens* на накопление мышьяка растениями // Прикл. биохим. и микробиол., 2004. Т. 40. № 1. С. 78–82.

Сиренко Л.А. Физиологические основы размножения синезеленых водорослей в водохранилищах. Киев: Наукова думка, 1972. 203 с.

Сиренко Л.А., Козицкая В.Н. Биологически активные вещества водорослей и качество воды. Киев: Наукова думка, 1988. 256 с.

Сиунова Т.В., Кочетков В.В., Валидов Ш.З. и др. Продукция феназиновых антибиотиков у штамма *Pseudomonas aureofaciens*, содержащего плазмиду резистентности к кобальту и никелю // Микробиология, 2002. Т. 71. № 6. С. 778–785.

Сищиков Д.В., Гришко В.М. Функціонування глутатіонзалежної антиоксидантної системи у гороху, сої та кукурудзи за дії сполук кадмію // Физиология и биохимия культурных растений, 2004. Т. 36. № 6. С. 503–509.

Скворцова И.Н., Якушкина Е.В. Устойчивость к кадмию и накопление его почвенными грибами // Микроорганизмы как компоненты биогеоценоза. Алма-Ата, 1982. С. 69.

Скворцова Т.А. Биоремедиация почвы ассоциативными углеводородокисляющими микроорганизмами // Бюл. ВИУА, 2002. № 116. С. 445–447.

Скугорева С. Г., Дабах Е. В., Адамович Т. А. и др. Изучение состояния почв на территории вблизи Кирово-Чепецкого химического комбината // Теоретическая и прикладная экология, 2009. № 2. С. 37–46.

Скугорева С.Г., Головки Т.К. Аккумуляция ртути растениями ячменя при загрязнении почвы нитратом ртути (II) // Агрохимия, 2008. № 10. С. 55–61.

Скугорева С.Г., Головки Т.К. Влияние нитрата ртути на рост и метаболизм салата и редиса // Агрохимия, 2007а. № 2. С. 66–71.

Скугорева С.Г., Головки Т.К. Динамика содержания ртути в системе почва–растение (на примере пелюшки) // Агрохимия, 2007б. № 5. С. 85–88.

Скугорева С.Г., Головки Т.К., Ашихмина Т.Я. Фитотоксичность ртути для культурных растений. Сыктывкар, 2006. 20 с. (Научные доклады / Коми НЦ УрО РАН; Вып. 486).

Скугорева С.Г., Огородникова С.Ю., Головки Т.К., Ашихмина Т.Я. Фитотоксичность фосфорорганических соединений и ртути. Екатеринбург: УрО РАН, 2008. 156 с.

Слободина Н.П. Биоиндикационные возможности почвенной альгофлоры на урбанизированных территориях // Современные проблемы биоиндикации и биомониторинга: Тез. докл. XI Междунар. симпозиума по биоиндикаторам. Сыктывкар, 2001. С. 174–175.

Современная микробиология. Прокариоты / Под ред. Й. Ленгелера, Г. Дрекса, Г. Шлегеля. М.: Мир, 2005. Т. 1. 653 с.; Т. 2. 493 с.

Соколов В.Е., Пузаченко Ю.Г., Базилевич Н.И., Гунин П.Д. Принципы организации и программа экологического мониторинга в биосферных заповедниках // Теоретические основы и опыт экологического мониторинга. М.: Наука, 1983. С. 222–231.

Соколов Г.М. Феноиндикация в защите овощных культур от вредителей // Фенологическая индикация и фенопрогнозирование: Тез. докл. на V Всесоюз. совещ. Л., 1984. С. 95–96.

Соколов М.С., Монастырский О.А., Пикушова Э.А. Экологизация защиты растений. Пути: ОНТИ ПНЦ РАН, 1994. 462 с.

Соловьев А.Н. Сезонные наблюдения в природе. Программа и методики регионального фенологического мониторинга. Киров, 2005. 96 с.

Соловьев А.Н. Биота и климат в XX столетии. Региональная фенология. М.: Пасва, 2005. 228 с.

Соловьева Г.И. Перспективы изучения биоиндикационной роли почвенных нематод // Перспективы и методы экологической фитонематологии. Петрозаводск: Карелия, 1985. С. 132–138.

Сомова Л.А., Печуркин Н.С., Елманова Н.Г., Михеева Г.А. Влияние ассоциаций микроорганизмов на прорастание семян, рост и развитие проростков пшеницы при воздействии солей цинка // Микробное разнообразие: состояние, стратегия сохранения, биотехнологический потенциал: Матер. II Междунар. конф. Пермь, 2005. С. 96–97.

Сопрунова О.Б. Функционирование цианобактериальных сообществ в условиях техногенных экосистем // Вестн. МГУ. Сер. 16, 2006. № 2. С. 24–29.

Сопрунова О.Б. Функционирование цианобактериальных сообществ в условиях техногенных экосистем // Вестн. МГУ. 2006. Сер. 16, № 2. С. 24–29.

Сопрунова О.В., Дзержинская И.С. Проблемы и перспективы развития биоремедиации // Биотехнология: состояние и перспективы развития: Матер. II Междунар. конгресса. М., 2003. Ч. 2. С. 10.

Сорокин Н.Д., Гродницкая И.Д., Евграфова С.Ю., Пашенова Н.В. Биоиндикация и биоремедиация почв нарушенных лесных экосистем Сибири // Материалы IV съезда об-ва биотехнологов России им. Ю.А. Овчинникова. М., 2006. С. 248–250.

Справочник лесничего / Под общ. ред. А.Н. Филипчука. 7-е изд., перераб. и доп. М.: ВНИИЛМ, 2003. 640 с.

Стаценко А.П., Иванов А.И., Вьюговский А.А. Мхи как биоиндикаторы химического загрязнения природных сред // Мониторинг природных экосистем. Пенза, 2008. С. 171–173.

Степанов А.М., Черненко Т.В. Экологическое нормирование на основе расчетов интегрального критерия сохранности экосистем // Экологические и социально-экономические критерии в системе управления охраной природной среды. Самарканд, 1987. С. 158–160.

Степанок В.В., Юдкин Л.Ю., Рабинович Р.М. Влияние бактеризации семян ассоциативными диазотрофами на поступление свинца и кадмия в растения ячменя // *Агрохимия*, 2003. № 5. С. 69–80.

Степанян Л.С. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области). М.: ИКЦ «Академкнига», 2003. 808 с.

Стороженко В.Г. Стратегии и функции грибных сообществ лесных экосистем // *Грибные сообщества лесных экосистем*. М.-Петрозаводск, 2000. С. 37–41.

Стрельцов А.Б. Региональная система биологического мониторинга. Калуга: Изд-во Калужского ЦНТИ, 2003. 158 с.

Стрельцов А.Б. Фенетический анализ как метод индикации состояния городских экосистем. Из программы научно-практического совещания 23–27 октября 1995 г. Москва, Россия. «Новые методы исследования природных популяций».

Стриганова Б.А. Специфика пищеварительной активности почвенных беспозвоночных как показатель характера разложения растительных остатков // *Биологическая диагностика почв*. М.: Наука, 1976. С. 268–269.

Стриганова Б.Р. Питание почвенных сапрофагов. М.: Наука, 1980. 243 с.

Строганов Н.С. и др. Основные принципы биотестирования сточных и оценка качества вод природных водоемов / Теоретические вопросы биотестирования. Волгоград, 1983. С. 4–29.

Строганова М.Н., Мягкова А.Д., Прокофьева Т.В. Роль почв в городе // *Почвоведение*, 1997. № 1. С. 16–24.

Сэги И. Методы почвенной микробиологии. М.: Колос, 1983. 296 с.

Талалайко Н.Н. Микробиологическая индикация урбаноземов города Воронежа: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж, 2005. 23 с.

Танасиенко А.А., Артамонова В.С. Эрозионно-микробиологические показатели снеготаяния // *Сиб. эколог. журн.*, 1998. Т. 5. № 6. С. 553–562.

Тарасова О.В. Насекомые-филлофаги зеленых насаждений городов: особенности структуры энтомокомплексов, динамики численности популяций и взаимодействие с кормовыми растениями: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Красноярск, 2004. 43 с.

Тарасова О.В., Ковалев А.В., Суховольский В.Г., Хлебопрор Р.Г. Насекомые-филлофаги зеленых насаждений городов: видовой состав и особенности динамики численности. Новосибирск: Наука, 2004. 180 с.

Тарчевский И.А. Катаболизм и стресс у растений // 52-е Тимирязевское чтение. М.: Наука, 1993. 80 с.

Таскаев А.И. Закономерности распределения и миграции изотопов U, Th, Ra и Rn в почвенно-растительном покрове района повышенной естественной радиации: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 1979. 25 с.

Таскаева А.А. Изменение фауны коллембол под влиянием промышленных выбросов // Современные проблемы биоиндикации и биомониторинга: Тез. докл. XI Междунар. симпозиума по биоиндикаторам. Сыктывкар, 2001. С. 128–129.

Терек О.И., Терек Е.В. Совместное влияние высокой температуры и ионов свинца на полипептидный состав цитозольных белков меристематических клеток корней кукурузы // Физиология и биохимия культурных растений, 2004. Т. 36. № 6. С. 495–502.

Терехова В.А. Значение микологических исследований для контроля качества почвы // Почвоведение, 2007. № 5. С. 643–648.

Терехова В.А. Информативность параметров микобиоты в экологическом нормировании загрязнений наземных экосистем // Современная микология в России: Тез. докл. I съезда микологов России. М.: Нац. акад. микологии, 2002. С. 83–84.

Терехова В.А. Микромицеты в экологической оценке водных и наземных экосистем. М.: Наука, 2007. 215 с.

Терехова В.А., Швед Л.Г. Изменчивость морфобиохимических признаков водных грибов под воздействием тяжелых металлов // Экология, 1994. № 6. С. 77–79.

Тиберкевич Н.Я., Сакевич А.И. Бактерии-спутники в культурах цианопрокариот зеленых водорослей // Гидробиол. журн., 2001. Т. 37. № 1. С. 54–63.

Титлянова А.А. Методология и методы оценки чистой первичной продукции и построение баланса химических элементов в экосистемах // Теоретические основы и опыт экологического мониторинга. М.: Наука, 1983. С. 63–76.

Титов А.Ф., Таланова В.В., Боева Н.П. и др. Влияние ионов свинца на рост проростков пшеницы, ячменя и огурца // Физиология растений, 1995. Т. 42. № 3. С. 457–462.

Титов А.Ф., Таланова В.В., Казнина Н.М., Лайдинен Г.Ф. Устойчивость растений к тяжелым металлам / Отв. редактор Н.Н. Немова. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 172 с.

Титов А.Ф., Таланова В.В., Лайдинен Г.Ф., Казнина Н.М. Влияние тяжелых металлов на растения: эколого-физиологические аспекты / Наземные и водные экосистемы северной Европы: управление и охрана: Матер. Междунар. конф., посвящ. 50-летию ИБ КарНЦ РАН. Петрозаводск, 2003. С. 152–157.

Тихомирова Л.Д., Святская Л.Н. Микрофлора почвы при разных способах ее обработки // Бюл. НТИ, 1978. № 38. С. 3–6.

Томилин Б.А. Изучение грибов как компонентов биогеоценозов // Микология и фитопатология, 1977. Т. 11. № 1. С. 78–81.

Тремасов Ю.М., Ахметов Ф.Г., Сергейчев А.И., Иванов А.В. О нарушении воспроизводительной функции животных при микотоксикозах // Современная микология в России: Тез. докл. II съезда микологов России. М.: Нац. акад. микологии, 2008. С. 266–267.

Третьякова А.Н., Трефилова Л.В., Домрачева Л.И., Гребнева О.И. Потенциал цианобактерий в борьбе с патогенными грибами ели // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства: Матер. Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 80-летию ВНИИОЗ. Киров, 2002. С. 517–518.

Третьякова И.Н., Носкова Н.Е. Пыльца сосны обыкновенной в условиях экологического стресса // Экология, 2004. № 1. С. 26–33.

Трефилова Л.В. Использование цианобактерий в агроботехнологии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 2008. 25 с.

Трифорова И.С. Закономерности изменения фитопланктона при эвтрофировании озер: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 1994. 77 с.

Турковская О.В., Муратова А.Ю. Биодegradация органических поллютантов в корневой зоне растений // Молекулярные основы взаимоотношений ассоциативных микроорганизмов с растениями. М.: Наука, 2005. С. 180–208.

Тутельян В.А., Кравченко Л.В., Сергеев А.Ю. Микотоксины / Микология сегодня // Под ред. Ю.Т. Дьякова и Ю.В. Сергеева. М.: Национальная академия микологии, 2007. С. 283–304.

Тушмалова Н.А., Егорова Е.И. Использование поведенческих реакций гидробионтов в системе оценки качества окружающей среды. Обнинск, 2003. С. 3–4.

Убугунов В.Л., Кашин В.К. Тяжелые металлы в садово-огородных почвах и растениях г. Улан-Удэ. Улан-Удэ: Изд-во Бурят. науч. центра, 2004. 125 с.

Удалов М.Б. Структура популяции колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say на Южном Урале: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 2006. 24 с.

Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 326 с.

Упитис В.В., Пакалне Дз.С. Медь в культурах микроорганизмов // Биологическая роль меди. М., 1970. С. 46–52.

Усманов И.Ю., Рахманкулова З.Ф., Кулагин А.Ю. Экологическая физиология растений. М., 2001. 224 с.

Успенский К.В., Попова Т.И. Состояние зеленых насаждений на улицах Воронежа // Экология, мониторинг и рациональное природопользование: Науч. тр. Московского государственного университета леса, 2002. Вып. 318. С. 79–84.

Устойчивость к тяжелым металлам дикорастущих видов / Под ред. Н.В. Алексеевой-Поповой. Л., 1991. 214 с.

Устюжанинова О.А. Биоиндикационная оценка качества окружающей среды по стабильности развития и фенетике бесхвостых амфибий *Rana ridibunda*, *R. lessonae*, *R. esculenta*, *R. temporaria*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Калуга, 2002. 23 с.

Уфимцева М.Д., Терехина Н.В. Фитоиндикация экологического состояния урбозоосистем Санкт-Петербурга. СПб.: Наука, 2005. 335 с.

Фадеева Е.О. Цитогенетические эффекты в эпителии роговицы глаза грача (*Corvis frugilegus*) как биоиндикатор химического и радиоактивного загрязнения среды // Современные проблемы биоиндикации и биомониторинга: Тез. докл. XI Междунар. симпозиума по биоиндикаторам. Сыктывкар, 2001. С. 193.

Фасулати К.К. Полевое изучение наземных беспозвоночных. М.: Высшая школа, 1971. 423 с.

Фаттахов Р.Г. Влияние нефтяного загрязнения пойменно-речных экосистем на промежуточных хозяев возбудителя описторхоза // Освоение Севера и проблемы природопользования: Тез. докл. IV Междунар. конф. Сыктывкар, 1998. С. 102–103.

Федеральный закон «О животном мире» от 22 марта 1995 года.

Федеральный закон «О санитарно-эпидемиологическом благополучии населения» от 12 марта 1999 года.

Федеральный закон «Об охране окружающей среды» от 26 декабря 2001 года.

Федеральный закон «О карантине растений» от 15 июля 2000 года.

Федоров В.Д. Актуальное и неактуальное в гидробиологии // Биол. науки, 1987. № 8. С. 6–26.

Феник С.И., Трофимьяк Т.Б., Блюм Я.Б. Механизмы формирования устойчивости растений к тяжелым металлам // Успехи современной биологии, 1995. Т. 115. С. 261–275.

Филипчук А.Н. Концепция лесного мониторинга в современных условиях // Лесохозяйственная информация, 2002. № 10. С. 2–8.

Филипчук А.Н., Дерюгин А.А., Воробьева Н.Г., Нестеркина Н.И. Основные результаты мониторинга за использованием лесов России // Лесохозяйственная информация, 2004. № 2. С. 36–47.

Фокина А.И. Влияние свинца на структуру фототрофных микробных комплексов почвы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар. 2008. 23 с.

Фокина А.И., Домрачева Л.И., Широких И.Г. и др. Микробная детоксикация тяжелых металлов (обзор) // Теоретическая и прикладная экология, 2008. № 1. С. 4–10.

Фомин Б.Н., Николишин И.Я., Воронская Г.Н. Исследование миграции ртути и кадмия в системе атмосфера–растение–почва с использованием изотопно-трассерных экспериментов в многоотсековых экостатах / Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. СПб.: Гидрометеоздат, 1992. Т. 14. С. 103–118.

Френкель О.А., Садчиков А.П. Прижизненные выделения органического вещества фитопланктоном – один из показателей состояния экосистемы // Методы экологического нормирования. Харьков, 1990. С. 70.

Хабибуллина, Ф.М., Арчегова И.Б. Микобиота как биоиндикатор при восстановлении нефтезагрязненных почв // Современные проблемы биоиндикации и биомониторинга: Тез. докл. XI Междунар. симпозиума по биоиндикаторам. Сыктывкар, 2001. С. 198.

Хабибуллина Ф.М. Почвенная микобиота естественных и антропогенно нарушенных экосистем Северо-Востока европейской части России: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Сыктывкар, 2009. 40 с.

Хазиев Ф.Х. Методы почвенной энзимологии. М.: Наука, 2005. 252 с.

Харченко А.Т., Мягих В.И., Остроумов Ю.И. Применение микроорганизмов для деструкции опасных веществ, загрязняющих окружающую среду // Российский хим. журн., 1993. Т. 37. № 3. С. 40–43.

Хидака Х., Садунишвили Т.А., Рамзден Д. и др. Загрязнение окружающей среды и фиторемедиационные технологии // Annals of Agrarian Science, 2005. Vol. 3. № 4. P. 9–21.

Хмельницкая И.И., Винокурова Н.Г., Баскунов Б.П., Аринбасаров М.У. Вторичные метаболиты грибов рода *Aspergillus*, выделенных из почв различных регионов России // Современная микология в России: Тез. докл. I съезда микологов России. М.: Нац. акад. микологии, 2002. С. 264.

Ходырев Н.Н. К итогам изучения нематод водоемов Кировской области // Вятская земля в прошлом и настоящем» (к 125-летию со дня рождения П.Н. Луппова): Тез. докл. и сообщений. Киров, 1992. С. 73–75.

Хозацкий Л.И., Котляровская В.А., Яковлева Т.Л. Популяционные особенности разных жизненных форм амфибий // Фенетика природных популяций. Матер. IV Всесоюз. совещ. М., 1990.

Холодова В.П., Волков К.С., Кузнецов В.В. Адаптация к высоким концентрациям солей меди и цинка растений хрустальной травки и возможность их использования в целях фиторемедиации // Физиология растений, 2005. Т. 52. № 6. С. 848–858.

Цалолыхин С.Я. Свободноживущие нематоды Байкала. Новосибирск, 1980. 120 с.

Цветнова О.Б., Щеглов А.И. Динамика некоторых показателей варьирования коэффициентов перехода ^{137}Cs и ^{90}Sr в основные компоненты биоты лесного биогеоценоза // Биологические эффекты малых доз ионизирующей радиации и радиоактивное загрязнение среды: Матер. Междунар. конф. Сыктывкар, 2009. С. 197–200.

Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 198 с.

Чермных Л.П. Сравнительная оценка методов в комплексном исследовании экологического состояния малых рек: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Институт глобального климата и экологии Росгидромета и РАН, 2004. 26 с.

Черненкова Т.В. Динамика биологического разнообразия таежных лесов в условиях промышленного загрязнения: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2000.

Черненкова Т.В. Методика комплексной оценки состояния лесных биогеоценозов в зоне влияния промышленных предприятий // Пограничные проблемы экологии. Свердловск: УНЦ АНССР, 1986. С. 116–127.

Черненкова Т.В. Реакция лесной растительности на промышленное загрязнение. М.: Наука, 2002. 192 с.

Чернова Н.М. Распределение микроартропод в лесной подстилке // Проблемы почвенной зоологии. М.: Наука и техника, 1978. С. 265–267.

Черных Н.А., Милащенко Н.З., Ладонин В.Ф. Экотоксикологические аспекты загрязнения почв тяжелыми металлами. Пущино, 2001. 148 с.

Чупис В.Н., Луцкая Е.А., Ларин И.Н. и др. Чувствительность к арсенату натрия тест-организмов, используемых в многокомпонентной системе биотестирования качества природных сред // Теоретическая и прикладная экология, 2007. № 1. С. 69–73.

Шадрина О.И. Циано-бактериальные сообщества в практике рекультивации техногенных экосистем // Тез. докл. VIII съезда Гидробиол. об-ва РАН. Калининград, 2001. Т. 3. С. 89–90.

Шапигузов А.Ю. Аквапорины: строение, систематика и особенности регуляции // Физиология растений, 2004. Т. 51. № 1. С. 142–152.

Шапиро И.А. Адаптация лишайников к экстремальным условиям существования в связи с их азотным обменом: Дис. ... докт. биол. наук. Л., 1990. 208 с.

Шапиро И.А. Лишайники: удивительные организмы и индикаторы состояния окружающей среды: Пособие для учителей и старшеклассников СПб.: КРИСМАС+, 2003. 108 с.

Шапиро И.А. Физиолого-биохимические изменения у лишайников под влиянием атмосферного загрязнения // Успехи современной биологии, 1996. Т. 116. Вып. 2. С. 158–171.

Шапиро И.А., Котлова Е.Р. Влияние сернистого ангидрида на окислительные ферменты и дыхание у циано- и хлоробионтного лишайника // Тезисы IX Баховского коллоквиума по азотфиксации ОНТИ ПНЦ РАН. Пущино, 1995. С. 114.

Шапиро И.А., Нифонтова М.Г. Действие сернистого газа и γ -излучения на нитратредуктазную активность у лишайника *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. // Экология, 1991. № 3. С. 47–51.

Шапиро Я.С. Агроекосистемы. СПб.: Изд-во ЭЛБИ, 2005.

Шарова И.Х. Жуки-жужелицы как биоиндикаторы состояния окружающей среды // Жужелицы лесонасаждений лесостепи. Мичуринск, 1992. С. 1–4.

Шернин А.И. Календарь сезонных явлений природы // Агроклиматический справочник по Кировской области. Л.: Гидрометеоздат, 1960. С. 34–40.

Шернин А.И. Программа фенологических наблюдений в Кировской области. Киров: Изд-во КГПИ им. В.И. Ленина, 1978. 24 с.

Широких А.А., Огородников А.Н. Потенциально патогенные микромицеты при дерматомикозах домашних животных // Успехи медицинской микологии: Матер. V Всерос. конгр. М.: Национальная академия микологии, 2007. Т. IX. 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. Влияние кислотности среды и алюминия на рост культуры *Agrobacterium radiobacter* // Агрохимия, 2004. № 12. С. 41–46.

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., Товстик Е., Ашихмина Т.Я. Актиномицеты в почвах луговых и пастбищных угодий в зоне влияния объекта по уничтожению химического оружия «Марадьковский» // Вестн. Института биологии Коми НЦ УрО РАН, 2008. № 6 (128). С. 26–29.

Широких И.Г., Широких А.А. Микробные сообщества кислых почв Кировской области. Киров: НИИСХ Северо-Востока, 2004. 332 с.

Широких И.Г., Широких А.А., Родина Н.А. и др. Влияние кислотности почвы и токсичности алюминия на структуру микробной биомассы в ризосфере ячменя // Почвоведение, 2004. № 8. С. 961–966.

Шитиков В.К. Количественная гидроэкология: методы системной индикации. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. 463 с.

Шлык А.А. Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев // Биохимические методы в физиологии растений. М.: Наука, 1971. С. 154–171.

Шляхтин Г.В., Корякин Ю.П., Хохоев Т.Х. и др. Методическое обеспечение комплекса исследований по воздействию кожно-нарывных отравляющих веществ на биоту // Российский химический журнал, 1995. № 4. С. 107–111.

Шнюкова Е.И. Аккумуляция ионов металлов экзополисахаридами *Nostoc linckia* (Roth) Born. et Flach. (*Cyanophyta*) // Альгология, 2005. Т. 15. № 2. С. 172–180.

Штина Э.А. Почвенные водоросли как экологические индикаторы // Бот. журн., 1990. Т. 75. № 4. С. 441–453.

Штина Э.А., Панкратова Е.М. Взаимодействие азотфиксирующих синезеленых водорослей с микроорганизмами-спутниками // Актуальные проблемы биологии синезеленых водорослей. М., 1974. С. 61–78.

Штина Э.А., Шилова И.И., Неганова Л.Б. Влияние дымо-газовой эмиссии на развитие водорослей в почве // Изв. АН СССР. Сер. биологическая, 1984. № 5. С. 780–784.

Шуберт Р. Возможности применения растительных индикаторов в биолого-технической системе контроля окружающей природной среды // Проблемы фоновго мониторинга состояния природной среды. Л.: ГМИ, 1982. Вып. 1. С. 104–111.

Шульц Г.Э. Общая фенология. Л.: Наука, 1981. 188 с.

Шушueva М.Г. Формирование водорослевых группировок на отвалах угольных разработок в Кузбассе: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1977. 24 с.

Щекалев Р.В., Тарханов С.Н. Радиальный прирост и качество древесины сосны обыкновенной в условиях атмосферного загрязнения. Екатеринбург: УрО РАН, 2006. 128 с.

Щербаков А.П. Проблемы биологизации земледелия // Земельная реформа и проблемы развития земледелия в СССР. Курск: ВАСХНИЛ, 1992. С. 75–81.

Щербаков А.П., Свистова И.Д. Фитотоксичность чернозема под агрофитоценозами // Докл. РАСХН, 2002. № 6. С. 23–25.

Щербакова Л.Н. Мониторинг состояния зеленых насаждений Санкт-Петербурга и его пригородов // Лесной вестн., 1999. № 2. Вып. 7. С. 41–43.

Щербина Г.Х. Применение искусственных субстратов для установления влияния промышленных стоков на структуру макрозообентоса малой реки // Биол. внутр. вод, 1997. № 3. С. 57–64.

Щетинский Е.А. Лесные пожары и организация борьбы с ними // Лесное хозяйство России: начало третьего тысячелетия. М: ВНИИЛМ, 2003. С. 58–67.

Экогеохимия городских ландшафтов / Под ред. Н.С. Касимова. М.: Изд-во МГУ, 1995. 336 с.

Экологический мониторинг / Под ред. Т.Я. Ашихминой. Киров: Константа, 2005. Переиздано, 2006. 414 с.

Экология микроорганизмов / Под ред. А.И. Нетрусова. М.: Академия, 2004. 272 с.

Элиава И.Я., Гогатишвили А.Д., Гургенидзе Л.В. и др. Изучение почвенных беспозвоночных рекультивируемых земель на Чиатурском ме-

сторожении марганца // Биологическая диагностика почв. М.: Наука, 1976. С. 356.

Юркина Е.В. Членистоногие филофаги – биоиндикаторы экологических условий лесных фитоценозов // Посттехногенные экосистемы Севера. СПб.: Наука, 2002. С. 136–143.

Юферев Г.И. Насекомые – вредители леса // Леса Кировской области / Под ред. А.И. Видякина, Т.Я. Ашихминой, С.Д. Новоселова. Киров: ОАО «Кировская областная типография», 2008. С. 279–282.

Яковлев А.С. Биологическая диагностика целинных и антропогенно измененных почв: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1997. 56 с.

Яковлев В.А. Влияние природных условий на состав и распределение поденок и веснянок в водоемах и водотоках северо-восточной Фенноскандии // Биол. внутр. вод, 2006. № 2. С. 41–52.

Яковлев В.А. Оценка качества поверхностных вод Кольского севера по гидробиологическим показателям и данным биотестирования. Апатиты: Изд-во АН СССР, 1988. 25 с.

Янг Х.-М., Чжан С.-Я., Ван Г.-С. Влияние тяжелых металлов на движения устьиц в листьях конских бобов // Физиология растений, 2004. Т. 51. № 4. С. 516–520.

Яновский В.М. Насекомые-индикаторы антропогенной трансформации и деградации лесных экосистем // Лесное хозяйство, 1997. № 2. С. 48–49.

Ahmadjian V. The lichen symbiosis. New York: John Wiley & Sons, Inc., 1993. 250 p.

Alexander M. Introduction to Soil Microbiology. N.-Y.: John Wiley & Sons. 1977. P. 52–72.

Al-Ghazawi Z., Saadoun I., Al-Shak'ah A. Selection of bacteria and plant seeds for potential use in the remediation of diesel contaminated soils // J. Basic Microbiol. 2005. V. 45. № 4. P. 251–256.

Anabazhagan M., Krishnamurthy R., Bhagwat K.A. Proline: an enigmatic indicator of air pollution tolerance in rice cultivars // J. Plant Physiol. 1988. Vol. 133. № 1. P. 122–123.

Andrade L., Keim C.N., Farina M., Pfeiffer W.C. Zinc detoxification by a cyanobacterium from a metal contaminated area in Brazil // Braz. Arch. Biol. and Technol. 2004. V. 47. N 1. P. 147–152.

Arneborg N., Salskou-Iversen A.S., Mathiasen T.E. The effects of growth rate and other growth conditions on the lipid composition of *Escherichia coli* // Appl. Microbiol. and Biotech. 1993. V. 39. P. 353–357.

Asthana R.K., Strivastava A., Singh A.P. Identification of an antimicrobial entity from the cyanobacterium *Fischerella sp.*, isolated from bark *Azadirachta indica* (Neem) // J. Appl. Phycol. 2006. V. 18. № 1. P. 33–39.

Ayanaba A., Asanuma S., Munns D.N. An agar plate method for rapid screening of *Rhizobium* tolerance to acid-aluminum stress // Soil Sci Soc. Am. J. 1983. V. 47. P. 256–258.

Azam F., Fonda U. S., Funari E. Significance of bacteria in the mucilage phenomenon in the northern Adriatic sea // Ann. Ist. Super. Sanita. 1999. V. 35. № 3. P. 411–419.

Azov Y., Goldman J.C. Free ammonia inhibition of algal photosynthesis in nutrient cultures // Appl. Environ. Microbiol. 1982. Vol. 43. P. 735–739.

Baath E. A critical examination of soil washing technique with special reference to the effect of the size of the soil particles // Canad. J. Bot., 1988. Vol. 66. P. 1566–1569.

Baddeley M.S., Ferry B.W., Finegan E.J. A new method of measuring lichen respiration: response of selected species to temperature, pH and sulphur dioxide // Lichenologist. 1971. Vol. 5. № 1. P. 18–25.

Baddeley M.S., Ferry B.W., Finegan E.J. Sulphur dioxide and respiration in lichens // Air Pollution and Lichens. London, 1973. P. 299–313.

Bagayko M., George E., Romheld V., Burkert A. Effects of mycorrhizae and phosphorus on growth and nutrient uptake of millet, cowpea and sorghum on a West African soil // T. agr. Sc. 2000. V. 135. № 4. P. 399–407.

Baker A.J.M., McGrath S.P., Reeves R.D. Metal hyperaccumulator plants: a review of the ecology and physiology of a biological resource for phytoremediation of metal-polluted soils // Phytoremediation of Contaminated Soils and Water. Florida CRC Press. 2000. P. 85–107.

Balaguer L., Manrique E. Interaction between sulfur dioxide and nitrate in some lichens // Env. Exp. Bot. 1991. Vol. 31. № 2. P. 223–227.

Ballen K.G., Graham P.H., Jones R.K., Bowers J.H. Acidity and calcium interaction affecting cell envelope stability in *Rhizobium* // Can. J. of Microbiol. 1998. V. 44. P. 582–587.

Bartlett R.J., Riego D.L. Effect of chelation on the toxicity of aluminum // Plant and Soil. 1972. V. 37. P. 419–423.

Bashan Y. Short exposure to *Azospirillum brasilense* Cd inoculation enhanced proton efflux of intact wheat roots // Can. J. Microbiol. 1990. V. 36. P. 419–425.

Belimov A.A., Dietz K.-J. Effect of associative bacteria on element composition of barley seedlings grown in solution culture at toxic cadmium concentrations // Microbiol. Res. 2000. V. 155. P. 113–121.

Belimov A.A., Runacova A.M., Vasilyeva N.D., Kovatcheva T.S., Dritchko V.F., Kuzovatov S.N., Trushkina I.R., Alekseyev Yu.V. Accumulation of radionuclides by associative bacteria and the uptake of ¹³⁴Cs by the inoculated barley plants // Nitrogen Fixation with Non-Legumes/K.A. Malik et al. (eds.). Kluwer Academic Publishers. 1998. P. 275–280.

Belnap J., Gardner J. Soil microstructure in soils of the Colorado plateau: the role of the cyanobacterium *Microcoleus vaginatus* // Great Basin Natur. 1993. V. 53. № 1. P. 40–47.

Berthelin J., Dommergues Y. Role de produit du metabolisme microbien dans la solubilisation des mineraux d'une arene granitique // Res. ecol. biol. sol., 1972. V. 9. № 3.

Beveridge T.J. Role cellular design in bacterial metal accumulation and mineralization // Ann. Rev. Microbiol. 1989. V.43. P. 147–171.

Bhattachacharya S., Pal Taran K., Basumajumdar A., Banik A.K. Biosorption of heavy metals by *Rhizopus arrhizus* and *Aspergillus niger* // J. Indian Chem. Soc. 2002. V. 79, № 9. P. 747–750.

Bills J.F. Analyses of microfungial diversity from a user's perspective // *Canad. J. Bot.*, 1995. Vol. 73. P. S33–S41.

Bills J.F., Polishook J.D. Abundance and diversity of microfungi in leaf litter of a lowland rain forest in Costa Rica // *Mycologia*, 1992. Vol. 86. P. 187–198.

Bloem J. Fluorescent staining of microbes for total direct count // *Molecular Microbial Ecology Manual*. The Netherlands: kluwer Ac. Publ., 1995. 4.1.8: P. 1–12.

Boyle J.K., Voigt G.K., Sawhney B.L. Chemical weathering of biotite by organic acids // *Soil. Sci.* 1974 V. 117. № 1.

Bristol-Roach B.M. On the algae some normal English soils // *J. Agric Sci.* 1927. V. 17. № 4.

Brock T.D. // *Science*. 1973. Vol. 179. № 4072. P. 480.

Brown D.H., Bekket R.P. Differential sensitivity of lichens to heavy metals // *Ann. Bot.* 1983. Vol. 52. № 1. P. 51–57.

Brown D.H., Tomlinson H. Effect of nitrogen salts on lichen physiology // *Bibl. Lichenologica*. 1993. Vol. 53. P. 27–34.

Burford E.P., Hiller S., Gadd G.M. Rock and mould: Transformation of carbonate minerals by fungi // *Ibid.* 2002. P. 328.

Byrne A.R., Tusek-Znidaric M. Studies of the uptake and binding of the trace metals in fungi, part I: accumulation and characterization of mercury and silver in the cultivated mushroom, *Agaricus bisporus* // *Appl. Organometal. Chem.* 1990. Vol. 4. P. 43–48.

Byrne A.R., Tusek-Znidaric M., Puri B.K., Irgolic K.J. Studies of the uptake and binding of the trace metals in fungi, part II: arsenic compounds in *Laccaria amethystina* // *Organometal. Chem.* 1991. Vol. 5. P. 25–32.

Cairns J.J. The myth of the most sensitive species // *Bioscience*. 1986. V. 36. № 10. P. 670–672.

Carlile M.J., Watkinson S.C., Gooday G.W. *The Fungi*. 2nd ed. San Diego; San Francisco; New York; Boston: Acad. press, 2001. 588 p.

Cavalcante V., Dobereiner J. A new acid-tolerant nitrogen fixing bacterium associated with sugar cane // *Plant and Soil*. 1988. V. 108. P. 23–31.

Cho Dae Haeng, Kim Eui Yong. Characterization of Pb²⁺ biosorption from aqueous solution by *Rhodotorula glutinis* // *Bioprocess and Biosyst. Eng.* 2003. № 5. P. 271–277.

Choi S.B., Yun Y.S. Lead biosorption by waste biomass of *Corynebacterium glutamicum* generated from lysine fermentation process // *Biotechnol. Lett.* 2004. V. 26. № 4. P. 331–336.

Cline G.R., Kaul Karan. Effects of acidity and aluminum toxicity on growth of *Bradyrhizobium japonicum* in soil extracts: Pap. Symp., Grande Prairie, July 20–24, 1987 // *Commun. Soil Sci. and Plant Anal.* 1988. V. 19. № 7–12. P. 933–946.

Close D.C., Beadle C.L. The ecophysiology of foliar anthocyanin // *Botanical Review*, 2003. V. 69. № 2. P. 149–161.

Colpaert J. V., van Assche J. Zinc toxicity in ectomycorrhizal *Pinus sylvestris* L. // *Plant and Soil*, 1992. V. 43. P. 201–211.

Corke C.T., Chase F.E. Comparative studies of actinomycete populations in acid podzolic and neutral mull forest soil // *Proc. Soil. Sci. Am.* 1964. V. 28. P. 68–69.

Curtin G.C., King H.D., Mosier E.L. Movement of elements into atmosphere from coniferous trees in subalpine forests of Colorado and Idaho // *J. Geochem. Explor.*, 1974. V. 3. № 3. P. 245–263.

Da Silva L.H.B., De Miranda J.C.C., De Miranda L.N. Efeito da micorriza vesicular-arbuscular no crescimento de variedades de trigo sensível e tolerante ao alumínio em solo de cerrado // *Rev. brasil. Cl. enc. Solo.* 1994. V. 18. № 3. P. 407–414.

Danin A., Bar-Or Y., Dor I., Yisraeli I. The role of cyanobacteria in stabilization of sand dunes in Southern Israel // *Ecol. Mediter.* 1989. V. 15. № 1–2. P. 55–64.

Denaria J., Debelle F., Rosenberg C. Signalling and host range variation in nodulation // *Ann. Rev. Microbiol.* 1992. V. 46. P. 497–531.

Denison R., Caldwell B., Bormann R., et al. The effects of acid rain on nitrogen fixation in western Washington coniferous forests // *Water, Air and Soil Pollution.* 1977. Vol. 8. № 1. P. 21–34.

Dighton J. Analysis of micromycete communities in soil: a critique of methods // *Mycol. Res.* 1994. V. 98. N 7. P. 796–798.

Dighton J. Fungi in ecosystem processes. Marcel Dekker Inc., 2003.

Dilworth M.J., Howieson J.G., Reeve W.G., Tiwari R.P., Glenn A.R. Acid tolerance in legume root nodule bacteria and selecting for it // *Australian Journal of Experimental Agriculture.* 2001. V. 41. N 3. P. 435–446.

Dilworth M.J., Rynne F.G., Castelli J.M., Vivas-Marfisi A.L., Glenn A.R. Survival and exopolysaccharide production in *Sinorhizobium meliloti* WSM419 are affected by calcium and low pH // *Microbiol.* 1999. V. 145. P. 1585–1593.

Dittman E., Glaub Y., Hisbergues M., Marsac N., B?rner T. Microcystin – a cyanobacterial toxin with intercellular signaling function? // *Euresco conf. Bacterial neural networks.* Abstr. Overnai. 2002. P.30.

Domracheva L.I., Dabakh E.V., Kondakova L.V., Varaksina A.I. Algal-mycological complexes in soils upon their chemical pollution // *Eurasian Soil Science.* 2006. V. 39. P. 91–97.

Eversman S., Sigal L.L. Ultrastructural effects of gaseous pollutants and acid precipitation on lichens // *Can. J. Bot.* 1987. Vol. 65. P. 1806–1818.

Faisal M., Yameed A., Yasnain S. Chromium-resistant bacteria and cyanobacteria: Impact on Cr reduction potential and plant growth // *J. Ind. Microbiol. and Biotechnol.* 2005. V. 32. № 11–12. P. 615–621.

Fellner R. Air pollution and mycorrhizal fungi in Central Europe / *Fungi of Europe: investigation, recording and conservation.* / Eds: Pegler D.N., Boddy L., Ing B., Kirk P.M., Royal Botanical Gardens, Kew. 1993. P. 239–250.

Fichtner E.J., Hesterberg D.L., Shew H.D. Nonphytotoxic aluminum complexes suppress *Phytophthora parasitica* // *Phytopathology.* 2001. V. 91. № 11. P. 1092–1097.

Fields R.F. Physiological responses of lichens to air pollution fumigations // *Bibl. Lichenol.* 1988. Vol. 30. P. 175–200.

Firestone M.K., Killham K., McColl J.G. Fungal toxicity of mobilized soil aluminum and manganese // *Appl. Environ. Microbiol.* 1983 V. 46. P. 758–761.

Fogg G.E. Nalewaiko Cr., Watt W.D. Extracellular products of phytoplankton photosynthesis // *Pro. Roy. Soc. Ser. Biol. Sci.* 1965. V. 162. № 989. P. 517–534.

Francis A.J. Microbial transformations of radioactive wastes and environmental restoration through bioremediation // *J. of Alloys and Compounds.* 1994. 213/214. P. 226–231.

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.

Fritz-Scheridan R.P. Impact of simulated acid rains on nitrogenase activity in *Peltigera aphthosa* and *P. polydactyla* // *Lichenologist.* 1985. Vol. 17. № 1. P. 27–31.

Furuya H., Takahashi T., Matsumoto T. Suppression of *Fusarium phaseoli* on bean by aluminum in acid soils // *Phytopathology.* 1999. V.89. P. 47–52.

Gadd G.M. Heavy metal accumulation by bacteria and other microorganisms // *Experientia.* 1990. V. 46. P. 834–840.

Gadd G.M. Metals and microorganisms: a problem of definition // *FEMS Microbiol. Lett.* 1992. V. 100. P. 197–204.

Galun M., Ronen R. Interactions of lichens and pollutants // *Handbook of Lichenology* / Ed. M. Galun Boca Raton: CRC Press, 1988. Vol. 3. P. 55–72.

Gardeatorresdey J.L., Canoaguilera I., Webb R., Gutierrezcorona F. Enhanced copper adsorption and morphological alterations of cells of copper-stressed *Mucor roxii* // *Environmental toxicology and chemistry.* 1997. V. 16. № 3. P. 435–441.

Garrett S.D. Biology of root-infecting fungi. Cambridge. University Press, 1956. 292 p.

Gautret P., De Wit R., Camoin G., Golibic S. Are environmental conditions recorded by the organic matrices associated with precipitated calcium carbonate in cyanobacterial microbialites? // *Geobiology.* 2006. V. 4. N 2. P. 93–107.

Gay D.D. Methylmercury: formation in plant tissues // *Int. Conf. Environ. Sens. And Asses., Las Vegas, New York, 1976.* V. 1. P. 171–178.

Gay D.D., Fortmann L.C., Wirtz K.O., Frank C.W. Dimethylmercury: volatilization from plants. In: 4th Joint Conf. Sens. Environ. Pollutants, New Orleans, 1977. Washington: D. C., 1978. P. 187–191.

Gobl A., Mutsh F. Schwermetallbelastung von Waldern in der Umgebung eines Huttewerkes in Brixlegg, Tirol. I. Untersuchung der Mykorrhiza and Humusaufgabe // *Zbl. Gesamte Forstwiss.* 1985. Bd. 102, N 1. S. 28–40.

Goodnight, C.J. Oligochaetes as indicators of pollution // *Proc. 15th Ind. Waste Conf., Purdue Univ. Eng. Ext.* 1961. Ser. 106. P. 139–142.

Griffith G.W., Ozkose E., Davis D.R., Theodorou M.K. Molecular ecology of anaerobic fungi: (Anaerobic fungi-do we know them all?) // *The 7th Intern. Mycol. Congr., Oslo, 11–17 Aug., 2002: Abstracts.* Oslo, 2002. P. 123.

Hall H.K., Karem K.L., Foster J.W. Molecular responses of microbes to environmental pH stress // Advan. in Microbial Physiology. 1995. V. 37. P. 229–272.

Hall J.L. Cellular mechanisms for heavy metal detoxification and tolerance // J. of Experimental Botany, 2002. V. 53. № 366. P. 1–11.

Hallgren J.E., Huss K. Effects of SO₂ on Photosynthesis and Nitrogen Fixation // Physiol. Plant. 1975. Vol. 34. № 2. P. 171–176.

Hallingb?ck T. Blue-green algae and cyanophite lichens are threatened by air pollution and fertilization // Svensk Botanisk Tidskrift. 1991. Vol. 85. P. 87–104.

Hallingback T., Kellner O. Effects of simulated nitrogen rich and acid rein on the nitrogen fixing lichen *Peltigera aphthosa* (L.) Willd. // New Phytol. 1992. Vol. 120. № 1. P. 99–103.

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.

Hausssling M. pH-werte in der Rhizosphere, Wurzelwachstum und Mineralstoffaufnahme von unterschiedlich geschadigten Fichten auf verschiedenen standorten in Baden-Wurtem berg, sowie Wasser- und Nahrstoffaufnahme entlang von Fichtenwurzeln / Diss. Hohenheim, 1990. 266 s.

Hawksworth D.L. Presidential address 1990. The fungal dimesioin of biodiversity: magnitude, significance and conservation // Mycol. Res. 1991. V. 95. P. 641–655.

Haynes R.J. Active ion uptake und meintenance of cation-anion balance: a critical examination of their role in regulating rhizosphere pH // Plant Soil. 1990. V. 126. P. 247–264.

Healey F.P. Physiological indicates of nutrient deficiency in algae // Experimental Use Algal Cultures. Stuttgart. 1978. P. 34–41.

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 Pollution. 1997. V. 95. № 1–4. P. 13–22.

Hill D.J. Some effects of sulphite on photosynthesis in lichens // New Phytologist. 1974. Vol. 73. № 6. P. 1193–1205.

Holopainen T.H. Cellular injuries in epiphytic lichens transplanted to air polluted areas // Nord. J. Bot. 1984. Vol. 4. № 3. P. 393–408.

Hooper R.P., Shoemaker C.A. Aluminum mobilization in an acidic headwater stream: temporal variation and mineral dissolution disequilibria. // Science. 1985. P. 463–465.

Howieson J. G., Ewing M. A. Acid tolerance in the *Rhizobium meliloti* - *Medicago symbiosis*// Australian Journal of Agricultural Research. 1986. V. 37. P. 55–64.

Hsu P.H. Aluminum hydroxides and oxyhydroxides /Minerals in Soil Environments/ J.B. Dixon and S.V. Weed. eds. Soil Science Society of America, Madison, WL. 1989. P. 331–378.

Hu Xicheng, Boyer Gregory L. Siderophore-mediated aluminum uptake by *Bacillus megaterium* // Appl. and Environ. Microbiol. 1996. V. 62. № 11. P. 4044–4048.

Huang L., Forsberg C.W., Gibbins L.N. Influence of external pH and fermentation products on *Clostridium acetobutylicum* intracellular pH and cellular distribution of fermentation products // Appl. and Environ. Microbiol. 1986. V. 51. P. 1230–1234.

Huebert D.B., L'Hirondelle S.J., Addison P.A. The effects of sulphur dioxide on net CO₂ assimilation in the lichen *Evernia mesomorpha* Nul. // New Phytol. 1985. Vol. 100. № 4. P. 643–651.

Husaini Yasmin, Rai Lal Chand, Mallick Nirupama. Nutrient uptake and its kinetics in *Nostoc pinkia* in presence of aluminum and fluoride at different pH // J. Gen. and Appl. Microbiol. 1996, V. 42, № 3. P. 263–270.

Hutchinson T.K., Dixon M., Scott M. Water, air and soil pollution. 1986. Vol. 98. P. 285.

Hyvarinen M., Soppela K., Halonen P., et al. review of fumigation experiments on lichens // Aquilo Ser. Bot. 1993. Vol. 32. P. 21–31.

Jøger H.-J., Klein H. Biochemical and physiological effects of SO₂ on plants // Angev. Bot. 1980. Vol. 54. P. 337–348.

Javot H., Maurel C. The role of aquaporins in root water uptake // Annals of botany, 2002. V. 90. P. 301–313.

Jefferson K.K. What drives bacteria to produce a biofilm? // FEMS Microbiol. Lett. 2004. V. 236. P. 163–173.

Johnson A.C., Wood M. DNA, a possible site of aluminium toxicity in *Rhizobium* // Appl. Environ. Microbiol. 1990. V. 56. P. 3629–3633.

Jones D.L., Kochian L.V. Aluminium-organic acid interactions in acid soils. I. Effect of root-derived organic acids on the kinetics of Al dissolution // Plant and Soil. 1996. V. 182. P. 221–228.

Kajiyama S., Kanzaki Y., Kawazu K., Kobayashi A. Nostofungicide, an antifungal lipopeptide from the fieldgrown terrestrial blue-green alga *Nostoc commune* // Tetrahedron Lett. 1998. V. 39(22). P. 3737–3740.

Kallio P., Kallio S. The ecology of nitrogen fixation in Lapland // Acta. Lapon. Fenn. 1978. Vol. 10. P. 117–121.

Kallio P., Varheenmaa T. On the effect of air pollution on nitrogen fixation in lichens // Rep. Kevo Subarct. Res. Stat. 1974. Vol. 11. P. 42–46.

Karolewski P. Influence of SO₂ on changes in the content of proline and hydroxyproline in the leaves of rooted *Weigela cuttings* // Acta Soc. Bot. Pol. 1984. Vol. 53. № 2. P. 237–245.

Kauppi M. The influence of nitrogen-rich pollution components on lichens // Acta Univ. Oulu. 1980. № 101. Biol. № 9. 25 pp.

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.

Kazuhiko S., Manabu H., Junko N., Takaharu Y., Hiroyuki K. Recovery of photosynthetic systems during rewetting is quite rapid in a terrestrial cyanobacterium *Nostoc commune* // Plant and Cell Physiol. 2002. № 2. P. 170–176.

Kefala M.L., Zouboulis A.I., Matis K.A. Biosorption of cadmium ions by Actinomycetes and separation by flotation // Environ. Pollut. 1999. V. 104. № 2. P. 283–293.

Kershaw K.A. Physiological ecology of lichens. London: Cambridge University Press, 1985. 293 p.

Khan A.S., Chaudhry N.Y. Peroxidase activity in some cucurbits under the stress of mercury and lead // Journal of Food, Agriculture and Environment, 2006. V. 4. № 2. P. 274–276.

Khan M.R., Williams S.T. Studies on the ecology of actinomycetes in soil. VIII. Distribution and characteristics of acidophilic actinomycetes // Soil. Biol. Biochem. 1975. V. 7. P. 345–348.

Kim T.K., Silk W.K., Cheer A.Y. A mathematical model for pH patterns in the rhizosphere of growth zones // Plant Cell Environm. 1999. V. 22. № 12. P. 1527–1538.

Kinraide T.B. Identity of rhizotoxic aluminium species // Plant Soil. 1991. V. 134. P. 167–178.

Kirkwood A.E., Nalawajko C., Fulhorpe R.R. The effects of cyanobacterial exudates on bacterial growth and biodegradation of organic contaminants // Microbiol. Ecol. 2006. V. 51. № 1. P. 4–12.

Kobayashi N., Ko W.H. Nature of suppression of *Rhizoctonia solani* in Hawaiian soils // Trans. Br. Mycol. Soc. 1985. V. 84. P. 691–694.

Kondakova L.V., Domracheva L.I., Pegushina O.A., Fockina A.I. Disbalance Factors and Nostoc commune // Soil Contamination: New Research. New York Nova Science Publishers, 2008. P. 189–199.

Konhauser K.O. Bacterial iron biomineralisation in nature // FEMS Microbiol. Rev. 1997. V. 20. P. 315–326.

Krumbein W.E. Role des microorganismes dans la genese la diagenese et la degradation des roches en place // Rev. ecol. biol. sol. 1972. V. 9. № 3.

Kytoviita By M.–M., Crittenden P.D. Effects of simulated acid rain on nitrogenase activity (acetylene reduction) in the lichen *Stereocaulon paschale* (L.) Hoffm. with special reference to nutritional aspects // New Phytologist. 1994. Vol. 128. P. 263–271.

Lengke M.F., Ravel B., Fleet M.E., Wanyer G., Gordon R.A., Southam G. Mechanisms of gold bioaccumulation by filamentous cyanobacteria from gold (III) – chloride complex // Environ. Sci. and Technol. 2006. V. 40. № 20. P. 6304–6309.

Lepsova A., Mejstrik V. Accumulation of trace elements in the fruiting bodies of macrofungi in the Krusne Hory Mountains, Czechoslovakia // Sci. Total Environ. 1988. Vol. 76, N 2/3. P. 117–118.

Liukkonen-Lilja H., Kuusi T., Laaksovira K., Lodenius M., Piepponen S. The effect of lead processing works on the lead, cadmium and mercury contents of fungi // Z. Lebensum. Unters. Forsch. 1983. N176. P. 120–123.

Lodenius M., Herranen H. Influence of chlor-alkali plant on the mercury contents of fungi // Chemosphere. 1981. Vol. 10, N 3. P. 313–318.

Losch R., Kohl K.I. Plant respiration under the influence of heavy metals // Heavy metal stress in plants: from molecules to ecosystems / M.N.V. Prasad, J. Hagemeyer. Berlin: Springer, 1999. P. 139–156.

Malinowski D.P., Belesky D.P. Tall fescue aluminum tolerance is affected by *Neotyphoclium cenophialum* endophyte // J. Plant Nutrit. 1999. V. 22. № 8. P. 1335–1349.

Mandal L.B., Vlek P. L. G., Mandal L.N. Beneficial effects of blue-green algae and Azolla, excluding supplying nitrogen, on wetland rice fields: a review // Biol. fertil. soils. 1999. V. 28(4). P. 329–342.

Mattioni C., Gabbriellini R., Vangronsveld J., Clijsters H. Nickel and cadmium toxicity and enzymatic activity in Ni-tolerant and non-tolerant populations of *Silene italica* Pers. // J. Plant. Physiol., 1997. V. 150. № 1–2. P. 173–177.

Mayer R., Walker J. Immunochemical methods in the biological sciences: enzymes and proteins. London: Acad. Press, 1980. P. 168.

McGinnis M.R. Pathogenesis of indoor fungal disease // Medical Mycology. 2004. Vol. 42. P. 107–118.

Memon A.R., Aktoprakligil D., ?zdemir A., Vertii A. Heavy metal accumulation and detoxification mechanisms in plants // Turk. J. Bot., 2001. V. 25. P. 111–121.

Mendoza J., Borie F. Effect of *Glomus etunicatum* inoculation on aluminum, phosphorus, calcium and magnesium uptake of two barley genotypes with different aluminum tolerance // Communic. in Soil Sc. Plant Analysis. 1998. V. 29. № 5/6. P. 681–695.

Meng S., Bennett G.N. Regulation of *Escherichia coli* *cad* operon: a system for neutralization of low extracellular pH // J. of Bacteriol. 1992. V. 174. P. 2659–2669.

Miller S.L. Functional diversity in fungi // Can. J. Bot. 1995. Vol. 73. P. 50–57.

Moore B.G. Tischer R.G. Biosynthesis of extra cellular polysaccharides by the blue-green alga *Anabaena flos-aquae* // Cfn. J. Microbiol. 1965. V. 11. № 6. P. 877–885.

Nach T.H. III, Gries, C. Lichens as indicators of air pollution // The Handbook of Environmental Chemistry. 1991. Vol. 4, part C. P. 1–29.

Nach T.H. III. Influences of effluents from a zinc factory on lichens // Ecol. Monogr. 1975. Vol. 45. № 2. P. 183–198.

Nach T.H. III. Sensitivity of lichens to nitrogen dioxide fumigations // Briologist. 1976. Vol. 79. № 1. P. 103–106.

Nioh I., Osada M., Yamamura T., Muramatsu K. Acidophilic and acid-tolerant actinomycetes in an acid tea field soil // Gen. and Appl. Microbiol. 1995. V. 41. Iss. 2. P. 175–180.

O'Hara G.W., Glenn A.R. The adaptive tolerance response in root nodule bacteria and *Escherichia coli* // Arch. of Microbiol. 1994. V. 161. P. 286–292.

Ohta K., Kiyomiya et al. The basis of the alkalophilic property of a species of *Bacillus* // J.Gen. Microbiol. 1975. V. 86. P. 259–266.

Orellana R.G., Foy C.D., Fleming A.L. Effect of soluble aluminum on growth and pathogenicity of *Verticillium albo-artum* and *Whetzelinia sclerotiorum* from sunflower // Phytopathology, 1975. V. 65. P. 202–205.

Ortega-Villasante C., Rellan-Alvarez R., Del Campo F.F., Carpena-Ruiz R.O., Hernandez L.E. Cellular damage induced by cadmium and mercury in *Medicago sativa* // Journal of Experimental Botany, 2005. V. 56. № 418. P. 2239–2251.

Pansombat Kanokpan, Kanazawa Shinjiro, Horiguchi Tsuyoshi. Microbial ecology in tea soils. II. Soil protease activity // *Soil Sci. Plant Nutr.* 1997. V. 43. № 2. P. 431–438.

Paperi R., Michaletti E., Phillippis R. Optimization of copper sorbing-desorbing cycles with confined cultures of the exopolysaccharide-producing cyanobacterium *Cyanospora capsulate* // *J. Appl. Microbiol.* 2006. V. 101. № 6. P. 1351–1356.

Parikh A., Shah V., Madamwar D. Cyanobacterial flora from polluted industrial effluents // *Environ. Monit. and Assess.* 2006. V. 116. № 1–3. P. 91–102.

Parker D.L., Michalick J.E., Plude M.J., Clark T.P., Egan L., Flom J.J., Rauil L.C., Kumar H.D. Sorption of metals by extracellular polymers from the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa flos-aquae strain C 3-40* // *J. Appl. Phycol.* 2000. V. 12. № 3. P. 219–224.

Patra M., Sharma A. Mercury toxicity in plants // *Botanical Review*, 2000. V. 66. P. 379–422.

Piervittori R., Usai L., Alessio F., et al. The effect of simulated acid rain on surface morphology and n-alkane composition of *Pseudevernia furfuracea* // *Lichenologist*. 1997. Vol. 29. № 2. P. 191–198.

Pokarzhevskii A. D., Van Straalen N.M., Butovsky R.O., Filimonova Zh.V., Zaitsev A.S., Gongalsky K.B. Ecosystems as units of study in soil bioindication and ecotoxicology // *Modern problems of bioindication and biomonitoring. Proceedings of the XI Inter. Symp. on bioindicators.* Syktyvkar. 2003. P. 29–46.

Prasad D.D.K., Prasad A.R.K. Altered δ -aminolevulinic acid metabolism by lead and mercury in germinating seedlings of bajra (*Pennisetum typhoides*) // *J. Plant. Physiol.* 1987. V. 127. № 3–4. P. 241–249.

Prasad M.N.V. Metallothioneins and metal binding complexes in plants / M.N.V. Prasad, J. Hagemeyer. *Heavy metal stress in plants: from molecules to ecosystems.* Berlin: Springer, 1999. P. 51–72.

Puckett K.J., Richardson D.H.S., Flora W.P., et al. Photosynthetic ^{14}C fixation by the lichen *Umbilicaria muehlenbergii* (Ach.) Tuck. following short exposures to aqueous sulphur dioxide // *New Phytologist*. 1974. Vol. 73. № 6. P. 1183–1192.

Quintelas C., Tavares T. Lead (II) and iron (III) removal from aqueous solution: biosorption by a bacterial biofilm supported on granular activated carbon // *Resour. and Environ. Biotechnol.* 2002. V. 3. N 4. P. 193–202.

Rai R. Aluminium-tolerant strains of *Azospirillum brasilense* and their associative nitrogen fixation with finger miller (*Eleusine coracana*) genotypes in an acid soil // *J. Gen. Appl. Microbiol.* 1991. V 37. P. 9–24.

Rai R. Manganese-mediated resistance to aluminium and antibiotics in strains of *Azospirillum brasilense* and their interaction with rice genotypes in acid soil // *J. Agr. Sci.* 1986. V. 106. № 2. P. 279–285.

Raize O., Argaman Y., Yannai S. Mechanisms of biosorption of different heavy metals by brown marine macroalgae // *Biotechnol. and Bioeng.* 2004. V. 87. N4. P. 451–458.

Rao D.N., Le Blanc F. Effects of SO_2 on lichen algae with special reference to chlorophyll // *Bryologist*. 1966. Vol. 69. № 1. P. 69–75.

Rao T.R., Yano K., Yamauchi A., Tatsumi J. Rhizosphere pH changes induced by exposure of shoot to light // Plant Prod. Sci. 2000. V. 3(2). P. 101–107.

Rausser W.E. Structure and function of metal chelators produced by plants – the case for organic acids, amino acids, phytin and metallothioneins // Cell biochemistry and Biophysics, 1999. V. 31. P. 19–48.

Rayner A.D.M. Introduction. In the fungal community: its organization and role in ecosystem / Ed. G.C. Carroll, D.T. Wicklow. Marcel Dekker, New York, 1992. P. xvii–xxiv.

Reese R.N., Roberts L.M. Effect of cadmium on whole cell and mitochondrial respiration in tobacco cell suspension cultures (*Nicotiana tabacum* L. var. Xanthi) // J. Plant. Physiol., 1985. V. 120. P. 123–130.

Reeve W.G., Tiwari R.P., Dilworth M.J., Glenn A.R. Calcium affects the growth and survival of *Rhizobium meliloti* // Soil Biology and Biochemistry / 1993. V. 25. P. 581–586.

Remacle J. The removal of dissolved toxic metals by microorganisms / 8th Int. Biotechnol. Symp. Paris, 1988; Proc. V. 2. Paris, 1989. P. 1187–1197.

Richardson D.H.S., Nieboer E. Ecophysiological responses of lichens to sulphur dioxide // J. Hattori Bot. Lab. 1983. Vol. 54. P. 331–351.

Richardson D.H.S., Puckett, K.J. Sulphur dioxide and photosynthesis in lichens // Air Pollution and Lichens. London, 1973. P. 281–298.

Riley M.A. Orr M.J. Johansen J.R. Cyanobacterial inoculants for land reclamation // Engineering Technology, Inc. № 09/245032; Pat. USA 6228136, 08.05.01.

Rumrich U., Rumrich M. Algen beobachten: Diatomeen // Kosmos. 1986. № 2. P. 34–41.

Rydzak J., Stasiak H. Badania nad stamen flory porostow w rejonie przemyslu azotowego w Pulawach // Ann. UMCS. 1971. Vol. 26. P. 329–342.

Salinas E., Acosta I. R., Villegas O., Segovia R. Bioaccumulation of aluminum by *Aspergillus niger* isolate from aluminosilicate: 22 Reun. scien. annual. Soc. biol., San Luis, 1994 // Comun. biol. 1994. V. 12. № 3. P. 298.

Salt D.E., Kato N., Kramer U., Smith R.D., Raskin I. The role of root exudates in nickel hyperaccumulation and tolerance in accumulator and nonaccumulator species of *Thlaspi* // Phytoremediation of contaminated soil and water / N. Tery, G. Banuelos. CRC Press LLC, 2000. P. 189–200.

Sanchez O., Diestra E., Esteve I., Mas J. Molecular characterization of an oil-degrading cyanobacterial consortium // Microbial. Ecol. 2005. V. 50. № 4. P. 580–588.

Schmull M., Hauch M., Johnson A. H., et al. Sife factors defermining epiphytic lichen distribution in a die bachaffected spruce – fir forest on Whiteface Mountain, flow chemistry // New York: stem–Canad. J. Bot. 2002. Vol. 80. №. 11. P. 1131–1140.

Scholz B., Liebezeit G. Chemical screening for bioactive substances in culture media of microalgae and cyanobacterial from marine and brackish water habitats: First results // Pharm. Biol. 2006. V. 44. № 7. P. 544–549.

Schubert R. Allgemeine Grundlagen der Okosystemlehre / Schubert R. (Hrsg.) Lehrbuch der ökologie, VEB Gustav Fisher Verlag, Jena. 1984. 308 s.

Schultze-Lam S., Fortin D., Davis B. S., Beveridge T.J. Mineralization of bacterial surfaces // Chem. Geol. 1996. V. 132. P. 171–181.

Semikhatova O.A., Chulanovskaja M.Vol., Matzner H. Manometric method of plant photosynthesis determination // Plant Photosynthetic Production, Manual of Methods. Ed. Z. Sestak, J. Catsky, P.Y. Jarvis 1971. P. 238–256.

Sergeeva E., Liamer A., Beryman B. Evidence for production of the phytohormone indole-3-acetic acid by cyanobacteria // Planta. 2002. V. 215(2). P. 229–238.

Shacklette H.T., Erdman I.A., Harms T.F. Trace element in plant foodstuffs, in Toxicity of Heavy Metals in the Environments, Part I, Oehme I.W., Ed., Marcel Dekker, New York, 1978. C. 25.

Shashirekha S., Uma L., Subramaniam G. Phenol degradation by the marine cyanobacterium *Phormidium valderianum* // J. Ind. Microbiol. Biotechnol. – 1997. V. 19(2). P. 130–133.

Siedlecka A., Tukendorf A., Skorzynska-Polit E., Maksymies W., Wojcik M., Baszynski T., Krupa Z. Angiosperms (Asteraceae, Convolvulaceae, Fabaceae and Poaceae; other than Brassicaceae) // Metals in environment / M. N. V. Prasad. New York, 2001. P. 171–217.

Siegel S.M., Siegel B. Z. Mercury fallout in Hawaii // Water, Air and Soil Pollut., 1978. V. 9. № 1. P. 113–118.

Sigal L.L., Johnston J.W. Effects of acidic rain and ozone on nitrogen fixation and photosynthesis in the lichen *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. // Environ. Exp. Bot. 1986. Vol. 26. № 1. P. 59–64.

Silberstein L., Galun M. Pollution resistance mechanism in the lichen *Xanthoria parietina* // Amer. J. Bot. 1989. Vol. 76. Suppl. 6. P. 15.

Silberstein L., Siegel B.Z., Siegel S.M., et al. Comparative studies on *Xanthoria parietina*, a pollution resistant lichen, and *Ramalina duriau*, a sensitive species. I. Effect of air pollution on physiological processes // Lichenologist. 1996a. Vol. 28. № 4. P. 355–365.

Silberstein L., Siegel B.Z., Siegel S.M., et al. Comparative studies on *Xanthoria parietina*, a pollution resistant lichen, and *Ramalina duriau*, a sensitive species. II. Evaluation of possible air pollution-protection mechanisms // Lichenologist. 1996b. Vol. 28. № 4. P. 367–383.

Silvey J.K., Wyatt J.T. The interrelationship between fresh-water bacterial, algae and actinomycetes in south western reservoirs // Structure and function fresh-water microlidiae communit. Blacksburg: Cambridge, 1973. 249 p.

Slonczewski J.L., Gonzales T.N., Bartholomew M., Holt N.J. Mud-directed fusions regulated by low pH in *Escherichia coli* // J. of Bacteriol. 1987. V. 168. P. 3000–3006.

Smith G.B., Wollum A.G. Physicochemical and D-Galactose-mediated Interactions in the Attachment of *Bradyrhizobium japonicum* to roots of *Glicine max* // Can. J. Microbiol. 1993. V. 39. P. 245–251.

Soares E.V., Durate A.P., Boaventura R.A., Soares H.M. Viability and release of complexing compounds during accumulation of heavy metals by a brewer's yeast // Appl. Microbiol. and Biotechnol., 2002. V. 58. № 6. P. 836–841.

Steffens J.C. The heavy metal-binding peptides of plants // Annual Review of Plant Physiol. and Plant Mol. Biol., 1990. V. 41. P. 553–575.

Stephan M.P., Pedrosa F.O., Dobereiner J. Physiological studies with *Azospirillum spp.* Associative N₂-fixation. Florida: Boca Raton, 1981. P. 8–12.

Stim K.P., Bennett G.N. Nucleotide sequence of the *adi* gene, which encodes the biodegradative acid-induced arginine decarboxylase of *Escherichia coli* // J. of Bacteriol. 1993. V. 175. P. 1221–1234.

Straalen N.M. New methodological for estimating the ecological risk of chemical in the environment // Proc. 6-th Int. Assoc. of Engineering Geology. 6–10 August 1990. Amsterdam, 1990. P. 241–251.

Sturr M.G., Marquis R.E. Inhibition of proton-translocating ATPases of *Streptococcus mutans* and *Lactobacillus casei* by fluoride and aluminium // Arch. of Microbiol. 1990. V. 155. P. 22–27.

Surette M.G. Interaction and communication in mixed microbial communities // Euresco conf. Bacterial neural net works. 2002. P. 14.

Sutherland I.W. A natural terrestrial biofilms // J. Ind. Microbial. Biotechnol., 1996. V. 17 (3/4). P. 185–189.

Sutherland I.W. A natural terrestrial biofilms // J. Ind. Microbial. Biotechnol. 1996. V. 17(3/4). P.2 81–283.

Sutherland I.W. Biofilms-formation, structure and interactions // Euresco conf. Bacterial neural networks. 2002. P. 4.

Suzuki T., Unemoto T., Kobayashi H. Novel streptococcal mutations defective in the regulation of H⁺ ATPase biosynthesis and in F₀ complex // J. of Biol. Chem. 1988. V. 263. P. 11840–11843.

Szatanik-Kloc A., Jozefaciuk G., Stawinski J. Effect of pH and aluminum of surface properties of roots of selected grain crops // Тез. док. Всерос. конф. Управление продукционным процессом растений в регулируемых условиях. СПб., 1996. С. 105–107.

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.

Tien Chien-Jund, Sigeo D.C., White K.N. Copper adsorption kinetics of cultured algae cells freshwater phytoplankton with emphasis on cell surface characteristics // J. Appl. Phycol. 2005. V. 17. N5. P. 379–389.

Trainor F.R. Indicator algae: Laboratory vs. Field data // J. Phycol. 1979. V. 15. № 6, P. 30.

Trolldenier G. The use of fluorescent microscopy for counting soil microorganisms // Bull. Ecol. Res. Comm., 1973. V. 17. P. 53–59.

Tsay J.L., Guffanti A.A., Montville T.T. Conversion of pyruvate to acetoin helps to maintain pH homeostasis in *Lactobacillus plantarum* // Appl. and Environ. Microbiol. 1992. V. 58. P. 891–894.

Turco R.F., Kennedy A.C., Jawson M. Microbiol indicators of soil quality // Amer. Soc. Agron. Annu. Meet. 1992. P. 269.

Turk R., Wirth V. The pH dependence of SO₂ damage to lichens // Oecologia. 1975. Vol. 19. P. 285–291.

Turk R., Wirth, V., Lange O.L. CO₂-Caswechsel-Untersuchungen zur SO₂-Resistenz von Flechten // Oecologia. 1974. Vol. 15. № 1. P. 33–64.

Tyler G. Macrofungi of Swedish beech forest / Dep. of Plant Ecol. Univ. of Lund. Lund, 1991. 119 p.

Vardi A., Schatz D., Beeri K., Levine A., Kaplan A. Cyanobacterium-dinoflagellate cross-talk, may determine the dynamics and composition of the phytoplankton assemblage // 5 European Workshop on the Molecular Biology of cyanobacteria. Stockholm. 2002. P. 10.

Vinale F., Abadi K., Ruocco M., Marra R., Scala F., Zoia A., Lorito M. Remediation of pollution by using biological systems based on beneficial plant-microorganisms interactions // J. Plant Pathol. 2003. V. 85. № 4. P. 301–308.

Volk R.-B. Screening of microalgal culture media for presence of algicidal compounds and isolation and identification of two bioactive metabolites, excreted by the cyanobacteria *Nostoc insulare* and *Nodularia harveyana* // J. Appl. Phycol. 2005. V. 17. № 4. P. 339–347.

Watnick P., Kolter R. Biofilm, city of microbes // J. Bacteriol. 2000. V. 182. P. 2675–2679.

Wellburn A.R., Higginson C., Robinson D. et al. Biochemical explanations of more than additive inhibitory effects of low atmospheric levels of sulfur dioxide plus nitrogen dioxide upon plants // New Phytol. 1981. № 88. P. 223–237.

White C., Sayer J.A., Gadd G.M. Microbial solubilization and immobilization of toxic metals: Key biogeochemical processes for treatment of contamination // FEMS Microbiology Reviews. 1997. 20. P. 503–514.

Williams S.T., Davies F.L., Mayfield C.I., Khan M.R. Studies on the ecology of actinomycetes in soil. II. The pH-requirements of streptomycetes from two acid soils // Soil Biol. Biochem. 1971. V. 3. P. 187–199.

Wirth V. Phytosociological approaches to air pollution monitoring with lichens // Lichens, bryophytes and air quality // Bibl. Lichenol. 1988. Vol. 30. P. 91–107.

Wirth V., Turk R. Zur SO₂-Resistenz von Flechten verschiedener Wuchsform // Flora. 1975. Bd. 164. № 2/3. S. 133–143.

Wood Martin. A mechanism of aluminum toxicity to soil bacteria and possible ecological implication // Plant and Soil. 1995. V. 171. № 1. P. 63–69.

Woodiwiss F.S. The biological system of stream classification used by the Trent Riber Board // Chemistry and Industry. 1964. V. 14. P. 443–447.

Yokoyama Hazuhira, Hiroaki Tanaka, Akira Yoshida, Norihiro Amimoto, Satoshi Awata, Yutaka Kawada. Acid and aluminum tolerance of microorganisms in acid soil enumerated by dilution plate method // Technol. Bull. Fac. Agr. Kagawa Univ. 1993. Vol. 45. № 2. P. 99–105.

Zak J.C. Response of soil fungal communities to disturbance // The Fungal Community. 2nd Ed. G.C. Carroll, D.T. Wicklow. N.Y., Basel.: Marcel Dekker. 1991. P. 403–425.

Zaurov D.E., Bonos S., Murphy J.A., Richardson M., Belanger F.C. Endophyte infection can contribute to aluminium tolerance in fine fescues // Crop sci. 2001. V. 41. P. 1981–1984.

Zhang W.-H., Tyerman S. D. Inhibition of water channels by HgCl₂ in intact wheat root cells // Plant Physiology, 1999. V. 120. P. 849–857.

Приложение

Таблица 1а

Рекомендуемый перечень методов биоиндикации для оценки показателей качества объектов природной среды

Контролируемая среда	Объект	Показатель	Литература
Атмосферный в озду х	Лишайники (ликеноиндикация)	Аккумуляция загрязняющих веществ	Биохимические методы анализа растений..., 1960; Горшков, 1990; Кузнецов, 1997
		Активность ферментов	Бояркин, 1951; Плешков, 1968
		Состояние фотосинтетического аппарата	Шлык, 1971; Сапожников и др., 1978
		Активность физиологических процессов (фотосинтеза, дыхания)	Заленский и др., 1955; Ермаков и др., 1972; Semikhatova et al., 1971
		Видовое разнообразие	Алимов, 1998; Шапиро, 2003
		Степень проективного покрытия	Горшков, 1990; Категории состояния..., 2000; Методы..., 2002
		Соотношение морфологических типов	Методы..., 1997; Бязров, 2003
		Количество индикаторных видов	Шапиро, 2003
		Аккумуляция загрязняющих веществ	Биохимические методы..., 1960; Парибок и др., 1987; Малый практикум..., 1994; Кузнецов, 1997; Стаценко и др., 2008
		Активность ферментов	Бояркин, 1951; Плешков, 1968
Мхи (бриоиндикация)		Состояние фотосинтетического аппарата	Шлык, 1971; Сапожников и др., 1978
		Активность физиологических процессов (фотосинтеза, дыхания)	Заленский и др., 1955; Козицын, 1990; Semikhatova et al., 1971
		Видовое разнообразие	Андреева, 1990
		Степень проективного покрытия	Андреева, 1990; Попова, 2005
		Соотношение экологических групп	Андреева, 1990
		Морфологическая изменчивость пыльцы	Николаевская, 1997; Кондакова и др., 2004; Голованова и др., 2008
		Аккумуляция загрязняющих веществ	Методы..., 1997; Бязров, 2003
		Количество индикаторных видов	Шапиро, 2003
		Аккумуляция загрязняющих веществ	Биохимические методы..., 1960; Парибок и др., 1987; Малый практикум..., 1994; Кузнецов, 1997; Стаценко и др., 2008
		Активность ферментов	Бояркин, 1951; Плешков, 1968
Соудистые растения		Состояние фотосинтетического аппарата	Шлык, 1971; Сапожников и др., 1978
		Активность физиологических процессов (фотосинтеза, дыхания)	Заленский и др., 1955; Козицын, 1990; Semikhatova et al., 1971
		Видовое разнообразие	Андреева, 1990
		Степень проективного покрытия	Андреева, 1990; Попова, 2005
		Соотношение экологических групп	Андреева, 1990
		Морфологическая изменчивость пыльцы	Николаевская, 1997; Кондакова и др., 2004; Голованова и др., 2008
		Аккумуляция загрязняющих веществ	Методы..., 1997; Бязров, 2003
		Количество индикаторных видов	Шапиро, 2003
		Аккумуляция загрязняющих веществ	Биохимические методы..., 1960; Парибок и др., 1987; Малый практикум..., 1994; Кузнецов, 1997; Стаценко и др., 2008
		Активность ферментов	Бояркин, 1951; Плешков, 1968

Продолжение табл. 1а

Контролируемая среда	Объект	Показатель	Литература
Почва	Почвенные водоросли (альгоиндикация)	Количество индикаторных видов процентное соотношение группировок водорослей и цианобактерий, отсутствие в структуре сообщества двух или более эколого-морфологических групп	Голлербах и др., 1953; Голлербах, Штина, 1969; Штина и др., 1996; Домрачева, 2005; Марфина, 2005; Мелехова и др., 2007; Биондикаторы..., 2008; Методика..., 2009
Почвенные грибы (миксоиндикация)	Почвенные ферменты	Групповой анализ наземных альгоцианобактериальных разрастаний при «цветении» почвы Микробиологический анализ (биоиндикация по соотношению в почве микромитозов с окрашенным и бесцветным мицелием) Соотношение морфологических типов	Черненкова, 2002; Домрачева и др., 2006; Терехова, 2007
Сосудистые растения	Фитопланктон	Структура комплекса актиномицетов Активность почвенной уреазы Активность почвенной каталазы Активность почвенной инвертазы Наличие или отсутствие индикаторных видов	Зенова, 2000; Звягинцев, Зенова, 2001 Хазишев, 2005
Природная пов ерх-ностная вода	Фитопланктон	Общая численность клеток Общее число видов Общая биомасса Численность основных групп Число видов в группе Массовые виды и видоиндикаторы сапробности	Виноградов, 1964; Николаевская, 1997; Черненкова, 2002; Кондакова и др., 2004; Голованова и др., 2006 ГОСТ 17.1.3.07-82, 1982; Руководство..., 1983; Руководство..., 1992

Окончание табл. 1а

Контролируемая среда	Объект	Показатель	Литература
Интегральная оценка состояния среды	Индикаторные виды растений	Аккумуляция загрязняющих веществ в различных органах растения Активность ферментов Содержание фотосинтезирующих пигментов	Сугорева, Головкин, 2007 Бояркин, 1951; Плещиков, 1968 Шлыж, 1971; Сапожников и др., 1978
		Активность физиологических процессов (фотосинтез, дыхание)	Заленский и др., 1955; Semikhatova et al., 1971
		Анатомические изменения органов растений, пыльцы	Щекалев, Тарханов, 2006
		Радиальный прирост древесины	
		Морфологические изменения органов растений	Николаевская, 1997; Захаров, 2000; Черненкова, 2002
		Флуоресцирующая асимметрия	
	Фитоценоз	Индикаторные виды Видовое разнообразие Жизненное состояние растений Экологический режим фитоценоза	Ниценко, 1971; Николаевская, 1997; Алимов, 1998; Кондакова и др., 2004; Голованова и др., 2006

Таблица 16

Зооиндикация

Контролируемая среда	Объект	Показатель	Литература
Почва	Семейства ракообразных амёб: Centroporidae, Suctorhidae, Euglyphidae, Tricometidae	Двигательная активность Биодиагностический потенциал	Иванов, 2007; Карганова, 2001
	Нематода почв	Изменение количества видов и соотношения экологических групп Массовое разнотомление – показатель деструктивных процессов в почве	Парамонов, 1962, 1964; Нестеров, 1988; Алапыкина, Ходырев, 1999; Алапыкина и др., 2004
	Вид <i>Rhabditis</i> sp.	Изменение численности, многообразия видов, жизненных форм и др.	Гиляров, 1978; Мелехина, 2001; Колесникова, Таскава, 2003
	Микроартроподы (Тип Членистоногие)	Общая плотность Таксонная структура Трофическая структура	Гиляров, 1978; Долгин и др., 2005
	Мокрица.	Изменение популяционных параметров при радиоактивном загрязнении и других антропогенных воздействиях	Алексеев, 1997; Куприянова, 2001
	Сухопутные ракообразные	Изменение популяционных параметров при радиоактивном загрязнении и других антропогенных воздействиях	Мансурова, Кожева, 2001; Ашихмина и др., 2005; Мелехова и др., 2007
	Классы (класс Многоножки)	Накопление радиоактивных элементов (стронций, уран) и тяжелых металлов (свинца) в панцире. Показатели извести в почве	Гиляров, 1978; Долгин и др., 2005; Комарова, 2005; Пестов, 2008б
	Класс Насекомые разных отрядов, семейств и родов (их личинки, живущие в почве)	Изменчивость внешних признаков. Обилие жизненных форм, в виде разнообразия численности особей и др. – индикаторы условий среды обитания	Шарова, 1992; Стрельцов, 2003; Целищева, 2008
	Жуки-желтцы и жуки-могильщики (класс Насекомые)	Жизненные формы жу-желтцы	Мелехова и др., 2007
	Проволочники – личинка жуков-щелкунов (класс Насекомые)	Показатели кислотности почв	Методические указания..., 1988
Крот (класс Млекопитающие)	Обилие крота, количество кротовин на 1 км маршрута		

Продолжение табл. 16

Контролируемая среда	Объект	Показатель	Литература
Природная поверхностная вода	Зоопланктон	Общая численность клеток Общее число видов Общая биомасса Численность основных групп Число видов в группе Массовые виды и виды-индикаторы сапробности	ГОСТ 17.1.3.07-82; Руководство..., 1983; Руководство..., 1992
	Макрозообентос	Общая численность макрозообентоса Общая биомасса зообентоса Число видов макрозообентоса Численность и биомасса основных групп макрозообентоса Биотический индекс Вудивисса Отношение численности олигохет к общей численности донных организмов, % Индекс Балушкиной Индекс видового разнообразия Шеннона	Вудивисс, 1977; ГОСТ 17.1.3.07-82; Руководство..., 1983; Руководство..., 1992; Балушкина, 1997; Кочурова, 2008
	Перифитон	Общее число видов Массовые виды Частота встречаемости Сапробность Сопоставление видов экологических групп (немагод)	Цалолохин, 1980; ГОСТ 17.1.3.07-82; Руководство..., 1983; Андронникова, 1984; Руководство..., 1992; Гагарин, 1993
	Ресничные Инфузории Инфузория спироформа (Spirostomum ambiguum)	Исчезновение в сильно загрязнённой среде Изменение двигательной активности, замкнутость речничной зоны Изменение сроков выживания	Кольцов, 1992 Мельхова и др., 2007
	Тип Губки (Spongia) Водяка	Изменение формы тела, цвета, консистенции колоний	Иванова, 1994
	Хирономиды, Двухрылые насекомые	Генетические последствия радиоактивного загрязнения водоемов	Сейсбаев и др., 2001
	Гидробионты пресных водоемов	Поведенческие реакции	Тюшмалова, Егорова, 2003
	Гидробионты пресных водоемов	Хемилюминесценция тканей как метод биоиндикации токсичного эффекта пирозоловых пестицидов	Руководство..., 1992

Окончание табл. 16

Контролируемая среда	Объект	Показатель	Литература
	Пресноводные рыбы	Асимметрия морфологических структур Аккумуляция тяжелых металлов в тканях	Кудерский и др., 1984; Ширяев, Грегов, 1993; Изучение..., 1999; Дауваальтер и др., 2001; Коситцын и др., 2001; Коновалов, Болотова, 2001; Методические рекомендации, 2003; Доросских и др., 2005; Иванюк, 2007; Доронин, 2007; Доросских и др., 2005
	Паразиты рыб	Перестройка структуры сообществ, изменение числа групп видов, уменьшение согласованности соотношений биомасс видов-хозяев	Хозацкий, 1990; Шляхтин и др., 1995; Изучение..., 1999; Дауваальтер и др., 2001; Устюжанинова, 2002; Мелехова и др., 2007; Иванов, 2007
	Земноводные Лягушки	Фенетика Видовое разнообразие Численность фоновых видов Скорость роста и развития личинок фоновых видов Стабильность развития (асимметрия) Тяжелые металлы в тканях	Дюжаева, 2001
Интегральная оценка состояния среды	Полужесткокрылые (клопы) Шмели	Снижение суммарного числа видов шмелей, возрастание доли массовых и обычных видов, уменьшение доли редких видов, смена структуры доминирования сообществ в городских условиях Флуоресцирующая асимметрия	Еремеева, 2001 Иванов и др., 2007
	Класс Земноводные (Amphibia) Класс Рептилии (Пресмыкающиеся) Класс Птицы	Эмбриональные уродства	Иванюк, 2007
	Морфологическая внутривидовая изменчивость; цитогенетические изменения; аномалии развития; аномалии поведения; средняя продолжительность жизни; структура популяций; обилие и общая численность птиц	Содержание тяжелых металлов во внутренних органах и тканях диких и домашних животных Пробы на иммунобиологический статус Стабильность развития по флуоресцирующей асимметрии	Ильичев, Галушин, 1978; Кочанов, 1996; Даниленко, 2001; Мониторинг..., 2006; Иванов, 2007 Криволюцкий и др., 1983; Новакова, 1983; Катаев, 1984; Медведев, 2001; Плакрат и др., 2001; Стрельцов, 2003; Мониторинг..., 2006; Мелехова и др., 2007; Иванов, 2007
	Класс Млекопитающие. Дикие и сельскохозяйственные животные	Обилие и общая численность видов	

Таблица 2

**Рекомендуемый перечень методов биотестирования
для оценки показателей качества объектов природной среды**

Контролируемая среда	Объект	Показатель	Аттестованные методики, внесенные в Федеральный Реестр
Атмосферный воздух Вода природная поверхностная, подземная	Бактерия <i>Escherichia coli</i> M-17 (тест-система «ЭКОЛЮМ»)	Токсичность острая	MP МЗ №11-1/132-09
	Рачки Дафния <i>Daphnia magna</i> Straus	Токсичность острая	ФР.1.39.2001.00283 ПНД Ф Т 14.1:2:4.12-06
	Рачки Цериодафния <i>Ceriodaphnia affinis</i> Lilljeborg	Токсичность острая	ФР.1.39.2001.00282
	Инфузория <i>Paramecium caudatum</i>	Токсичность острая	ФР.1.31.2003.00734
	Водоросль <i>Chlorella vulgaris</i> Beijer	Токсичность острая	ФР.1.39.2004.01143
	Водоросль <i>Scenedesmus quadricauda</i>	Токсичность острая	ФР.1.39.2001.00284
	Бактерия <i>Escherichia coli</i> M-17 (тест-система «ЭКОЛЮМ»)	Токсичность острая	ПНД Ф Т 14.1:2:3:4.11-04
	Аквариумная рыбка <i>Poecilia reticulata</i> Peters	Токсичность острая	РД–118–02–90
Вода сточная, очищенная сточная	Рачки Дафния <i>Daphnia magna</i> Straus	Токсичность хроническая	ФР.1.39.2001.00283 ФР.1.39.2001.00282
	Рачки Цериодафния <i>Ceriodaphnia affinis</i> Lilljeborg	Токсичность острая	ФР.1.39.2001.00283 ПНД Ф Т 14.1:2:4.12-06
	Рачки Дафния <i>Daphnia magna</i> Straus	Токсичность острая	ФР.1.39.2001.00283 ПНД Ф Т 14.1:2:4.12-06
	Рачки Цериодафния <i>Ceriodaphnia affinis</i> Lilljeborg	Токсичность острая	ФР.1.39.2001.00282
	Инфузория <i>Paramecium caudatum</i>	Токсичность острая	ФР.1.31.2003.00734
	Водоросль <i>Chlorella vulgaris</i> Beijer	Токсичность острая	ФР.1.39.2004.01143
	Водоросль <i>Scenedesmus quadricauda</i>	Токсичность острая	ФР.1.39.2001.00284
	Бактерия <i>Escherichia coli</i> M-17 (тест-система «ЭКОЛЮМ»)	Токсичность острая	ПНД Ф Т 14.1:2:3:4.11-04
	Аквариумная рыбка <i>Poecilia reticulata</i> Peters	Токсичность острая	РД–118–02–90
	Рачки Дафния <i>Daphnia magna</i> Straus	Токсичность хроническая	ФР.1.39.2001.00283 ФР.1.39.2001.00282
Вода питьевая	Рачки Дафния <i>Daphnia magna</i> Straus	Токсичность острая	ФР.1.39.2001.00283 ПНД Ф Т 14.1:2:4.12-06
	Рачки Цериодафния <i>Ceriodaphnia affinis</i> Lilljeborg	Токсичность острая	ФР.1.39.2001.00282
	Водоросль <i>Chlorella vulgaris</i> Beijer	Токсичность острая	ФР.1.39.2004.01143
	Инфузория <i>Paramecium caudatum</i>	Токсичность острая	ФР.1.31.2003.00734
	Водоросль <i>Scenedesmus quadricauda</i>	Токсичность острая	ФР.1.39.2001.00284
	Бактерия <i>Escherichia coli</i> M-17 (тест-система «ЭКОЛЮМ»)	Токсичность острая	ПНД Ф Т 14.1:2:3:4.11-04
	Рачки Дафния <i>Daphnia magna</i> Straus	Токсичность хроническая	ФР.1.39.2001.00283 ФР.1.39.2001.00282
	Рачки Цериодафния <i>Ceriodaphnia affinis</i> Lilljeborg	Токсичность хроническая	ФР.1.39.2001.00283 ФР.1.39.2001.00282

Продолжение табл. 2

Контролируемая среда	Объект	Показатель	Аттестованные методики, внесенные в Федеральный Реестр
Отходы и осадки сточных вод (водная вытяжка)	Рачки Дафния <i>Daphnia magna</i> Straus	Токсичность острая	ФР.1.39.2001.00283 ПНД Ф Т 14.1:2.4.12-06
	Рачки Цериодафния <i>Ceriodaphnia affinis</i> Lilljeborg	Токсичность острая	ФР.1.39.2001.00282
	Водоросль <i>Chlorella vulgaris</i> Beijer	Токсичность острая	ФР.1.39.2004.01143
	Водоросль <i>Scenedesmus quadricauda</i>	Токсичность острая	ФР.1.39.2001.00284
	Инфузория <i>Paramecium caudatum</i>	Токсичность острая	ФР.1.31.2003.00734
	Бактерия <i>Escherichia coli</i> M-17 (тест-система «ЭКОЛЮМ»)	Токсичность острая	ПНД Ф Т 14.1:2:3:4.11-04
	Рачки Дафния <i>Daphnia magna</i> Straus Рачки Цериодафния <i>Ceriodaphnia affinis</i> Lilljeborg	Токсичность хроническая	ФР.1.39.2001.00283 ФР.1.39.2001.00282
Почва (водная вытяжка)	Рачки Дафния <i>Daphnia magna</i> Straus	Токсичность острая	ФР.1.39.2001.00283 ПНД Ф Т 14.1:2.4.12-06
	Рачки Цериодафния <i>Ceriodaphnia affinis</i> Lilljeborg	Токсичность острая	ФР.1.39.2001.00282
	Водоросль <i>Chlorella vulgaris</i> Beijer	Токсичность острая	ФР.1.39.2004.01143
	Водоросль <i>Scenedesmus quadricauda</i>	Токсичность острая	ФР.1.39.2001.00284
	Инфузория <i>Paramecium caudatum</i>	Токсичность острая	ФР.1.31.2003.00734
	Бактерия <i>Escherichia coli</i> M-17 (тест-система «ЭКОЛЮМ»)	Токсичность острая	ПНД Ф Т 14.1:2:3:4.11-04
	Рачки Дафния <i>Daphnia magna</i> Straus Рачки Цериодафния <i>Ceriodaphnia affinis</i> Lilljeborg	Токсичность хроническая	ФР.1.39.2001.00283 ФР.1.39.2001.00282 ФР.1.39.2007.03221
Донные отложения (водная вытяжка)	Инфузория <i>Paramecium caudatum</i>	Токсичность острая	ФР.1.31.2003.00735
Осадки атмосферные (снежный покров)	Рачки Дафния <i>Daphnia magna</i> Straus	Токсичность острая	ФР.1.39.2001.00283 ПНД Ф Т 14.1:2.4.12-06 РД 52.04.186-89, п. 3.6
	Рачки Цериодафния <i>Ceriodaphnia affinis</i> Lilljeborg	Токсичность острая	ФР.1.39.2001.00282 РД 52.04.186-89, п. 3.6
	Водоросль <i>Chlorella vulgaris</i> Beijer	Токсичность острая	ФР.1.39.2004.01143 РД 52.04.186-89, п. 3.6
	Водоросль <i>Scenedesmus quadricauda</i>	Токсичность острая	ФР.1.39.2001.00284; РД 52.04.186-89, п. 3.6
	Инфузория <i>Paramecium caudatum</i>	Токсичность острая	ФР.1.31.2003.00734 РД 52.04.186-89, п. 3.6
	Бактерия <i>Escherichia coli</i> M-17 (тест-система «ЭКОЛЮМ»)	Токсичность острая	ПНД Ф Т 14.1:2:3:4.11-04 РД 52.04.186-89, п. 3.6
	Рачки Дафния <i>Daphnia magna</i> Straus Рачки Цериодафния <i>Ceriodaphnia affinis</i> Lilljeborg	Токсичность хроническая	ФР.1.39.2001.00283 ФР.1.39.2001.00282

Окончание табл. 2

Контролируемая среда	Объект	Показатель	Аттестованные методики, внесенные в Федеральный Реестр
Почва, вода, сточные воды, отходы	Семена злаковых растений	Снижение числа жизнеспособных семян (по окраске семян раствором тетразола хлорида)	ГОСТ 12039-82
Оценка генотоксичности	Традесканция, лук, семена сосны, эритроциты рыб, мыши и т.д.	Изменение структуры хромосом и количества ядрышек	Цитогенетические тесты: тест «Mutatox»; SOS – Хромотест Экология, 2005, № 4. С. 275–285. Цитология, 2000. Т. 42. № 6. С. 593–601. Киреев а и др., 2007
	Вид <i>Onychiurus stachianus</i> Семейство Ногохвостки (<i>Collembola</i>)	Процент выживаемости, значения LC50 и LC100, способность к размножению	Жеребцов, 1984
	Дождевые черви <i>Lumbricus terrestris</i> (тип Кольчатые черви)	Тест-объект при токсикологических исследованиях (гибель и др.)	Жеребцов, 1984

ДЛЯ ЗАМЕТОК

Научное издание

БИОЛОГИЧЕСКИЙ МОНИТОРИНГ
ПРИРОДНО-ТЕХНОГЕННЫХ СИСТЕМ

*Рекомендовано к изданию ученым советом
Института биологии Коми НЦ УрО РАН*

Редактор О.А. Гросу
Оригинал-макет Е.А. Волкова
Художник О.П. Велегжанинов

Лицензия № 0047 от 10.01.1999

Компьютерный набор. Подписано в печать 4.05.2011. Формат 60×90^{1/16}.
Бум. офсетная. Печать офсетная. Усл. печ. л. 24.25. Уч.-изд. л. 24.0.
Тираж 300. Заказ № 2.

Информационно-издательский отдел Коми НЦ УрО РАН.
167982, ГСП, г. Сыктывкар, ул. Первомайская, 48.