

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«ВЯТСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

На правах рукописи



Попыванов Дмитрий Владимирович

**БИОАККУМУЛЯЦИЯ ТЯЖЁЛЫХ МЕТАЛЛОВ БАЗИДИОМИЦЕТАМИ В
УСЛОВИЯХ УРБОЭКОСИСТЕМЫ**

03.02.08 – экология (биология)

Диссертация на соискание ученой степени кандидата

биологических наук

Научный руководитель:

доктор биологических наук,

Широких Александр Анатольевич

Киров – 2018

Содержание

ВВЕДЕНИЕ.....	3
1 ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР	
1.1 Тяжёлые металлы в окружающей среде.....	8
1.2 Тяжёлые металлы и живые организмы.....	15
1.3 Положение базидиальных грибов в царстве <i>Fungi</i>	21
1.4 Эколого-трофические группы базидиомицетов городских парков и скверов.....	30
1.5 Особенности произрастания базидиомицетов в городских парках и скверах.....	33
1.6 Адаптации грибов к антропогенным воздействиям.....	34
1.7 Основные факторы, влияющие на формирование грибной биоты в условиях города.....	36
1.8 Аккумуляция тяжёлых металлов базидиомицетами грибов в урбоэкосистеме	39
1.9 Механизмы защиты мицелия грибов от тяжёлых металлов	42
2 ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ	
2.1 Эколого-географические условия района исследований.....	46
2.2 Зонирование территории города Кирова по содержанию тяжёлых металлов в почве.....	48
2.3 Методика отбора образцов и подготовка плодовых тел базидиомицетов и почвы к определению тяжёлых металлов	55
2.4 Лабораторные опыты по абсорбции тяжёлых металлов из растворов....	57
2.5 Статистическая обработка результатов.....	58
3 РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ	
3.1 Таксономический состав и эколого-трофическая структура сообществ базидиомицетов.....	60
3.2 Биоаккумуляция тяжёлых металлов базидиомицетами.....	65
3.3 Особенности роста и извлечения тяжёлых металлов мицелиальной культурой <i>Trametes versicolor</i>	76
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	84
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	88
Приложения.....	109

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы. Города, являющиеся крупными промышленными центрами, включают в себя, как правило, достаточное количество рекреационных территорий, которые выполняют культурно-оздоровительные, санитарно-гигиенические, эстетические, почвозащитные и водоохраные функции. В то же время, городская среда испытывает существенную нагрузку от промышленных предприятий, тепло-энергетического комплекса и ежегодно растущего числа автотранспорта. Возрастающая антропогенная нагрузка на урбоэкосистемы приводит к снижению их устойчивости и биоразнообразия. В связи с этими неутешительными тенденциями остро встает вопрос о способах оценки отдельных экосистемных компонентов с целью принятия управленческих решений для долгосрочного рационального природопользования.

Одними из наиболее опасных в городской среде загрязняющих веществ являются соединения тяжёлых металлов (ТМ) по причине их высокой токсичности, подвижности и способности к биоаккумуляции (de Miguel et al., 1997; Дабахов и др., 2005; Рэце, Крыстя, 1986; Verti, Jacobs, 1996). Способностью обильно накапливать данные соединения характеризуются базидиальные макромицеты, в силу чего они могут представлять интерес для экологического мониторинга состояния среды (Костычев, 2009; Щеглов, 2002; Чураков, 2000; Цветнова, 2001).

Изучению сообществ базидиомицетов на территории парков и скверов промышленных городов уделено значительно меньшее внимание, чем на ненарушенных природных территориях. В литературе присутствуют лишь отрывочные сведения о видовом разнообразии базидиомицетов в городской среде (Шилкова, 2015; Химич, 2013; Дремова, 2014; Савельев, Кикеева, 2018; Кириллов, 2011), сведений о видах, аккумулирующих ТМ в условиях города, тоже недостаточно (Иванов и др., 2008; Костычев, 2012; Demirbaş, 2001; Yamaç et al., 2007). Структура базидиомикоты, содержание ТМ в плодовых телах базидиомицетов, произрастающих на территории г. Кирова, ранее практически не изучались.

Целью работы являлось изучение базидиомикоты в парках и скверах г. Кирова и выявление видов для использования в биоиндикации загрязнения городской среды ТМ.

Для достижения намеченной цели были поставлены следующие **задачи**:

1. Изучить таксономическую и эколого-трофическую структуру сообществ базидиомицетов в парках и скверах г. Кирова.

2. Дать сравнительную оценку состава базидиомикоты на урбанизированной и фоновой территории в характерных для подзоны южной тайги условиях (на примере г. Кирова).

3. Оценить накопление ТМ в базидиомах грибов в зависимости от их таксономического положения и эколого-трофической принадлежности.

4. Изучить особенности роста и процессов биосорбции ТМ из растворов мицелием гриба *Trametes versicolor* (L.).

5. Выяснить возможность использования отдельных видов базидиомицетов в целях биоиндикации состояния городской среды.

Научная новизна. Впервые составлены видовые списки и охарактеризована эколого - трофическая структура базидиомикоты парков и скверов г. Кирова и прилегающего к городу природного лесного массива (п. Порошино). Установлено, что наибольшей частотой встречаемости в городских парках и скверах характеризуются базидиомицеты ксилотрофных видов, в то время как в лесном массиве подзоны южной тайги виды из разных эколого-трофических групп представлены практически в равном соотношении. Впервые получены сведения о биосорбции Cu^{2+} , Pb^{2+} и Zn^{2+} в базидиомах грибов, собранных в 6 различных экотопах на территории г. Кирова. Показано, что представители группы микоризообразователей наиболее активно накапливают в плодовых телах цинк и свинец, тогда как подстилочные сапротрофы – медь. Впервые количественно описано влияние ТМ на рост мицелия гриба *T. versicolor* БИН 2263 в погруженной культуре. Выявлены морфологические особенности мицелиального роста гриба в присутствии металлов, заключающиеся в

формировании пеллет различного размера и формы. Показана разница в степени извлечения Cu^{2+} , Pb^{2+} и Zn^{2+} из растворов грибным мицелием.

Теоретическая и практическая значимость. По данным проведенного исследования составлен список видов базидиомицетов, произрастающих на территории парков и скверов г. Кирова. Выявлены часто встречающиеся виды-аккумуляторы ТМ, пригодные для биоиндикации и использования в экологическом мониторинге территории города. Полученные результаты по аккумуляции ТМ базидиомами макромицетов служат основой для дальнейшего мониторинга степени загрязнения городской среды. Мицелий гриба *T. versicolor* БИН 2263, при выращивании в погруженной культуре, может быть использован в качестве природного сорбента ТМ из промышленных и бытовых сточных вод.

Методология и методы исследований. Методология работы спланирована согласно поставленной цели. Эксперименты проводились *in situ* – в парках и скверах г. Кирова и *in vitro* – в условиях погружённой качалочной культуры, с использованием стандартных методик. Использовали микробиологические и физико-химические методы, метод конверта при отборе проб почвы, метод кернения при отборе проб древесины.

Положения, выносимые на защиту:

1. Эколого – трофическая структура сообществ базидиомицетов в городских условиях характеризуется преобладанием ксилотрофных видов.

2. В условиях урбоэкосистемы наиболее высокое накопление грибами цинка и свинца, в разрезе отдельных эколого – трофических групп, характерно для микоризообразователей, а накопление меди – для подстилочных сапротрофов.

3. Для ксилотрофных базидиомицетов в городской среде характерно в среднем меньшее суммарное накопление ТМ, чем для микоризообразователей и подстилочных сапротрофов.

Обоснованность и достоверность научных результатов обеспечивается использованием комплекса современных методов исследования: оптической микроскопии и высокоточной атомно-абсорбционной спектрофотометрии. Отбор

проб осуществлен на репрезентативных участках в трехкратной биологической повторности, что позволило провести статистическую обработку данных в программном продукте Microsoft Excel и подтвердить достоверность выводов работы.

Апробация работы. Основные положения работы были представлены на Третьем Международном Микологическом Форуме (Москва, 14-15 апреля 2015 г.), XIII Всероссийской научно-практической конференции с международным участием «Актуальные проблемы региональной экологии и биодиагностика живых систем» (Киров, 1-2 декабря, 2015 г.), XXIII Всероссийской молодежной научной конференции «Актуальные проблемы биологии и экологии» (Сыктывкар, 4-8 апреля 2016 г.), Всероссийской научно-практической конференции с международным участием «Экология родного края: проблемы и пути решения» (Киров, 28–29 апреля 2016 г.), II Международной научной конференции «Биология, систематика и экология грибов и лишайников в природных экосистемах и агрофитоценозах» (г. Минск, Беларусь, 20-23 сентября 2016 г.), XIV Всероссийской научно-практической конференции с международным участием «Биодиагностика состояния природных и природно–техногенных систем» (Киров, 5-8 декабря 2016 г.), Четвертом Съезде Микологов России (Москва, 12-14 апреля 2017 г.), XVIII Всероссийской научно-практической конференции «Общество. Наука. Инновации» (Киров, 2-28 апреля 2018 г.), IV (XII) Международной ботанической конференции молодых ученых в Санкт – Петербурге (22-28 апреля 2018 г.).

Публикация результатов исследования. По теме диссертации опубликовано 11 работ, в том числе две – в изданиях, рекомендованных ВАК Минобрнауки России.

Личный вклад автора. Диссертационная работа является результатом многолетних исследований (2014-2018 гг.), выполненных лично автором. Автору принадлежит планирование и проведение большей части камеральных и экспериментальных работ, а также обработка и интерпретация полученных данных. Автор принимал непосредственное участие в сборе и идентификация

собранных образцов базидиомицетов, выполнял пробоподготовку и анализ на содержание ТМ на атомно-абсорбционном спектрофотометре. Анализ и обобщение данных, формулировка основных положений и выводов выполнены лично автором.

Объем и структура работы. Диссертация состоит из введения, трех глав, заключения и списка литературы, включающего 231 источник, в том числе 109 на иностранном языке, и 2 приложений. Работа изложена на 115 страницах, проиллюстрирована 17 рисунками, содержит 12 таблиц.

Благодарности. Глубокую признательность за всестороннюю помощь и консультации автор выражает своему научному руководителю д.б.н., профессору кафедры экологии и природопользования ФГБОУ ВО ВятГУ Широких Александру Анатольевичу. Выражаю благодарность зав. лабораторией биотехнологии растений и микроорганизмов Федерального аграрного научного центра Северо-Востока имени Н.В. Рудницкого Широких Ирине Геннадьевне, всем сотрудникам этой лаборатории, а также заведующему аналитической лабораторией Федерального аграрного научного центра Северо-Востока имени Н.В. Рудницкого Устюжанину Игорю Александровичу и сотрудникам лаборатории за доброе отношение, разностороннюю помощь и обсуждение результатов. Отдельную благодарность хотелось бы выразить руководству ФГБОУ ВО ВятГУ за финансовую поддержку участия в нескольких конференциях, проводимых в Москве, Санкт-Петербурге и Сыктывкаре. Огромное спасибо всем, кто оказывал помощь на всех этапах выполнения работы.

1 ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР

1.1 Тяжёлые металлы в окружающей среде

Тяжёлые металлы (ТМ) представляют собой одну из приоритетных групп загрязнителей, вызывающих деградацию окружающей среды. К ТМ относят более 40 элементов, атомная масса которых превышает 50 а.е.м. Большая часть этих элементов, входя в состав многих ферментов, имеет биологически важное значение. В случаях, если они находятся в естественных концентрациях, к ним применяют термин «микроэлементы». По А.П. Виноградову, под микроэлементами подразумевают химические элементы, необходимые для живых организмов и содержание которых измеряется величинами порядка $n \cdot 10^{-2}$ – $n \cdot 10^{-5}$ % (Виноградов, 1957). Кроме того, в литературных источниках встречаются такие определения, как «следовые», «рассеянные», «редкие». Многие металлы, относящиеся к данной группе, известны человеку довольно давно. Еще в древние века люди использовали железо, медь, олово, ртуть, свинец. До XIX века широко использовались барий, кадмий, марганец, молибден, хром, цирконий, осмий, радий. С XX века в употребление вошли титан, селен, рубидий и другие элементы. ТМ имеют важное значение в хозяйственной деятельности человека и в настоящее время, в результате чего происходит извлечение их из рудных месторождений и рассеивание в биосфере в процессе добычи, обогащения, производства и потребления. С течением времени указанные процессы привели к формированию техногенных аномалий, которые А. И. Перельман разделил на 3 типа:

- 1) глобальные, охватывающие весь земной шар;
- 2) региональные, занимающие отдельные части материка, регионы, области;
- 3) локальные, имеющие радиус до нескольких десятков километров и примыкающие к определенному источнику загрязнения (Перельман, 1979).

В данных условиях сложилось мнение, что для экзогенных, повышенных концентраций микроэлементов в окружающей среде (цинк, молибден, медь, никель, марганец, олово, кобальт, титан и др.), а также для элементов, не имеющих биологического значения (свинец, цинк, кадмий) следует применять термин «тяжёлые металлы». Селен и мышьяк металлами не являются, однако, по ряду свойств они стоят близко к вышеперечисленным металлам, поэтому в экотоксикологических исследованиях их рассматривают вместе с группой ТМ и называют металлоидами.

Таким образом, к ТМ относят редкие (рассеянные, следовые) элементы (металлы), как выполняющие определенные биологические функции в организме, так и не имеющие таковых, с атомной массой более 50 а.е.м., находящиеся в повышенных экзогенных концентрациях в объектах окружающей среды (почва, вода, атмосфера, организмы) (Дабахов и др., 2005).

Содержание ТМ в окружающей среде зависит как от антропогенной деятельности, так и от естественного фона данной местности (природного загрязнения). Природное загрязнение – это загрязнение почв литогенными ТМ и металлоидами. Существует три варианта природного загрязнения (Водяницкий, 2011):

1. Прямое обогащение почвы тяжёлыми элементами. Так, например, установлено превышение естественного фона в Пермском крае по Co, Cr, Zr, Cu (Копылов, 2013). Черноземы Алтая обогащены мышьяком, его содержание достигает 100–150 мг/кг (Матвеев, Авдонькин, 2007).

2. Нарушение баланса между химическими элементами. Например, на территории Забайкалья, обогащенной стронцием и барием, но с дефицитом кальция, распространена урвская болезнь. В Южной Азии наблюдается природное загрязнение мышьяком питьевой воды. При норме 10 мкг/л содержание As в воде превышает 200 мкг/л (Anawar et al., 2002; Mandal, Suzuki, 2002; Smedley, Kinninburg, 2002; Smedley et al., 2003). В Бангладеш до 30–35 млн. человек потребляют воду, загрязненную мышьяком. Данный факт вызван присутствием пирита в осадках, из-за которого образуется восстановительная

среда, и (гидр)оксиды железа, как главная фаза-носитель As, редуцируются (Pedersen et al., 2006; Nickson et al., 2000; Mc Arthur et al., 2001; Tareq et al., 2003). В результате данного явления почвы не выполняют своей буферной роли и происходит нарушение оптимального отношения As:Fe.

3. В почвах возможна активизация литогенных ТМ. Например, такая ситуация характерна для почв западной части США, где в месторождениях Се-фосфоритов и углистоглинистых сланцев содержание Se достигает 700 мг Se/кг (Иванов, 1996). Для почв США кларк селена оценивается в 0,4 мг/кг, в земной коре его кларк еще ниже – 0,05 мг/кг (Гринвуд, Эрншо, 2008). При сельскохозяйственном орошении почв на сланцах, литогенный селен становится подвижным и транспортируется с дренажной водой в водоемы, где аккумулируется в живых организмах, достигая уровня 3000 мг/кг. Гибель домашнего скота в зоне Западной фосфатной залежи в штатах Айдахо (Юта и Вайоминг, США) связывают с высоким уровнем содержания Se в воде и растениях (Ryser et al., 2006). Эта проблема стоит в девяти западных штатах США на площади 1,5 млн. акров (Brown et al., 1999). Биодоступность таких элементов зависит от свойств почвы, то есть pH, катионообменной способности, содержания органического вещества, окислительно-восстановительных условий и уровня солености. Например, высокая концентрация хлорид – иона в почве может увеличивать растворимость кадмия (Norvell et al., 2000; Weggler et al. 2004; Usman et al. 2005).

Почвы в городах развиваются под воздействием тех же факторов почвообразования, что и в естественных природных условиях, но техногенный фактор здесь оказывает первостепенное влияние. Хозяйственная деятельность людей в городах приводит к существенному и часто необратимому изменению почвенного покрова. Почвы, в отличие от воздушной и водной сред, испытывают значительное воздействие урбанистического прессинга, быстро поглощают из окружающей среды поллютанты и медленно их трансформируют (Ларионов, 2013).

Приоритетными загрязнителями в городских условиях Поволжья являются ТМ как результат увеличения общего количества транспортных средств, постоянно расширяющейся транспортной и промышленной инфраструктуры, замусоривания значительных территорий. Данный факт объясняет интенсивность и неоднородность почвенных загрязнений (Ларионов, 2013).

Проводимые исследования позволили выделить характерные для городских почв ТМ: Ba, Cd, Co, Cu, Mg, Pb, Sb, Ti и Zn (de Miguel et al., 1997).

Влияние автомобильного трафика обуславливает наличие в почвах Zn и Ba, и в меньшей степени Cu и Pb. Барий широко используется как детергент/диспергатор, ингибитор окисления и коррозии в смазочных маслах для дизельного топлива, а также в качестве добавок для уменьшения дыма от дизельного топлива. Соединения цинка интенсивно используются в качестве антиоксидантов (например, карбоксилатные комплексы цинка и сульфонов цинка) и в качестве детергента/диспергатора для улучшения смазочных свойств масел (Drew, 1975). В дополнение к этому, износ автомобильных шин также вносит существенный вклад в загрязнение почв Zn, особенно в форме крупных частиц пыли (Stigliani and Anderberg, 1991). Окисление смазочных масел при воздействии воздуха и высоких температур приводит к образованию органических кислот, спиртов, кетонов, альдегидов и других органических соединений, которые вызывают коррозию металла. Коррозионное действие вызывает износ металлических деталей, которые вступают в контакт с маслом и часто состоят из цинка, меди и кадмия (Drew, 1975). Процесс в конечном итоге приводит к выбросу этих металлов в городскую среду и их накоплению в уличной пыли.

Источниками Zn и Cd служат также корродирующие элементы строительных материалов городских зданий. Коррозионное действие может быть связано с кислотным характером осадков, выпадающих в городской среде (значениях pH во многих случаях, ниже 4,0) (de Miguel et al., 1997).

Помимо самого большого использования Pb в свинцово-кислотных аккумуляторных батареях, он также используется в сплавах, в качестве

антидетонационной добавки в бензине, кабелях, припоях и т. д. (Yao et al., 2015). Атмосферный Pb имеет различное происхождение: в дополнение к естественному фону, загрязнение вызывает сжигание угля и бензина, промышленные выбросы, плавильные заводы и сжигание отходов. Благодаря проведению изотопного анализа атмосферного воздуха, возможно выявить источники поступления элемента в окружающую среду. Проводимые с 1980-х годов исследования изотопного состава Pb в воздухе, показывают, что основной источник свинца в атмосферном воздухе - выбросы автомобильного транспорта (Nriagu, 1990). С 1975 года в США, в середине 1980-х годов в Европе, в 2000 году в Китае, и в 2002 году в России законодательные меры пошли на исключение из оборота бензина, содержащего тетраэтилсвинец. Благодаря этим мерам содержание свинца в атмосфере значительно уменьшилось.

Ширина придорожных аномалий свинца составляет, как правило, около 50-100 м, реже достигает 300 м (Зырин, Садовников, 1985; Tiller et al., 1987; Tiller, 1989). Наибольшая концентрация элемента в почве прослеживается на расстоянии 1-2 м, достигая 500-600 мг/кг. Некоторые авторы отмечают наличие существенного загрязнения на расстоянии нескольких километров. Исследования Reiter E.R. et al.(1977) показали, что около 50% свинца транспортных выбросов находится в воздухе на расстоянии 20 км от дороги. Результаты исследований изотопов показали, что свинец переносится на расстояние до 50 км от дороги (Gulson et al. 1981).

Почвы, граничащие с промышленными предприятиями различного профиля, содержат токсичные элементы в количествах, превышающих предельно допустимые в десятки и сотни раз. Наиболее сильное загрязнение оказывают предприятия горнодобывающей и обогатительной промышленности, цветной металлургии, химической и нефтехимической, машино- и станкостроительной, электронно- и электротехнической, а также теплоэнергетической промышленности.

Наиболее существенными процессами, определяющими распределение ТМ по формам нахождения в растворе, являются гидролиз, гидролитическая

полимеризация (образованием полиядерных гидроксокомплексов), ассоциация с различными лигандами почвенного раствора. ТМ в составе первичных минералов служат связующим звеном между почвой и исходными породами. Несмотря на возможность в некоторых условиях образования собственных минералов и труднорастворимых соединений Zn, Cu и Pb, основные их формы в незагрязненных почвах, так или иначе, связаны с минеральными и органическими составляющими (Adriano, 2001).

В силу строения своих электронных оболочек, исследуемые металлы легко образуют комплексы с лигандами различной природы и, особенно, с органическими анионами. Эти комплексы являются одной из важнейших форм существования элементов в почвенных растворах. Большинство комплексов с органическими анионами образуются по хелатному типу и являются устойчивыми. Комплексы, образуемые гумусовыми кислотами с солями металлов относительно хорошо растворимы в условиях нейтральной, слабокислой и слабощелочной среды. Данный факт позволяет металлоорганическим комплексам мигрировать в почвах (Карпухин, Сычев, 2005; Adriano, 2001). Для оценки роли отдельных компонентов твердой фазы почвы и факторов состояния системы в связывании металлов почвой используют различные методы. Многие работы посвящены поиску взаимосвязи между количеством сорбированных металлов и содержанием различных компонентов почвы или других физико-химических факторов: pH, удельной поверхности, гранулометрического состава, ЕКО и т.д. (Пинский, 1992; Andersen at al., 2004; Meers at al., 2006). В частности, обнаружена корреляция содержания Zn, Cu и Pb в почве с удельной поверхностью, содержанием глины, органического вещества, ЕКО, pH, содержанием карбонатов, оксидов Fe и Mn, глинистых минералов с лабильной структурой, обменного Ca (Machado, Pavan, 1987; Nielsen, 1990; You, Yin, Allen, 1999).

Формы металлов подразделяются не только по ассоциации с теми или иными компонентами почвы (органическим веществом, гидроксидами Fe и Mn, карбонатами, сульфидами), но и по характеру связи с почвенными частицами (обменные, специфически и химически сорбированные, окклюдированные), по

способности высвободиться при изменении факторов окружающей среды: Eh, рН, концентрации раствора. Кроме того, выделяют мобильные соединения (источник и ближайший резерв металлов для растений), фиксированные соединения (потенциальный резерв) и изоморфные примеси в минералах (стратегический резерв) (Зырин, 1968). Различают также формы ТМ, связанные с разными гранулометрическими фракциями почв (Мотузова, 1972). К формам, не связанным с одним определенным компонентом почвы, относят водорастворимые, обменные, специфически сорбированные или кислоторастворимые. Можно считать установленным наличие в почве следующих форм соединений ТМ (Садовникова, 1997):

- растворимые – свободные ионы и растворимые комплексы ТМ с неорганическими анионами или органическими лигандами различной прочности;
- обменные – ТМ удерживаются в основном электростатическими силами на глинистых и других минералах, органическом веществе и на аморфных соединениях с низким рН нулевого заряда;
- специфически сорбированные – ТМ удерживаются в основном ковалентными и координационными связями;
- ТМ на устойчивом органическом веществе – ТМ удерживаются с помощью комплексообразования и хелатирования на собственно органическом веществе или органическом веществе, связанном с катионами Fe, Al, Ca, с оксидами и гидроксидами Fe и Al, с глинистыми минералами;
- ТМ на оксидах и гидроксидах Fe, Al, Mn – окклюдированные катионы внутри аморфных соединений или адсорбированные на их поверхности;
- осадки (преципитаты) – соли ТМ (карбонаты, сульфиды, фосфаты, гидроксиды) представляют собой смешанные кристаллы или смеси кристаллов разных элементов (Минкина и др., 2009).

Таким образом, почва, в отличие от воды и воздуха, является наиболее подверженной загрязнению ТМ средой. Соединения ТМ, находящиеся в воде и воздухе и вовлекаемые в глобальные геологические круговороты, в конечном итоге попадают в почву, где присутствует множество механизмов связывания ТМ и, как

следствие, их накопления. В связи с этим, загрязнение ТМ почвы накладывает отпечаток на все живые организмы, которые прямо или косвенно с ней связаны.

1.2 Тяжёлые металлы и живые организмы

Доступность металлов для живых организмов и влияние на живые организмы зависят от их форм существования металлов в почве. ТМ присутствуют в почвах как в виде свободных катионов, так и в форме разнообразных химических и физико-химических соединений (Рэцце, Крыстя, 1986; Verti, Jacobs, 1996). Присутствие тех или иных форм металлов в почвах зависит от многих факторов: почвообразующей породы, источников техногенного загрязнения, а также естественных условий среды - pH, окислительно-восстановительного потенциала, катионного и анионного состава почвенного раствора, состава и свойств твердых фаз почвы (Gray, McLaren, 2006; Kirkham, 2006).

Абиотический стресс, вызванный внесением ТМ в почву в неорганических и органических формах влияют на рост, морфологию и метаболизм микроорганизмов в почвах. Стресс проявляется через функциональные отклонения, денатурацией протеинов или нарушением целостности клеточных мембран. Следовательно, загрязнение почвы ТМ может уменьшить размер и активность микробной биомассы (Brookes and McGrath, 1984; Nannipieri et al., 1990; Chander and Brookes, 1993).

ТМ влияют на активность и состав сообществ почвенных микроорганизмов. Брукс представил доказательства того, что ТМ уменьшают долю микробной биомассы углерода в общем органическом веществе почвы, а углерод микроорганизмов почвы является индикатором загрязнения почвы ТМ (Brookes, 1995). Современные результаты исследований показали, что, для понимания степени токсичности металла, решающее значение имеет концентрация металла в его доступной форме. Доступность ТМ связана с их химическими формами в

почвах. Некоторые фракции или компартаменты почвы служат резервуарами доступных ТМ (Wang et al., 2007). Экстракции ТМ из почвы водой и NH_4NO_3 , широко используемые в методиках тестирования почвы (Kot and Namiesne`ik, 2000; Krishnamurti and Naidu, 2002; Song et al., 2004), позволяют быстро определить почвенные компартменты, характеризующиеся растворимостью. Вода может выводить ТМ в почвенный раствор; NH_4NO_3 главным образом выводит в раствор растворимые и обменные металлы. Концентрации ТМ в почвенном растворе обычно снижается при нейтральном или щелочном рН (Mun`oz-Mele`ndez et al., 2000).

ТМ ингибируют физиологические процессы растений, такие как: дыхание, фотосинтез, рост клеток, всасывание воды, метаболизм азота и минеральных элементов (Michalak, 2006).

Некоторые внешние механизмы, ограничивающие поступление ТМ в корни, помогают растениям выжить при определенной концентрации токсичного металла в почве. Одним из них является формирование нетоксичных хелатов металлов в ризосфере с участием органических кислот и других веществ, выделяемых из корней. Устойчивость к ТМ усиливается при наличии микоризы (Khan et al., 2000; Baranowska-Morek, 2003). Металлы могут транспортироваться апопластическим способом и иммобилизоваться в клеточных стенках (Zornoza et al., 2002). Некоторые растения (*Anthyllis vulnenaria* и *Biscutella leavigata*) могут транспортировать избыток металлов к стареющим органам растения и листьям и сбрасывать их сезонно (Siedlecka et al., 2001). Токсичные металлы становятся реальной угрозой для растений, главным образом, когда они достигают цитозоля клетки. Следовательно, способность корневых клеток контролировать перенос ТМ через мембраны определяет устойчивость растений (Baranowska-Morek, 2003). ТМ могут быть быстро связаны в комплексы, инактивированы и трансформированы в физиологически переносимую форму посредством действия фитохелатинов и изолированы в вакуолях клеток (Zenk, 1996; Baranowska-Morek, 2003). Часто растения, устойчивые к стрессу от ТМ, имеют меньшие требования к питанию, специфичным минералам (кадмий, калий и

фосфор) и экономят воду, чтобы справиться с этим стрессом (Baranowska-Morek, 2003; Siedlecka et al., 2001).

Кроме того растения характеризуются избирательным накоплением ТМ. Выделяют две контрастных группы растений: исключатели, у которых ТМ накапливаются, главным образом, в корневой системе, и аккумуляторы, у которых они накапливаются преимущественно в надземных органах (Baker, 1981). Среди последних выделяют более 450 видов (около 0.2% от всех покрытосеменных растений) гипераккумуляторов Ni, Zn, Mn, Cu, Co, Cd, As и Se, которые сочетают в себе высокую устойчивость к одному или нескольким ТМ и способность накапливать их в побегах в больших количествах (Verbruggen et al. 2009; Серегин и др. 2014). Так, например, к гипераккумуляторам Ni относят растения, которые накапливают в побегах более 1000 мг Ni/кг сухой массы, а к гипераккумуляторам Zn – растения, накапливающие более 10000 мг Zn/кг сухой массы (Reeves, Baker, 2000). Большинство гипераккумуляторов являются гипераккумуляторами Ni, относящимися к сем. *Asteraceae*, *Brassicaceae*, *Buxaceae*, *Euphorbiaceae*, *Flacourtiaceae*, *Rubiaceae* и *Violaceae* (Reeves, Baker, 2000; Krämer, 2010).

Растения гипераккумуляторы являются металлофитами – эндемиками, произрастающими в биогеохимических провинциях, почвы которых обогащены ТМ (Meharg, 2005). Наибольший интерес вызывают серпентиновые почвы, обогащенные Ni, Co и Cr, а также каламиновые почвы, богатые Zn, Cd и Pb, на которых возникли популяции растений, устойчивые к ТМ (Callahan et al., 2007).

Способность к гипераккумуляции определяется высокой эффективностью механизмов детоксикации (Krämer, 2010), благодаря чему гипераккумуляторы устойчивы к ТМ. В процессе эволюции механизмы, определяющие устойчивость к ТМ, должны были возникнуть раньше, чем способность к гипераккумуляции, и последняя в большинстве случаев должна определяться более чем одним геном (Meharg, 2005). Предполагается, что устойчивость к ТМ и способность к гипераккумуляции находятся под независимым генетическим контролем (Macnair et al., 1999).

Движение соединений ТМ по цепям питания характеризуется правилом биологического усиления и оказывает токсическое действие на организмы, стоящие у вершины пищевой цепи. Отравляющие эффекты ТМ обусловлены их вмешательством в нормальную биохимию организма в нормальные метаболические процессы. При попадании в кислотную среду желудка, они переходят в стабильно окисленное состояние (Zn^{2+} , Pb^{2+} , Cd^{2+} , As^{2+} , As^{3+} , Hg^{2+} and Ag^+) и связываются с биомолекулами организма, такими, как белки и ферменты. В результате происходит образование крепких и стабильных химических связей. Уравнения (рисунок 1) показывают реакции по образованию связей с сульфгидрильными группами цистеина(-SH) и атомами серы метионина (-SCH₃) (Ogwuegbu, Ijioma, 2003).

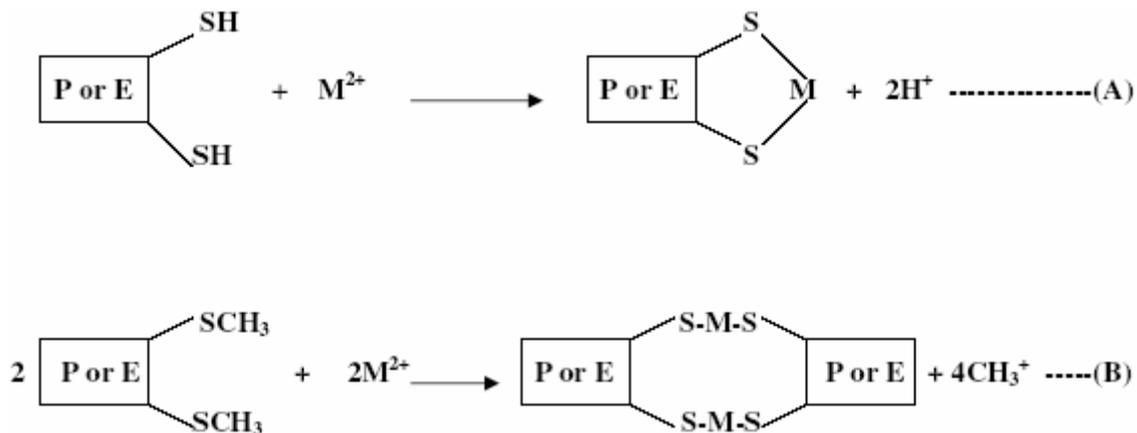


Рисунок 1– Механизм химических реакций тяжёлых металлов в желудке человека. (A) = Внутримолекулярное связывание; (B) = Межмолекулярное связывание; P = Протеин; E = Энзим; M = Металл (Ogwuegbu, Ijioma, 2003).

Связывание ионов тяжёлых металлов с ферментами имеет целую последовательность неблагоприятных для организма последствий. Дело в том, что при образовании комплекса фермент – субстрат, при котором и осуществляется деятельность фермента, фермент не может вступать в реакцию с другим субстратом, пока не прореагирует со связанным субстратом (рисунок 2). При образовании комплекса фермент – металл происходит вывод фермента из последовательности нормальных для человека биохимических реакций, фермент становится неспособен выполнять свои биохимические функции, пока не рассоединится с металлом.

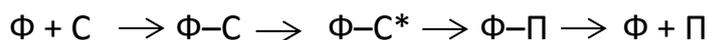


Рисунок 2 – Схема работы фермента. Φ – фермент, C – субстрат, P – продукт, * – активированный комплекс.

Иногда ферменты целой последовательности сосуществуют вместе в одном мультиферментном комплексе, состоящем из трех или четырех ферментов. Продукт от реакции с первым ферментом реагирует со вторым ферментом в цепной реакции и далее с последним в цепочке ферментом, получая конечный продукт следующим образом (рисунок 3).



Рисунок 3 – Схема мультиферментного комплекса. A – начальный субстрат, B, C, D – промежуточные продукты, F – конечный продукт, E – ферменты.

Конечный продукт (F) восходит к реакции с первым ферментом, тем самым ингибируя дальнейшую реакцию. Фермент $E1$ становится неспособным вмещать любой другой субстрат, пока конечный продукт не отделится от $E4$ и не уйдет из зоны реакции. Выход продукта возможен только тогда, когда организм использует этот продукт. Если организм не может использовать продукт, состоящий из комплекса «ТМ–белок», будет происходить постоянная блокада фермента $E1$. В итоге начальный фермент не сможет инициировать любую другую биореакцию этой функции. Следовательно, металл остается включенным в состав ткани, что проявляется в биологических дисфункциях различной тяжести (Holum, 1983). Кроме того, ион металла в таком комплексе «металл–фермент» легко заменяется другим металлическим ионом такого же размера. Таким образом, Cd^{2+} может заменить Zn^{2+} в некоторых дегидрогеназах, что приводит к токсичности кадмия. В процессе ингибирования структура белковой молекулы может быть искалена до био-неактивной формы или фермент может быть полностью разрушен.

Наиболее токсичная форма этих металлов – в виде ионов, которые являются наиболее стабильными в состоянии окисления. Например, Cd^{2+} , Pb^{2+} , Hg^{2+} , Ag^+ и

As³⁺. В их наиболее стабильном окисленном состоянии они образуют стойкие биотоксические соединения с биомолекулами организма. Поэтому детоксикационная терапия направлена в первую очередь на диссоциацию этих биостабильных сложнодиссоциируемых соединений (Duruibe et al., 2007).

Законодательно установлены предельно допустимые концентрации (ПДК) ТМ в почве и воде водных объектов хозяйственно-питьевого и культурно-бытового водопользования (таблица 1).

Таблица 1 – Предельно допустимые концентрации (ПДК) некоторых ТМ в почве и воде водных объектов хозяйственно-питьевого и культурно-бытового водопользования (ГН 2.1.7.2041-06; ГН 2.1.5.1315-03)

ТМ	ПДК ТМ в почве (подвижная форма), мг/кг	ПДК ТМ в воде, мг/л
Кобальт	5,00	0,10
Медь	3,00	1,00
Никель	4,00	0,02
Свинец	6,00	0,01
Хром	0,05	0,05
Цинк	23,00	1,00

При санитарно-гигиеническом нормировании под «нормой» понимается такое состояние среды, которое не вызывает отрицательного влияния на здоровье человека. ПДК соответствуют максимальному содержанию химического вещества в природных объектах, которое не вызывает негативного (прямого или косвенного) влияния на здоровье человека (включая отдаленные последствия) (Мотузова, 2007).

Прямые контакты человека с почвой несущественны и происходят опосредованно через другие компоненты экосистем: почва – растение – человек; почва – растение – животное – человек; почва – воздух – человек; почва – вода –

человек. Способность ТМ к биоаккумуляции в живых организмах обуславливает миграцию этих элементов по цепям питания. Возрастающие с каждым трофическим уровнем концентрации ТМ способны вызывать токсические эффекты, даже несмотря на соответствие нормативам проб почвы, воды и воздуха. Среди живых организмов, населяющих природные экосистемы суши, способностью к активной биоабсорбции ТМ обладают базидиальные макромицеты, благодаря чему они могут активно вовлекать названные токсиканты в биогеохимические циклы (Горленко, 1983; Денисова, 1999; Поддубный, Христофорова, 1999; Щеглов, 2002; Иванов, Блинохватов, 2003; Рязанов, 2003; Lodenius et al., 1981; Ingrao et al., 1992; Vetter, 1993; Barcan et al., 1998; Alonso et al., 2000; Demirbaş, 2001; Kalač et al., 2004; Svoboda et al., 2006; Tüzen et al., 2007; Yamaç et al., 2007).

1.3 Положение базидиальных грибов в царстве *Fungi*

Грибы — обширная группа организмов, включающая около 70...120 тыс. видов. Это лишь незначительная часть предполагаемого их количества. Так, еще Э. М. Фриз считал грибы самой многочисленной группой растительных организмов (Fries, 1818). Д. Хуксворт предполагает, что существует около 1,5 млн видов грибов (Хуксворт, 1992).

Шляпочные грибы известны человеку с глубокой древности. В своих трудах Аристотель (IV в. до н. э.), Теофраст (III в. до н. э.), Диоскорид (I в.) упоминали о некоторых съедобных (шампиньоны, трюфели) и ядовитых грибах. Плиний-младший (I в.) обратил внимание на обилие трутовиков на стволах деревьев и причислил эти организмы к грибам, кроме того, ему принадлежат первые попытки классификации грибов. Он делил все грибы на съедобные и ядовитые. В Риме среди съедобных ценился цезарский гриб (*Amanita caesarea*). Римляне были хорошо осведомлены о ядовитых свойствах грибов и умело использовали их для устранения неугодных им людей. Предположительно, ядовитые грибы стали

причиной смерти римского императора Клавдия, французского короля Карла VI, Папы Римского Клементя VII. Грибам поклонялись племена ацтеков, о чем говорят находки каменных статуэток грибов. Наскальные изображения людей-грибов также свидетельствуют о поклонении им народов, населявших Сибирь (Переведенцева, 2012).

Царство *Fungi*, *Mycota* образуют грибы, не имеющие подвижных стадий (исключение — хитридиомицеты с одним гладким жгутиком). Основной компонент клеточной стенки — хитин, синтез лизина идет по типу животных, митохондрии с пластинчатыми кристами, диктиосомы отсутствуют. Современные системы базируются в основном на данных молекулярной биологии, электронной микроскопии и биохимии. Количество надцарств (империй) и царств в этих системах значительно варьирует и достигает порой десятков (Addl et al., 2012). Особенностью указанных систем является то, что в состав даже одного царства входят растения (водоросли), животные (простейшие) и грибы.

Классификация грибов содержит одно царство, одно подцарство, семь отделов, десять подотделов, 35 классов, 12 подклассов, и 129 порядков (таблица 2) (Hibbett et al., 2007).

Таблица 2 – Систематика грибов. Царство *Fungi* по Hibbett et al. (2007)

Отделы	Основные классы
1. <i>Ascomycota</i> — аскомикота (сумчатые грибы)	1. <i>Dothideomycetes</i> — дотидеомицеты
	2. <i>Eurotiomycetes</i> — эуроциомицеты
	3. <i>Laboulbeniomycetes</i> — лабульбениомицеты
	4. <i>Leotiomycetes</i> — леоциомицеты
	5. <i>Orbiliomycetes</i> — орбилиомицеты
	6. <i>Pezizomycetes</i> — пезизомицеты
	7. <i>Saccharomycetes</i> — сахаромицеты
	8. <i>Schizosaccharomycetes</i> — схизосахаромицеты
	9. <i>Sordariomycetes</i> — сордариомицеты
	10. <i>Taphrinomycetes</i> — тафриномицеты
	11. <i>Neolectomycetes</i> – неолектомицеты
	12. <i>Pneumocystidomycetes</i> – пневмоцистидомицеты
	13. <i>Arthoniomycetes</i> – артониомицеты
	14. <i>Lichinomycetes</i> – лихиномицеты
	15. <i>Lecanoromycetes</i> – леканоромицеты
2. <i>Basidiomycota</i> — базидиомикота (базидиальные грибы)	1. <i>Agaricomycetes</i> — агарикомицеты
	2. <i>Dacrymycetes</i> — дакримицеты
	3. <i>Exobasidiomycetes</i> — экзобазидиомицеты

	4. <i>Tremellomyces</i> — тремелломицеты
	5. <i>Pucciniomyces</i> — пукциномицеты, ржавчинные грибы
	6. <i>Ustilaginomyces</i> — устилагиномицеты, головневые грибы
	7. <i>Microbotryomyces</i> — микроботриомицеты
	8. <i>Cystobasidiomyces</i> — цистобазидиомицеты
	9. <i>Agaricostilbomyces</i> — агарикостилбомицеты
	10. <i>Atractiellomyces</i> — атриакциеломицеты
	11. <i>Mixiomyces</i> — миксиомицеты
	12. <i>Cryptomycolacomycetes</i> — криптомиколокомицеты
	13. <i>Classiculomyces</i> — классикуломицеты
3. <i>Chytridiomycota</i> — хитридиомикота	1. <i>Chytridiomyces</i> — хитридиомицеты
	2. <i>Monoblepharidiomyces</i> — моноблефаридиомицеты
4. <i>Glomeromycota</i> — гломеромикота	<i>Glomeromyces</i> — гломеромицеты
5. <i>Neocallimastigomycota</i>	<i>Neocallimastigomyces</i>
6. <i>Blastocladiomycota</i>	<i>Blastocladiomyces</i>
7. Подотделы, отнесенные ранее к отделу <i>Zygomycota</i>	Подотделы <i>Mucoromycotina</i> , <i>Entomophthoromycotina</i> , <i>Zoopagomycotina</i> , <i>Kickxellomycotina</i>

К базидиальным грибам относится примерно 30% всех видов грибов (рисунок 4).

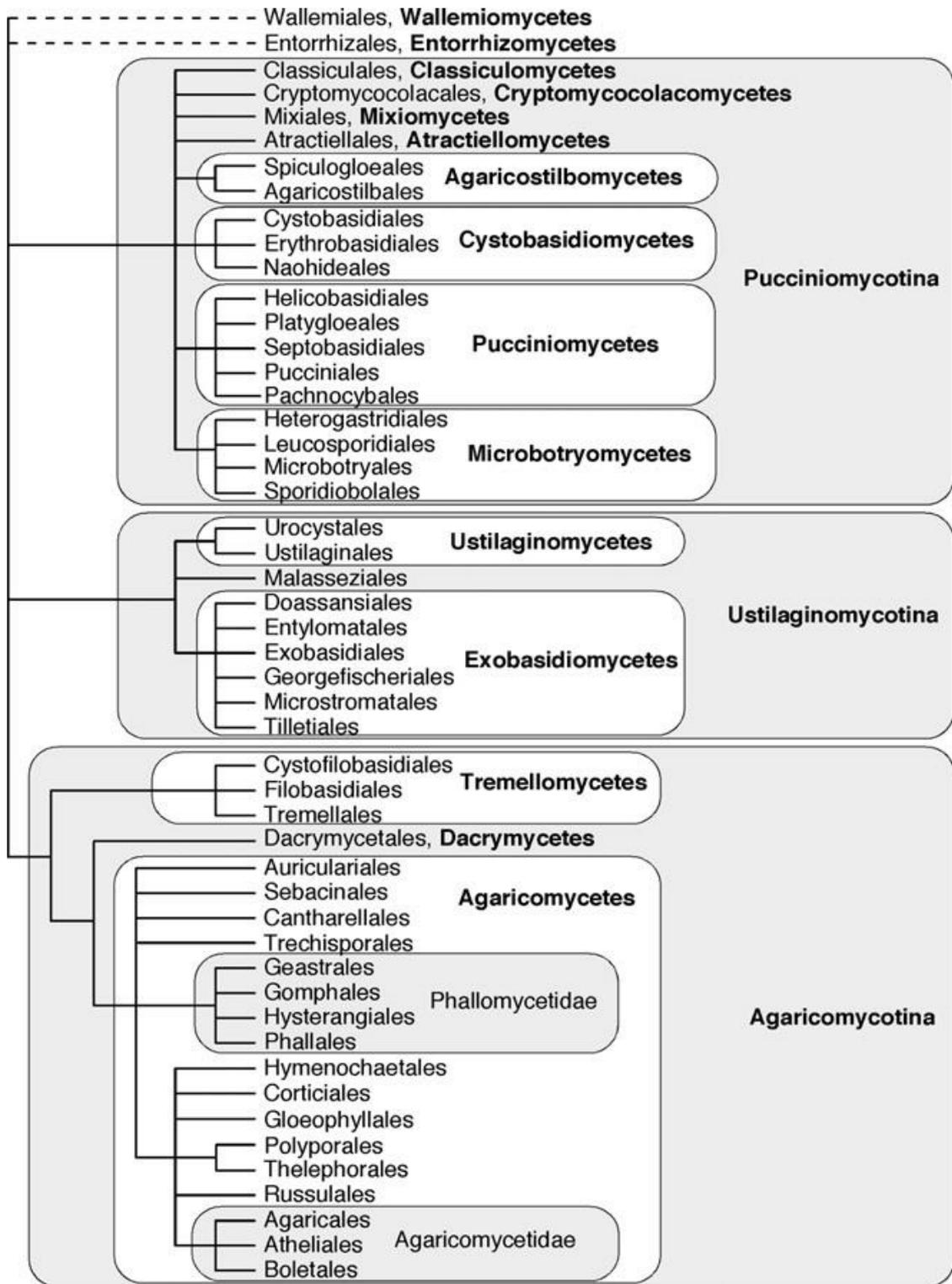


Рисунок 4 – Филогения и классификация *Fungi. Basidiomycota* (Hibbett et al., 2007)

Вегетативное тело базидиомицетов представлено септированным мицелием с пряжками или без них, возможен дрожжеподобный рост. Клеточная стенка,

имеющая многослойную структуру, состоит из хитина и глюканов. В дрожжеподобной стадии клеточная стенка содержит маннаны.

Типичное вегетативное тело большинства грибов, именуемое талломом или мицелием, представляет собой систему ветвящихся трубок, гиф, с апикальным ростом. Для базидиальных, сумчатых и некоторых других грибов характерен клеточный, или септированный мицелий, разделенный перегородками (септами) на одно-, дву- или многоядерные клетки. Септы базидиомицетов имеют сложное строение. При делении клетки септа вырастает с боков к центру. В центре септы обычно остается пора, через которую из клетки в клетку перемещаются питательные вещества и некоторые клеточные органеллы (Гарибова, Лекомцева, 2005).

Мицелий, пронизывающий субстрат, всей поверхностью поглощает из него питательные вещества и выделяет продукты своего обмена. Часть мицелия, располагающаяся на поверхности субстрата или над субстратом, составляет воздушный мицелий, на котором обычно образуются органы размножения грибов. Мицелиальные тяжи и ризоморфы – структуры, выполняющие проводящие функции. Мицелиальные тяжи состоят из гиф, расположенных параллельно и местами плотно прижатых друг к другу. Между отдельными гифами могут быть мицелиальные мостики, анастомозы. На мицелиальных тяжах, находящихся в почве, формируются зачатки (примордии), а затем и сами плодовые тела шляпочных грибов. Тяжи всегда можно найти в основании ножек шляпочных грибов. Хорошо развитые тяжи, у которых наружные гифы имеют утолщенные, обычно темно окрашенные стенки, выполняющие защитную функцию, и внутренние – тонкостенные, выполняющие собственно проводящую функцию, называются ризоморфами.

При плотном переплетении гиф у грибов образуется ложная ткань – плектенхима. Из этой ткани состоят плодовые тела шляпочных грибов. Плектенхима отличается от настоящей ткани (паренхимы), возникающей в результате деления клеток, происхождением и строением (Гарибова, Лекомцева, 2005).

У грибов встречаются три типа размножения: вегетативное, бесполое и половое. У многих видов они последовательно сменяют друг друга в цикле развития. Структуры, образующиеся при бесполом и половом размножении, часто сложны по строению и морфологически значительно отличаются друг от друга. Иногда в цикле развития того или иного гриба имеются два и более отличных друг от друга типа спороношения. Такое явление получило название плеоморфизма. Если мицелий грибов довольно однообразен, то структуры, связанные с половым и бесполом размножением — структуры спороношения, которые на этом мицелии образуются, отличаются богатством форм и фактически дают то многообразие видов грибов, которое мы наблюдаем в природе.

Вегетативное размножение обычно осуществляется неспециализированными частями мицелия, которые дают начало новому мицелию. Мицелий большинства грибов обладает высокой способностью к регенерации, что и лежит в основе этого способа размножения и широко используется, например, при приготовлении грибницы для искусственного выращивания съедобных грибов, таких как шампиньон двуспоровый, вешенка обыкновенная и др., а также при получении биомассы грибов в пищевых и кормовых целях (Гарибова, Лекомцева, 2005).

Бесполое размножение осуществляется при помощи разнообразных специализированных клеток или многоклеточных структур, спор. У грибов известны эндогенные и экзогенные споры бесполого размножения. Для базидиомицетов характерны экзогенные споры бесполого размножения грибов (конидии). Конидии неподвижны, образуются на специализированных, обычно морфологически отличных от вегетативного мицелия, дифференцированных спороносцах, конидиеносцах. Распространение неподвижных спор бесполого размножения, спорангиоспор и конидий у таких грибов осуществляется в основном пассивно токами воздуха или воды. Иногда распространение спор может осуществляться с помощью животных, например, при поедании плодовых тел шляпочных грибов. Специализированные структуры, связанные с вегетативным и бесполом размножением у грибов, называются анаморфами.

Существенные моменты полового процесса у грибов: плазмोगамия, кариогамия и мейоз. Плазмोगамия и кариогамия у базидиальных грибов не совпадают во времени, в результате чего после плазмогамии у них возникает особая стадия дикариотичного мицелия, когда гаплоидные ядра попарно ассоциированы, сближены, но не слились и образуют дикарион. Ядра дикариона обычно синхронно делятся с параллельным расположением осей веретен деления. В определенный момент цикла развития они сливаются, образуя диплоидное ядро, которое затем делится редукционно. В результате полового процесса образуются гаплоидные, неоднородные в генетическом отношении споры, которые располагаются на мицелии или, чаще, на поверхности или внутри плодовых тел различного строения, которые называются телеоморфами. Таким образом, размножение с помощью спор, возникших половым путем, даёт начало формам с новой комбинацией генетического материала, что является основой дальнейшей эволюции форм, а размножение спорами, возникшими бесполом путем, способствует распространению и сохранению данной формы. (Гарибова, Лекомцева, 2005; Камзолкина, Дунаевский, 2015).

Экзогенные базидиоспоры базидиальных грибов образуются в результате полового процесса, т. е. их появление связано с половым размножением. Половой процесс базидиальных грибов имеет две характерные особенности: во-первых, разрыв между плазмогамией и кариогамией и появление дикариотической фазы и, во-вторых, отсутствие у зиготы состояния покоя: мейотическое деление диплоидного ядра происходит сразу же после слияния гаплоидных ядер дикариона (Гарибова, Лекомцева, 2005; Камзолкина, Дунаевский, 2015).

По характеру половой дифференцировки у грибов различают гомоталлические (обоеполюе) и гетероталлические (раздельнополюе) формы. У гомоталлических грибов к слиянию способны клетки одного и того же мицелия. На одном и том же мицелии формируются мужской и женский половые органы. У гетероталлических грибов на мицелии, выросшем из одной споры, половые органы не закладываются и, соответственно, зиготы не образуются. Они развиваются лишь при встрече двух мицелиев, отличающихся друг от друга по половому знаку (+ и –, или

мужской и женский). Понятие гетероталлизма относится к гаплоидной стадии, так как определение пола у грибов происходит в основном генотипически. Гетероталлизм, или раздельнополость, у грибов может быть двух типов: биполярный, в случае, когда пол определяется одной парой аллелей, и тетраполярный – пол определяется двумя парами аллелей, локализованных в разных хромосомах и независимо комбинирующихся. В случае биполярного определения пола все гифы, выросшие из спор одного плодового тела, распадаются на две группы, и при соединении мицелиев из этих двух разных групп происходит половой процесс. В случае тетраполярного определения пола гифы, выросшие из спор одного плодового тела, распадаются на четыре половые группы. При этом группа I сливается только с группой II, и группа III только с группой IV. Численные соотношения этих групп для шляпочных грибов (базидиомицетов), у которых тетраполярный гетероталлизм распространён очень широко, соответствует отношению 1:1:1:1 (Гарибова, Лекомцева, 2005; Камзолкина, Дунаевский, 2015).

Кроме того, важное значение в размножении грибов играет парасексуальный процесс, возникающий на основе гетерокариоза. Гетерокариоз, или разноядерность, — это наличие в клетках мицелия генетически разных ядер. Гетерокариоз характерен для многих групп грибов и обеспечивает адаптацию грибов к изменяющимся условиям среды. В таком мицелии ядра иногда могут сливаться, образуя диплоидное гетерозиготное ядро. Такое ядро делится митотически, при этом происходит митотическая рекомбинация и затем вегетативная гаплоидизация этих диплоидных ядер путем потери ими части хромосом.

Одна треть описанного отдела *Basidiomycota* принадлежит подотделу *Pucciniomycotina*. Из них примерно 7000 видов, или 90%, принадлежат к одному порядку *Pucciniales* или ржавчинные грибы. Остальные грибы внутри *Pucciniomycotina* удивительно разнообразны экологически, биологически и физиологически. Большинство видов *Pucciniomycotina* паразиты и группа включает фитопатогенов (например, *Pucciniales*, *Microbotryales*), микофилов

(например, *Tuberculina*, *Spiculogloea*) и энтомопатогенов (например, *Septobasidiales*). Виды *Pucciniomycotina* присутствуют в большинстве мест обитания, включая пресноводные и морские среды, также виды *Pucciniomycotina* являются возбудителями некоторых из самых разрушительных болезней сельскохозяйственных культур (Дьяков, 2012; Agrios, 2005; Aime et al., 2006).

Представители подотдела *Ustilaginomycotina* являются паразитами растений. В циклах развития, в основном, преобладает дикариотичная стадия, известны также гаплоидная и диплоидная стадии. Гаплоидная стадия чаще всего дрожжеподобная. Мицелий дикариотичный, септированный, с простыми септами, часто с пряжками (у рода *Tilletia* пряжек нет). Распространяется по межклетникам, в клетки отходят гаустории. Головневые грибы поражают практически любой орган, распространяясь по всему растению. В области контакта гриба и клетки растения-хозяина возникает особая зона взаимодействия. На концах дикариотичных гиф или внутри них образуются толстостенные споры (головневые споры, устоспоры). Часто перезимовка гриба происходит именно в виде устоспор. Ядра сливаются (кариогамия) обычно в молодых устоспорах, а мейоз происходит непосредственно перед их прорастанием. Клеточная стенка многослойная, хитиново-глюкановая. Плодовые тела не образуются. Базидии с поперечными перегородками (фрагмобазидии) развиваются на мицелии или из покоящейся споры — устоспоры (*Tilletia caries* имеет холобазидии) (Переведенцева, 2012).

Подотдел *Agaricomycotina* содержит около одной трети из описанных видов грибов отдела *Basidiomycota*, в том числе грибы, желеобразные грибы и базидиальные дрожжи. Описано 20000 видов *Agaricomycotina*, что составляет 68% отдела *Basidiomycota*, или около трети всех грибов. Исследования свидетельствуют о том, что *Agaricomycotina* произошли около 380 000 000 - 960 000 000 лет назад. Большое число видов *Agaricomycotina* являются деструкторами древесины и лесной подстилки, эктомикоризными грибами. Кроме того, присутствуют патогенные виды как для древесных растений (*Phellinus weirii*, *Heterobasidion annosum*) так и для овощных культур (*Thanatephorus cucumeris*) и

человека (*Filobasidiella neoformans*). Некоторые виды подтипа *Agaricomycotina* очень ядовиты (*Amanita phalloides*, *Galerina autumnalis*), другие являются галлюциногенами (*Psilocybe Cubensis*) или съедобными грибами. Последние включают в себя культивируемые сапротрофы (*Agaricus bisporus*, *Lentinula edodes*, *Auricularia auricula-judae*) и дикорастущие микоризные виды (*Cantharellus cibarius*, *Boletus edulis*, *Tricholoma matsutake*). Представители *Agaricomycotina* производят самые крупные плодовые тела (*Bridgeoporus nobilissimus*, *Rigidoporus ulmarius*) и самые обширные, долгоживущие мицелиальные сети в царстве (*Armillaria gallica*) (Hibbett, 2006).

1.4 Эколого-трофические группы базидиомицетов городских парков и скверов

Грибы обладают высокой степенью специализации и приуроченности к определенным субстратам. Субстрат является самым важным фактором, влияющим на видовое многообразие базидиомицетов. Он не только источник питательных веществ, но и среда обитания. По способу питания грибы можно разделить на две группы: биотрофы и сапротрофы. К биотрофам относятся паразитические и микоризные грибы, а сапротрофы подразделяются на следующие эколого-трофические группы: подстилочные и гумусовые сапротрофы, ксилотрофы, микотрофы, копротрофы, бриотрофы, герботрофы, карботрофы (Коваленко, 1980; Стороженко, Руоколайнен 2014). Рассмотрим далее те группы грибов, которые были обнаружены непосредственно на территории парков и скверов г. Кирова.

Микоризные грибы. Из всего многообразия консортивных отношений в лесных биогеоценозах широкое распространение имеют сложные симбиотические связи высших растений с грибами, проявляющиеся в форме микосимбиотрофизма. Этот контакт грибов и растений, возникший в результате симбиогенной коэволюции, обеспечивал и обеспечивает устойчивость и успешное функционирование прошлых и современных экосистем (Каратыгин, 1993;

Стороженко, Руоколайнен 2014). Микориза образуется у большинства высших растений: травянистых, кустарниковых, древесных. В непосредственный контакт с корнями высших растений вступает мицелий гриба, находящийся в почве (Смит, Рид, 2012; Малышева, 2008; Шилкова, 2015). Например, *Amanita muscaria* может образовывать симбиотическую связь с 26 видами древесных растений (Дудка, Вассер, 1987). Микоризообразующие грибы образуют специализированную экологическую группу макромицетов. Специфика ее заключается в симбиотических взаимоотношениях с высшими растениями, в отсутствии ферментов, осуществляющих разложение целлюлозы и лигнина, и энергетической зависимости гриба от симбионта (Бурова, 1986; Смит, Рид, 2012).

Сапротрофные грибы используют в качестве субстрата отмершее органическое вещество (листовой опад, отмершие части травянистых растений, поваленные стволы деревьев, пни и т.д.). В процессе эволюции у них сформировался специфический набор ферментов, позволяющий использовать те или иные субстраты. В связи с широким спектром используемых субстратов, сапротрофов еще подразделяют на несколько подгрупп: подстилочные и гумусовые сапротрофы, ксилотрофы, карботрофы, копротрофы, микотрофы, бриотрофы и герботрофы (Коваленко, 1980; Мухутдинов, 2010; Шилкова, 2015). Сапротрофы благодаря наличию разветвленной сети гифов обладают уникальной способностью максимального контакта с субстратом, значительно повышающей эффективность метаболических процессов, происходящих в мицелии. Обладая высокой активностью метаболизма, биохимической мобильностью и способностью быстро реагировать на действие неблагоприятных факторов среды переходом к анабиозу, сапротрофы могут осваивать чрезвычайно различные по условиям местообитания экологические ниши. Решающую роль в формировании экологических групп сапротрофных грибов играют биохимические адаптации (Бурова, 1986).

Подстилочные сапротрофы. Мицелий подстилочных сапротрофов сосредоточен в подстилке – горизонте А₀, состоящем, в основном, из растительных остатков: листьев, хвои, веток, кусочков коры. Подстилочные

сапротрофы характеризуются быстрым развитием (образуют плодовые тела через несколько дней после выпадения осадков), четкой специализацией по фракциям опада (листья, хвоя, опавшие ветки, шишки) и по видовой принадлежности растений, резко различающихся по химизму и структуре (прочности) тканей (Бурова, 1986; Стороженко, Руоколайнен 2014). Проводимые В.Я. Частухиным и М.А. Николаевской (1969) исследования доказали, что высшие грибы – самые эффективные разрушители стойких лигниноцеллюлозных соединений лесной подстилки. К подстилочным сапротрофам принадлежат виды родов *Clitocybe*, *Mycena*, *Marasmius*, *Collybia*, *Lepiota* и некоторых других родов (Васильева, 1973).

Ксилотрофы – дереворазрушающие грибы. Они растут на стволах и корнях живых деревьев, на валежных стволах и ветвях, на пнях и сухостое. Дереворазрушающие грибы обладают в наивысшей степени развитым ферментативным аппаратом. Основными ферментами трутовых грибов являются целлюлаза, разрушающая клетчатку древесины через ряд промежуточных продуктов до глюкозы и носящая адаптивный характер; пектиназа, амилаза, ксилоназа - гидролитические ферменты, участвующие в разложении углеводов; комплекс окислительных ферментов – полифенолоксидаз, ответственных за расщепление лигнина (Бурова, 1986; Ниемеля, 2001; Стороженко 2013). Более многочисленным по количеству видов ксилотрофных грибов является семейство *Polyporaceae*.

Оставшиеся эколого–трофические группы (гумусовые сапротрофы, микотрофы, копротрофы, бриотрофы, герботрофы, карботрофы) в городской среде не встречались в связи с ее спецификой. Высокая антропогенная нагрузка, постоянный вынос органического вещества (кошение травы, приборка территории) а также отсутствие пожарищ (карботрофы), обусловили присутствие в экосистеме города только наиболее приспособленных эколого–трофических групп базидиомицетов. Узкоспециализированные экологические группы, отличающиеся бедным видовым составом и небольшой численностью плодовых тел обнаружены не были.

1.5 Особенности произрастания базидиомицетов в городских парках и скверах

Современные города — это особые экосистемы, которые существенно отличаются от природных, зональных биогеоценозов по ряду факторов: климатическим, физико-химическим свойствам почв и атмосферы, структуре биотических сообществ, высокому уровню загрязнения окружающей среды и т. д. (Глазычев, 1984; Марфенина, 2005). Условия повышенной освещенности, ухудшения обеспеченности деревьев элементами минерального питания, нарушения поверхностной корневой системы способствуют, с одной стороны, росту потребности деревьев в микоризообразовании, с другой — повышенной продукции сахаров как своего рода адаптации к неблагоприятным условиям обитания, могут служить причиной массового развития симбиотрофов (Харли, 1963; Смит, Рид, 2012).

В молодых лесах, в период интенсивного формирования корневой системы и напряженной конкуренции за свет и элементы минерального питания, грибы также «выходят» на опушки и образуют многочисленные скопления плодовых тел. Таким образом, увеличение количества видов и численности симбиотрофов можно считать реакцией деревьев на экстремальный по различным факторам характер их условий обитания (Бурова, 1973, Стороженко, 2013). При этом происходит специализированный отбор видов с широкой амплитудой колебаний по одному или ряду факторов, обеспечивающей микотрофность древесных пород не видовым разнообразием, а обилием мицелия и соответственно плодовых тел грибов.

Вспашка вызывает ежегодные нарушения поверхностной корневой системы деревьев и мицелия грибов. Известно, что механические повреждения мицелия в чистых культурах вызывают увеличение числа плодовых тел у сапротрофных грибов (Gramss, 1981). Вероятно, в естественных условиях это явление более распространено, чем принято считать в микологии. Поэтому умеренный сбор грибов, при котором нарушается количественное соотношение между мицелием и плодовыми телами, стимулирует плодообразование многих симбиотрофов. Таким

образом, выраженное групповое распределение плодовых тел микоризообразующих грибов в лесных сообществах, находящихся по различным причинам в неблагоприятных условиях обитания, является индикатором их неустойчивости (Бурова, 1986; Стороженко, 2007). В процессе коэволюции у грибов выработался своеобразный ритм фенологического развития карпофоров. Максимальное количество карпофоров появляется весной в период формирования листовой массы (у листопадных пород) и осенью, когда деревья должны накопить достаточное количество питательных веществ для перенесения неблагоприятных зимних условий. Различия между весенним и осенним плодоношениями состоят, как правило, в видовом разнообразии симбиотрофов, а не в количестве плодовых тел. Динамика плодоношения симбиотрофов в фенологическом плане согласуется с динамикой содержания фосфора в подстилке и дерново-подзолистом горизонте почв (там же).

1.6 Адаптации грибов к антропогенным воздействиям

Все парки и аллеи, расположенные на территории города Кирова, представляют собой биогеоценозы, находящиеся под воздействием антропогенных факторов.

Рекреационные воздействия вызывают глубокие изменения исходного состояния городских сообществ, включая все компоненты: они приводят к изменению видового состава и обилия растительности, а иногда и к полному уничтожению некоторых видов, к уплотнению верхнего горизонта почвы и изменению ее физических и химических свойств.

Таким образом, основная интенсивность рекреационных нагрузок, в частности вытаптывание, приходится на нижние ярусы сообществ и верхний слой почвы, что приводит к нарушениям аэрации в нем и обнажению поверхностной корневой системы деревьев. В связи с этим изменяется пространственная структура макромицетов, масса плодовых тел и их фенологические сроки развития (Бурова, 1986; Марфенина, 2005; Стороженко, 2013).

Уплотнение верхних слоев почвы, изменение ее физических и химических свойств отрицательно влияет на подстилочных сапротрофов, микоризообразователи при этом страдают в меньшей степени (Васильева, 1959, Руоклайнен, 2006). Установлено, что умеренная нагрузка даже способствует усилению плодоношения микоризных грибов (Нездойминога, 1968). Однако при повышении рекреационной нагрузки ее воздействие на грибы становится отрицательным: сокращается их видовой состав, резко падает обилие плодоношения.

Особое значение для микоризных грибов имеют выборочные рубки, поскольку грибы этой группы связаны с древесными растениями трофическими связями (Томилин, 1992). Как правило, это способствует обеднению видового состава макромицетов и снижению их обилия, что в значительной мере связано с изменением эколого-фитоценологических условий соответствующих местообитаний.

Существенным антропогенным фактором, приводящим к глубоким изменениям, а в некоторых случаях и к деградации видового состава различных таксономических групп грибов, является загрязнение окружающей среды. Так загрязнение почв различными ТМ отрицательно сказывается на развитии микоризных грибов. Мицелий грибов может накапливать ТМ и далее передавать их древесным симбионтам (Шилкова, 2015; Парфенова, Федоров, 1992; Зерова, 1987). Таким образом, усиливается негативное влияние ухудшения экологической обстановки на древесные растения, что может привести к гибели деревьев и кустарников.

Под влиянием промышленных загрязнений происходит ослабление растений, усиливается их поражаемость полипоровыми грибами и ксилотрофными агарикоидными базидиомицетами.

Эколого-трофическая группа подстилочных сапротрофов также претерпевает изменения. Количество видов подстилочных сапротрофов значительно меньше в зоне загрязнения. В то же время, в местообитаниях, нарушенных антропогенной деятельностью, складываются необычные условия

для конкретной территории: иссушается почва, происходит её засоление, накапливаются органические остатки. В этой ситуации типичные виды грибов не образуют плодовых тел, но появляются другие представители, редкие для этих территорий, приспособившиеся к антропогенным ландшафтам. Эти виды способны занимать новые экологические ниши, образовавшиеся в результате деятельности человека (Иванов, 1992; Шилкова, 2015).

Таким образом, в условиях антропогенного воздействия нарушаются исторически сложившиеся консортивные связи растений и грибов; существенно изменяется количественный и качественный состав базидиальных грибов в городских экосистемах.

1.7 Основные факторы, влияющие на формирование грибной биоты в условиях города

Грибы достаточно специфичны по своим требованиям к условиям обитания. Их рост и развитие, а также и размещение в городских экосистемах определяется широким спектром абиотических и биотических факторов, таких, как характер субстрата и развитие травяного покрова, состав и возраст древостоя, кислотность среды, освещенность, влажность и температура.

1) Возраст древостоя на изучаемых участках очень различен. Так, парк имени С. М. Кирова был основан в 1966 году, парк имени Ю. А. Гагарина - в 1959 году, парк Победы в 1961 году, это сравнительно «молодые» парки и видовое разнообразие базидиомицетов в этих экотопах выше. Александровский сад официально был заложен в 1824 году, поэтому этот парк является более «старым», что должно сказываться и на качественном, и количественном составе базидиомицетов.

2) Травяной покров. Несмотря на тот факт, что грибы связаны, в основном, с древесными породами, виды, растущие на почве, испытывают влияние травянистого покрова. Известно, что наибольшее количество базидиом грибов

отмечается в местах с бедным растительным покровом. Травяной покров тормозит развитие грибов. Сомкнутость травяного яруса в большей степени влияет на количественные показатели, чем на видовое разнообразие. Наибольшее значение для грибов имеют влага, температура, кислотность почвы, меньшее – свет, ветер (Васильева, 1973; Малышева, 2008).

3) Влажность. Большинство грибов требует для своего развития достаточно высокой влажности воздуха и субстрата. Многие агарикоидные базидиомицеты хорошо развиваются и плодоносят при влажности выше 60% и особенно при 80–85%. При более высокой влажности субстрата (до 95–100%) их рост часто задерживается, так как в этих условиях возникает недостаток кислорода, необходимого для развития. Высокая влажность в сочетании с низкой температурой действует угнетающе на плодоношение многих агарикоидных базидиомицетов. Мясистые плодовые тела даже в сухую погоду могут существовать некоторое время за счет внутренних запасов влаги. Для рассеивания спор карпофоры должны содержать достаточное количество воды. У многих видов грибов для предотвращения излишних потерь влаги на шляпке наблюдаются различные образования: волоски, чешуйки, слизь, которые снижают испарение воды (Горленко и др., 1980, Десятова, 2008; Илюхин, 2010).

Дереворазрушающие грибы способны развиваться на древесине, имеющей относительную влажность не более 60% (Стороженко, 2007, 2013). При большем содержании воды они страдают от недостатка кислорода. Древесина, содержащая менее 20% влаги, грибами не поражается (Беккер, 1963; Мухин, 2015).

Заболоченные почвы характеризуются недостаточным количеством свободного кислорода, в связи с чем на таких почвах обнаруживается меньшее число видов грибов. Для роста и образования плодоношений не всем грибам необходима высокая влажность. По отношению к влажности среди грибов встречаются гигрофильные, мезофильные и ксерофильные виды. Большинство базидиомицетов – мезофиллы. На урожайность грибов существенное влияние оказывает не только количество осадков, но и своевременность их выпадения в

соответствующие различным видам фенологические сроки (Горленко и др., 1980; Десятова, 2008; Илюхин, 2010).

4) Температура. Различные виды грибов дают плодовые тела при различных температурах. Для роста мицелия базидиомицетов нужна более высокая температура, чем для образования их плодовых тел. Грибы способны развиваться в широких пределах температуры. При наличии у грибов мелких плодовых тел, важна температура в настоящий момент, а для грибов с крупными базидиомами ключевое значение имеет сумма положительных температур. Существуют теплолюбивые, холодостойкие и даже морозостойкие виды. Рост многих из них начинается при 0–5°C и прекращается только при повышении температуры до 35–40°C, но наиболее благоприятна для них температура 20–30°C. Большинство распространенных в наших широтах шляпочных грибов плодоносит при 15–22°C. По температурному диапазону грибы можно разделить на психрофилов и термофилов. Психрофилы – грибы, которые лучше развиваются при более низких температурах. Такие базидиомицеты развиваются обычно ранней весной или поздней осенью. Термофильные грибы, часто встречающиеся в саморазогревающихся субстратах (компосте, гниющем сене), наоборот, требуют для своего развития высоких температур, от 30–35 до 55°C и даже выше. Споры грибов могут нередко выдерживать действие высоких (более 90°C) и очень низких (менее –200°C) температур, не теряя своей способности к прорастанию (Горленко и др., 1980).

5) Кислотность среды влияет на развитие и рост грибов, большинство из которых имеет оптимум развития в слабокислом диапазоне при pH=5,0–6,0. От кислотности среды зависит множество биохимических процессов в жизни грибов – поступление в клетку питательных веществ, активность ферментов, спорообразование, синтез пигментов и антибиотиков (там же).

б) Освещенность. Свет стимулирует плодоношение грибов и необходим для нормального морфогенеза плодовых тел (Горовой, 1989; Поединок, 2014). У многих шляпочных грибов, развивающихся в темноте или при недостатке солнечного света, плодовые тела часто имеют уродливую форму, у них

отсутствует дифференциация на шляпку и ножку, и не образуются споры. Мицелий некоторых грибов, распространяющийся непосредственно в толще субстрата, прекрасно может расти при отсутствии света. У некоторых видов солнечный свет подавляет развитие мицелия, или их мицелий обладает отрицательным фототропизмом. Например, плодовые тела шампиньонов могут развиваться в условиях полной темноты. Солнечный свет, особенно ультрафиолетовые лучи, в больших дозах подавляет развитие грибов, даже убивает их. В клеточных стенках некоторых видов грибов содержатся темные пигменты – меланины, поглощающие свет и защищающие от его действия клеточные структуры. Защитные функции выполняют и красные или оранжевые пигменты из группы каротиноидов, образуемые многими грибами (Горленко и др., 1980).

7) Влияние субстрата на видовой состав базидиомицетов. Грибы характеризуются высокой степенью специализации и приуроченности к определенным субстратам. Субстрат является самым важным фактором, влияющим на видовое многообразие базидиомицетов, так как он является не только источником питательных веществ, но и средой обитания (Стороженко, 2013; Малышева, 2008).

Таким образом, на рост и развитие высших базидиомицетов как в лесных, так и городских экосистемах оказывает влияние множество факторов различной природы.

1.8 Аккумуляция ТМ базидиомицетами грибов в урбоэкосистеме

Широко известным является тот факт, что среди живых организмов, населяющих природные экосистемы суши, способностью к активной биоабсорбции ТМ обладают базидиальные макромицеты, благодаря чему они могут активно вовлекать названные токсиканты в биогеохимические циклы (Горленко, 1983; Денисова, 1999; Поддубный, Христофорова, 1999; Щеглов, 2002;

Иванов, Блинохватов, 2003; Рязанов, 2003; Lodenius et al., 1981; Ingraio et al., 1992; Vetter, 1993; Barcan et al., 1998; Alonso et al., 2000; Demirbaş, 2001; Kalač et al., 2004; Svoboda et al., 2006; Tüzen et al., 2007; Yamaç et al., 2007).

Исследования многих авторов посвящены накоплению ТМ в плодовых телах гастероидных макромицетов, собранных с мест прежнего уничтожение химического оружия. Так, *Vascellum pratense* оказался мощнейшим концентратором железа (2127,3 мг/кг), цинка (196,7 мг/кг) и марганца (162,8 мг/кг); *Lycoperdon perlatum* — меди (307,9 мг/кг), цинка (301,1 мг/кг), никеля (71,4 мг/кг). Отмечается, что именно эти виды массово плодоносили в условиях площадок, где в 50-е годы проводилось уничтожение химического оружия. Кроме того, гастероидные макромицеты по степени накопления микроэлементов существенно превосходят многие исследованные авторами агарикоидные грибы (Сашенкова и др., 2002).

Накопление свинца и мышьяка плодовыми телами дикорастущих грибов в условиях Пензенской области описано Костычевым А.А. установлено, что по отношению к накоплению свинца съедобные дикорастущие грибы можно разделить на следующие группы: 1) не аккумулирующие (менее 1 мг/кг): *Armillaria mellea*, *Lactarius citriolens*, *Lactarius deliciosus*; 2) слабо аккумулирующие (от 1 до 3 мг/кг): *Boletus edulis*, *Leccinum aurantiacum*, *Paxillus involutus*, *Pleurotus ostreatus*, *Russula delica*, *Russula foetens*; 3) сильно аккумулирующие (от 3 до 5 мг/кг): *Boletus pinophilus*, *Flammulina velutipes*, *Macrolepiota procera*, *Leccinum scabrum*, *Lepista nebularis*, *Lepista nuda*, *Suillus granulatus* (Костычев, 2012).

Описаны особенности накопления ТМ в базидиомах трутовика чешуйчатого (*Polyporus squamosus*), собранных в пределах города Кирова. Максимальные концентрации металлов, аккумулированные в базидиомах, очень близки и составили для Cu, Zn и Pb соответственно 24,6; 23,3 и 21,6 мкг/г. В ряду сопряжённых субстратов «почва – древесина – плодовое тело гриба» максимальное содержание меди отмечено в древесине – 33,0 мкг/г. В почве содержание меди во всех образцах было ниже, чем в биомассе плодовых тел (24,6

мкг/г) и древесине, что, очевидно, объясняется высокой миграционной способностью этого элемента. Для цинка в том же ряду отмечено более высокое содержание в почве (30-90 мкг/г), чем в базидиомах *P. squamosus* и в древесине (23,3 мкг/г). Для свинца также более высокая концентрация отмечена в почве, чем в древесине (5,2 мкг/г) и базидиомах гриба (2,1-21,3 мкг/г). В некоторых образцах древесины свинец не обнаруживался, а в биомассе грибов присутствовал. Вероятно, в базидиомы трутовика этот элемент попадает аэральным путём, минуя ткани дерева. Аккумуляция ТМ базидиомами *P. squamosus* зависела также от высоты их расположения на стволе дерева. Максимальное содержание меди и цинка отмечено в базидиомах, собранных на высоте от 10 до 20 см, а минимальная – на высоте от 50 до 150 см над уровнем почвы. В отличие от биофильных элементов, высокое содержание свинца (19,8-21,6 мкг/г), обнаружено в базидиомах, располагавшихся как на высоте 10-20 см, так и свыше 150 см над уровнем почвы. Этот факт также свидетельствует в пользу аэральной аккумуляции этого элемента плодовыми телами трутовика. В результате выполненных исследований показано, что трутовик чешуйчатый весьма активно аккумулирует ТМ, но пути миграции элементов в системе «почва – древесина – плодовое тело гриба» могут быть различными в зависимости от химической природы элемента-загрязнителя (Широкихи др., 2012).

Вопрос о накоплении ТМ представителями различных эколого-трофических и таксономических групп базидиомицетов до сих пор остается дискуссионным. Так, в работах одних исследователей показано, что в плодовых телах сапротрофов ТМ накапливаются в бóльших концентрациях, чем в плодовых телах грибов остальных эколого-трофических групп (Иванов, Блинохватов, 2003; Рязанов, 2003; Lodenius, Herranen, 1981; Alonso et al., 1996; García et al., 1998; Alonso et al., 2000). В то же время другие авторы утверждают, что способность к биоабсорбции ТМ сильнее выражена у некоторых симбиотрофных видов (Щеглов, Цветнова, 2002; Зырянова, 2007; Borovička et al., 2006). Также есть сведения о том, что максимальные концентрации ТМ накапливаются в базидиомах ксилотрофов (Чураков и др., 2000, 2004, Иванов и др., 2008).

1.9 Механизмы защиты мицелия грибов от тяжёлых металлов

Биодоступность металла определяется совокупностью абиотических факторов, таких как концентрация металла, влажность и значение pH почвы, а также зависит от биотических факторов, таких как, например, наличие почвенных бактерий, высвобождающих металлы из соединений (Bellion et al., 2006).

Процесс защиты мицелия может проходить одним способом или представлять собой сочетание нескольких из них (рисунок 5). Среди таких механизмов внеклеточное связывание на свободном мицелии или грибном чехле с помощью секретируемых лигандов, изоляция на поверхности посредством

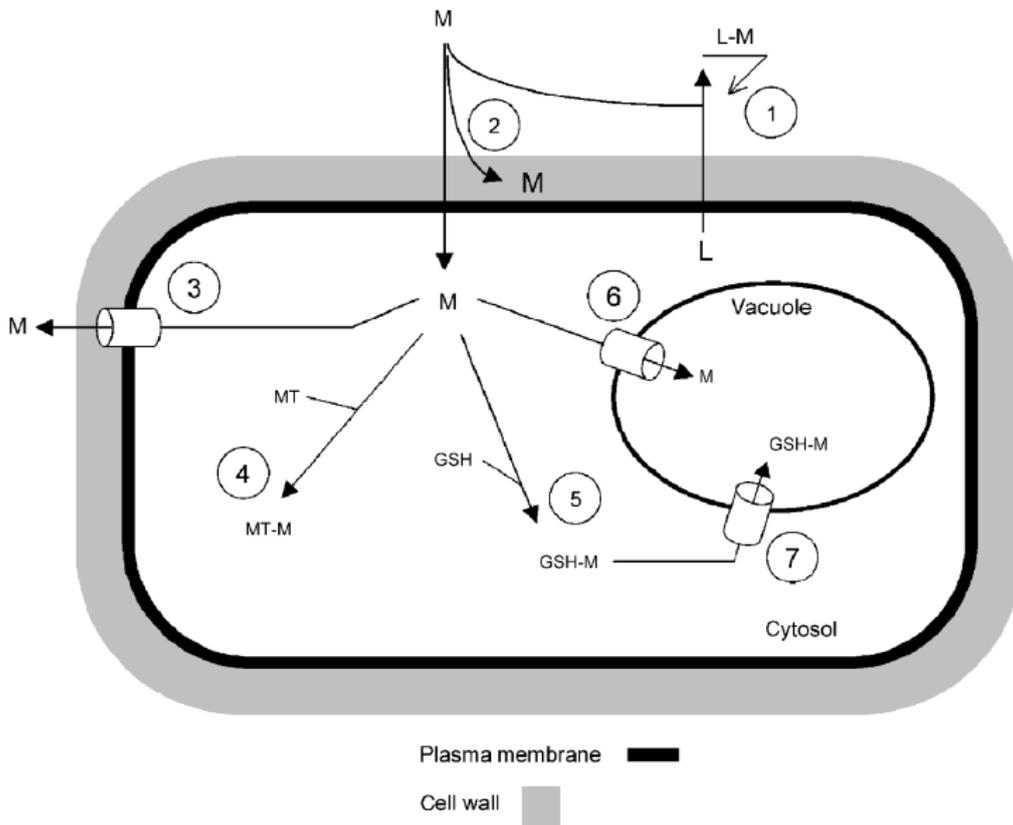


Рисунок 5 – Схематическое изображение клеточных механизмов, потенциально участвующих в устойчивости к металлам в эктомикоризных грибах: М - металл-ион; 1 – внеклеточное хелатирование с помощью выделяющихся лигандов (L); 2 – связывание клеточной стенкой; 3 – повышенный отток; 4 – внутриклеточное хелатирование металлотионеином (MT); 5 - внутриклеточное хелатирование глутатионом (GSH); 6 – внутриклеточная компартментализация (вакуоль или другие внутренние компартаменты); 7 – вакуолярная компартментализация комплекса GSH-M (Bellion et al., 2006).

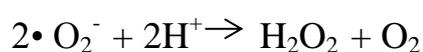
связывания с клеточной стенкой мицелия или гиф, усиление оттока из грибной клетки, действие металлотионеина (МТ), внутриклеточное хелатирование глутатионом (GSH), внутриклеточная компартментализация в цитозоле или вакуоли или изоляция в вакуоли в комплексе с глутатионом.

В литературе есть данные о механизме защиты микоризообразующего гриба *Paxillus involutus* от внесения такого токсичного элемента, как Cd (Ott et al., 2002). Авторами была выделена чистая культура из плодовых тел, растущих на почвах, загрязненных ТМ и прокультивирована с добавлением различных концентраций Cd в среду. В дальнейшем была исследована биомасса базидиомицета и проведены химические анализы. В результате исследований выявлено снижение уровня эргостерола в образцах с добавлением Cd, однако через некоторое время концентрация эргостерола восстанавливалась, что свидетельствует о повышении стабильности мембраны.

Отмечено влияние Cd на мембранные белки АТФ, отвечающие за транспорт веществ через мембрану против градиента концентрации, что вызывает нехватку энергии для роста и дезинтоксикации ТМ из клетки и, как следствие, сокращение биомассы. В работе была подтверждена активность в мицелии таких ферментов, как супероксиддисмутаза (СОД), каталаза, глутатионредуктаза и глутатионпероксидаза. Авторы сделали вывод, что вид *P. involutes* способен элиминировать токсичность Cd в высоких концентрациях путем мощной индукции синтеза глутатиона, сопровождающегося быстрым серозависимым транспортом Cd в вакуоли. Глутатионредуктазная активность усиливалась при действии низких концентраций Cd. Быстрое накопление GSH, наблюдаемое в этом исследовании и поддержание относительно стабильного редокс – состояния предотвращает накопление H_2O_2 в клетке.

Кроме того, одним из возможных механизмов, с помощью которого повышенные концентрации ТМ могут привести к повреждениям клеток, является стимуляция свободных радикалов и перекисного окисления липидов путем индуцированного окислительного стресса. Молекулярный кислород, генерируемый в дышащих клетках под действием ТМ подвергается сведению к

супероксидным радикалам ($\bullet \text{O}_2^-$), перекиси водорода (H_2O_2) и гидроксильным радикалам ($\bullet \text{OH}$). Если эти продукты эффективно не удалены, то, в силу своей высокой реакционной способности формы кислорода (ROS), являются причиной повреждения почти всех известных биологических молекул, включая ДНК, липиды мембран и других жизненно важных клеточных компонентов. СОД функционирует в качестве защитного механизма против высоких концентраций ROS, катализируя превращение супероксидных радикалов ($\bullet \text{O}_2^-$) до молекулярного кислорода и пероксида водорода (H_2O_2).



Для гена СОД показаны повышающая регуляция и посттрансляционный контроль после воздействия ионов Cd на *P. involutes* (Jacob et al., 2001). Методом десорбции с ^{109}Cd было обнаружено, что 20% Cd, добавленного в культуру *P. involutes*, появляется в цитозоле гиф, в то время как 30% транспортируется в вакуоль (Blaudez et al., 2000). Накопление Cd в вакуолях, как предполагается, является важным механизмом детоксификации у этого вида гриба. Усиление оттока или понижающая регуляция генов, участвующих в поглощении металлов, в некоторых случаях могут эффективно способствовать избеганию отравления (Adriaensen et al., 2005).

Литературные данные о накоплении Zn мицелием *P. involutus* свидетельствуют о том, что большая часть цинка находится снаружи гиф, будучи связанной либо в клеточной стенке, либо слизистыми полимерами поверхности гиф. Этот факт позволяют предположить, что клеточная стенка грибов и слизистые полимеры поверхности гиф обладают электроотрицательными сайтами, которые могут связывать ионы цинка (Denny, Wilkins, 1987). Когда мицелий колонизирует загрязненный субстрат, цинк адсорбируется его гифами. Этот процесс приводит к более низкой концентрации цинка в мицелии.

На поверхности гиф может присутствовать множество потенциальных участков связывания в виде свободных карбоксильных, гидроксильных, фосфатных и аминогрупп. Связывающий Cu белок, выделяемый в среду

изолятами *Laccaria laccaia* и *P. involutus*, до сих пор однозначно не определен, но есть предположение, что он относится к «металлотIONEIN-ПОДОБНЫМ» (Howe et al., 1997). Впоследствии металлотIONEIN-ПОДОБНОЕ СОЕДИНЕНИЕ БЫЛО ОБНАРУЖЕНО У *P. involutus* (Courbot et al., 2004). Эти данные согласуются с выявлением при помощи метода анализа цДНК маркеров последовательности металлотIONEINA У *P. involutus* при воздействии Cd, гомологичной известной у вида *Agaricus bisporus* (Jacob et al., 2004). Экспрессия гена металлотIONEINA БЫЛА ИЗУЧЕНА У ТОГО ЖЕ ВИДА ГРИБА, И НАБЛЮДАЛАСЬ КОРРЕЛЯЦИЯ МЕЖДУ ДЕЙСТВИЕМ МЕТАЛЛОВ И НАКОПЛЕНИЕМ ТРАНСКРИПТОВ (Bellion et al., 2006). МеталлотIONEИНЫ МОГУТ ЗАДЕРЖИВАТЬСЯ В ЦИТОЗОЛЕ ИЛИ ВЫСВОБОЖДАТЬСЯ, ОБЕСПЕЧИВАЯ ВНЕКЛЕТОЧНОЕ ХЕЛАТИРОВАНИЕ (Courbot et al., 2004).

Широко изучалась возможность того, что выделение органических анионов приводит к хелатированию потенциально токсичных ионов. М. Беллион с соавт. приводят данные о том, что под действием щавелевой кислоты у *P. involutus* поглощение Cd сокращалось на 85% (Bellion et al., 2006). Из семи протестированных органических анионов оксалат характеризовался наиболее высокой активностью связывания металлов.

Таким образом, механизмы защиты мицелия от ТМ характеризуются достаточно высокой эффективностью, позволяющей базидиомицетам как осваивать субстраты, содержащие ТМ, так и существовать в условиях постоянного поступления ТМ из-за загрязнения. Описанные на примере *P. involutus* механизмы, действуя в комплексе, снижают токсическое действие ТМ как напрямую, путем синтеза глутатиона и связывания ионов металлов, так и косвенно, с помощью ферментов (супероксиддисмутаза), которые подавляют индуцированный окислительный стресс, вызванный присутствием ТМ в клетке.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1 Эколого-географические условия района исследований

Город Киров – крупный промышленный, транспортный и культурный центр восточно-европейской части России, являющийся административным центром Кировской области с высоким уровнем урбанизации, расположен в центральной части Кировской области, на берегах реки Вятки, самого крупного правого притока реки Камы (бассейн Волги). Координаты Кирова - $58^{\circ}36'$ с.ш., $49^{\circ}39'$ в.д. Высота над уровнем моря – около 150 м.

Город расположен в месте расщепления Верхнекамской возвышенности долиной реки Вятки. Основная часть городской территории располагается на левом крутом берегу Вятки, в Средневятской (Кировской) низменности, на семи крупных холмах. Заречная часть располагается на правом пологом берегу, в северной части Вятского Увала (Исупова, 1997).

Климат Кировской области по классификации Б. П. Алисова, относится к континентальному умеренному типу (Алисов, 1969). Преобладает континентальный воздух умеренных широт и погода, неустойчивая по температурам и осадкам в течение года. Для региона характерна продолжительная умеренно холодная и снежная зима, затяжная весна, ранняя осень и умеренно теплое короткое лето.

Увалисто–волнистый рельеф области, отсутствие горных преград на севере, юге и западе способствует свободному проникновению воздушных потоков. Через нее проходит большинство траекторий западных и северо-западных циклонов. Формируясь в Атлантике, циклоны приносят облачную погоду, осадки, потепление зимой и похолодание летом, а антициклоны – небольшое похолодание зимой и потепление летом.

Близость области к Северному Ледовитому океану и отсутствие с этой стороны света барьеров для проникновения арктических воздушных масс

обуславливают возможность вторжений северо-западных и северных циклонов, вызывающих приток холодного арктического воздуха и резкое изменение погоды.

Зима в Кировской области начинается в конце октября – начале ноября и длится до конца марта – начала апреля. Весна начинается со второй пятидневки апреля и длится до конца второй декады мая. Теплая часть лета, как правило, начинается в первой половине июня и заканчивается во второй декаде августа.

Средняя температура воздуха в зимний период в городе Кирове составляет – минус 9,2°С. Самым холодным зимним месяцем является январь, средние месячные температуры находятся в пределах минус 13-14°С. Абсолютный минимум температуры для города Кирова зафиксирован от минус 43° до минус 47,5°С.

В среднем за зимний период в городе выпадает 186-263 мм осадков. Осадки выпадают, в основном, в виде снега, и только в ноябре – наполовину с дождями. Наибольшей высоты за зиму снежный покров достигает в первой и второй декадах марта и составляет в центральной зоне Кировской области от 50 до 70 см. Средняя температура за летний период составляет плюс 16,4°С. Июль – наиболее жаркий месяц. Средняя температура июля изменяется в пределах плюс 17,8–18,3°С. Абсолютный максимум в июле достигает 35-36°С. Количество осадков за лето в городе около 210 мм. В целом, средняя годовая температура воздуха в городе Кирове за последние 47 лет увеличилась на 1,0°С и составляет плюс 2,6°С. Киров относится к зоне достаточного увлажнения. Коэффициент увлажнения за год составляет около единицы. Осадки случаются каждый второй день – 180-190 дней в год. В среднем за год в Кирове выпадает 582 мм осадков. Из них 60-70 % приходится на теплое время года.

Из-за большого количества промышленных предприятий и жилых строений температура в городе в среднем на 1—3°С выше окрестностей. Данное обстоятельство подтверждается при сравнении среднемесячных и годовых данных по температуре воздуха с ближайшими районными метеостанциями. Так, средняя годовая температура воздуха в г. Кирове выше, чем в пгт Кумены (на 0,3°С) и выше, чем в г. Белая Холуница (на 0,6°С) (Френкель, 1997).

2.2 Зонирование территории города Кирова по содержанию ТМ в почве

Важнейшими экологическими проблемами города Кирова и городской среды являются загрязнение атмосферного воздуха от стационарных промышленных и передвижных источников загрязнения. Промышленность г. Кирова представлена следующими отраслями: металлургическая промышленность, металлообработка, шинная промышленность, целлюлозно-бумажное, химическое, лесохимическое, микробиологическое производства. Выделяется около 3000 предприятий г. Кирова и Кировской области, отнесённых к опасным объектам. С точки зрения воздействия на окружающую среду, особо опасными объектами являются 54 металлообрабатывающих предприятия, которые расположены, в основном, в г. Кирове, г. Кирово-Чепецке, а также в 13 районах области; только в г. Кирове 17 предприятий имеют гальванические цеха с линиями цинкования, кадмирования, никелирования, хромирования, меднения и др. Кроме того, важным фактором антропогенного воздействия на природные среды и объекты г. Кирова является трансграничный перенос загрязнителей с соседних территорий (Ашихмина, 2012).

Особенностью произрастания базидиомицетов является их приуроченность к древесной и травянистой растительности, поэтому в качестве мест сбора базидиомицетов выбраны парки и скверы центральной и промышленной части г. Кирова. Исследованиями была охвачена территория парков и скверов г. Кирова общей площадью 79,8 га (рисунок 6). Для сравнения были использованы образцы грибов, почвы и древесины, собранные на территории лесного массива вблизи п. Порошино на противоположном городу берегу р. Вятки $58^{\circ}60'$ с.ш. $49^{\circ}84'$ в.д. (на расстоянии 10 км от города). В составе древостоя городских экотопов в основном присутствуют лиственные породы: *Acer platanoides*, *Acer negundo*, *Tilia cordata*, *Quercus robur*, *Betula pendula*. Древостой фоновой территории представлен хвойными породами: *Picea abies*, *Abies sibirica*.

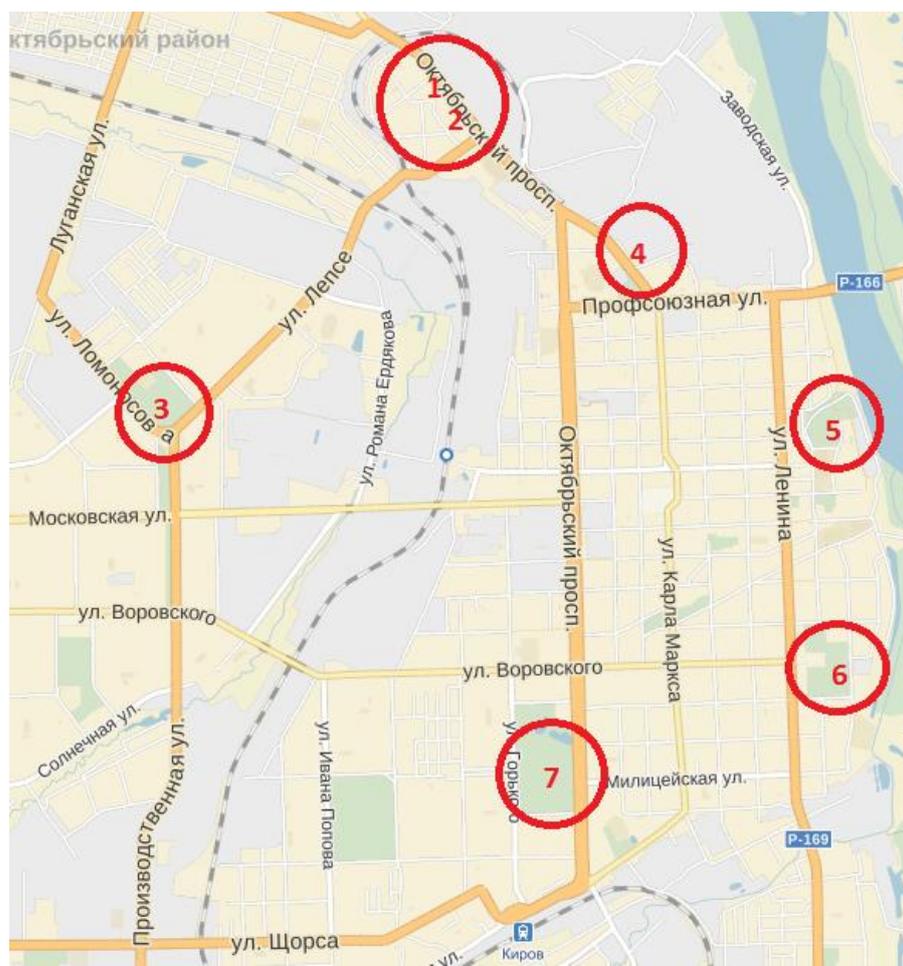


Рисунок 6 – Схема расположения сбора плодовых тел базидиомицетов, отбора почвы и древесины на территории г. Кирова: 1, 2 – аллея на площади Лепсе, 3 – парк Победы, 4 - Сквер комбината «Искож», 5 - Александровский сад, 6 – Парк им. Ю.А. Гагарина, 7 – Парк им. С.М. Кирова

Городские парки являются местом отдыха для населения. Особенно активно горожане посещают парк им. С.М. Кирова и Александровский сад. Для этих зон характерна высокая степень деградации растительного и почвенного покрова, загрязнение воздуха, поверхностных и грунтовых вод, значительная шумовая и рекреационные нагрузки. Наибольшая рекреационная нагрузка наблюдается в бесснежные месяцы с максимальным значением в августе – сентябре. Деградация обусловлена развитием дорожно-тропиночной сети, замусориванием и вытаптыванием территории.

С увеличением рекреационной нагрузки в растительном покрове, кроме увеличения доли вытопанной до минерализованного состояния почвы,

уменьшается количество представителей лесной растительности и увеличивается количество синантропных видов (Состояние и охрана..., 2002-2013).

Количество отобранных проб зависело от размера обследуемого экотопа. В небольших экотопах (сквер комбината «ИСКОЖ») отбиралась одна проба почвы в соответствии с методикой (Воробьева, 2006), в крупных парках отбиралось несколько проб (парк им. С.М. Кирова – 4 пробы, парк им. Ю.А. Гагарина, Александровский сад, парк Победы – по 3 пробы) (таблица 3). Пробы отбирались 05.2015 г.

Таблица 3 – Координаты мест отбора проб почвы

Номер отбора	Название экотопа	Широта (с.ш.)	Долгота (в.д.)
Промышленная зона			
1	Аллея на площади Лепсе	58°37'36.8"	49°38'37.7"
2		58°37'31.8"	49°38'45.0"
3	Парк Победы	58°36'31.0"	49°36'48.3"
4		58°36'31.6"	49°36'37.5"
5		58°36'38.2"	49°36'44.1"
Рекреационная зона			
6	Александровский сад	58°36'25.3"	49°41'05.5"
7		58°36'28.9"	49°41'09.8"
8		58°36'31.1"	49°41'15.8"
9	Парк им. Ю.А. Гагарина	58°35'44.6"	49°41'02.8"
10		58°35'40.3"	49°41'10.7"
11		58°35'32.9"	49°41'08.3"
12	Парк им. С.М. Кирова	58°35'21.1"	49°39'21.1"
13		58°35'19.1"	49°39'05.8"
14		58°35'12.2"	49°39'16.2"
15		58°35'08.0"	49°39'19.5"
16	Сквер комбината «ИСКОЖ»	58°37'02.4"	49°39'51.4"
Фоновая территория			
17	Пос. Порошино	58°60'67.5"	49°84'91.2"

В результате исследования содержания подвижных форм ТМ установлено низкое содержание меди практически во всех исследованных экотопах (таблица 4), за исключением аллеи на площади Лепсе (2,91 и 1,26 мкг/г) – экотопа, находящегося рядом с интенсивным транспортным потоком и промышленным предприятием (Завод по обработке цветных металлов).

Таблица 4 – Содержание подвижных форм ТМ (мкг/кг) в почве парков и скверов г. Кирова 05.2015

Номер отбора	Название экотопа	Cu ²⁺	Zn ²⁺	Pb ²⁺
Промышленная зона				
1	Аллея на площади Лепсе	2,91±0,14	17,72±0,53	1,37±0,35
2		1,26±0,15	15,26±0,20	0,05±0,05
3	Парк Победы	н/о	10,58±4,22	н/о
4		н/о	6,40±2,56	н/о
5		н/о	10,28±1,56	н/о
Рекреационная зона				
6	Александровский сад	0,52±0,05	27,74±0,74	3,11±0,83
7		0,48±0,21	27,24±0,20	4,06±0,54
8		0,56±0,19	26,44±0,18	2,13±0,42
9	Парк им. Ю.А. Гагарина	0,46±0,05	13,73±3,97	4,73±0,15
10		0,40±0,07	14,14±0,10	4,52±0,25
11		0,49±0,11	13,95±1,54	4,95±0,21
Транспортная зона				
12	Парк им. С.М. Кирова	0,78±0,20	10,44±1,84	2,82±0,05
13		0,59±0,15	13,99±1,43	3,02±0,09
14		0,86±0,34	15,23±2,85	2,05±0,15
15		0,62±0,25	12,67±4,81	3,00±0,11
16	Сквер комбината «ИСКОЖ»	0,14±0,07	14,50±0,12	10,98±2,08
Фоновая территория				
17	Пос. Порошино	н/о	4,84±2,05	н/о

Примечание: н/о – не обнаружено

Цинк в почве обследованных территорий находился в наибольшем количестве, чем медь и свинец, максимальные его значения отмечены в Александровском саду (27,74 мкг/г). Данный элемент присутствовал без исключения во всех пробах почвы. Свинец, как самый токсичный из исследованных элементов достоверно присутствовал в 76,5% проб почвы, в оставшихся экотопах свинца обнаружено не было. Максимальное содержание свинца зарегистрировано в почве сквера у комбината «ИСКОЖ» (10,98 мкг/г) (рисунок 7). Содержание в почве подвижных форм ТМ распределялось следующим образом: Zn > Pb > Cu.

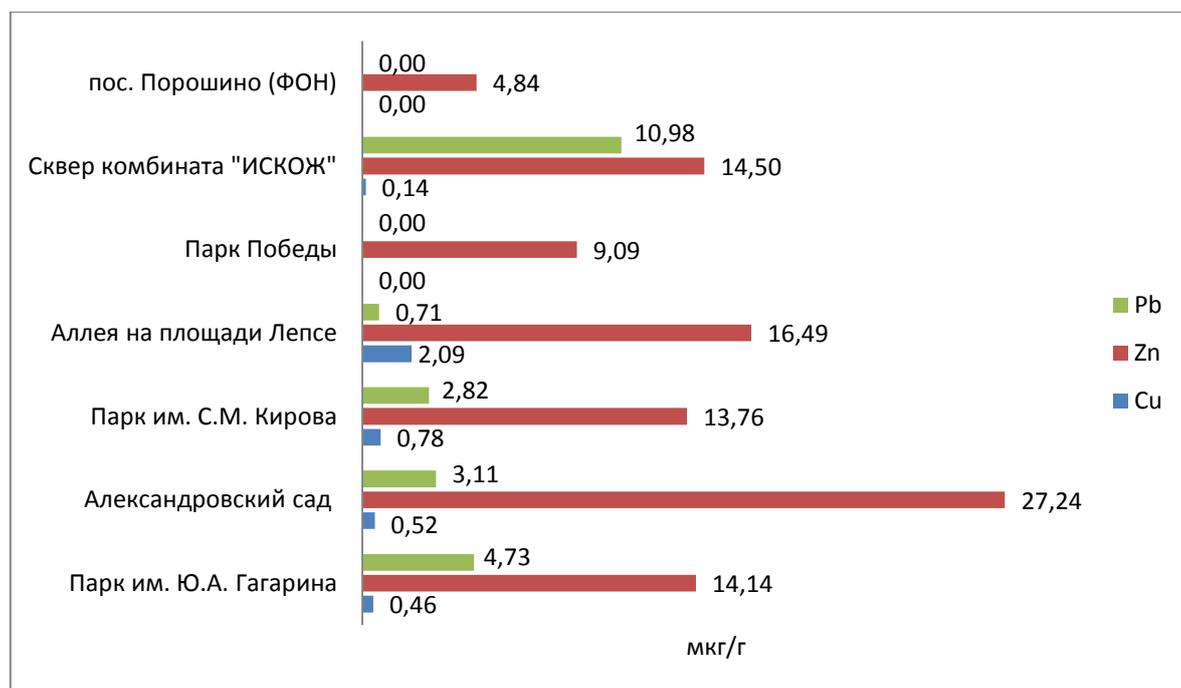


Рисунок 7 – Средние значения подвижных форм ТМ в почвах обследованных экотопов.

По суммарному содержанию подвижных форм ТМ в почве лидирует Александровский сад (30,88 мкг/г). За ним следуют экотопы сквера у комбината «ИСКОЖ», парка им. Ю.А. Гагарина, аллеи на площади Лепсе, парка им. С.М. Кирова. Наименьшим суммарным количеством ТМ в городской среде загрязнен парк Победы, где в почве обнаружен только цинк.

Сходство по уровню суммарного загрязнения демонстрируют экотопы парка Победы и фоновой территории пос. Порошино, где так же, как и в парке Победы, обнаружен только цинк.

Согласно материалам других исследований территории г. Кирова наибольшие концентрации свинца в почве наблюдаются вдоль оживленных автодорог: ул. Ленина, Карла Маркса, Октябрьского проспекта, ул. Московской и Производственной, а также площади Лепсе (Вараксина, 2003; О состоянии окружающей среды..., 2016; О состоянии окружающей среды..., 2017). В течение нескольких лет в верхнем горизонте почвы неподалеку от шламонакопителя отходов ОАО «Кировский завод по обработке цветных металлов» наблюдалось повышенное содержание меди, цинка, марганца, никеля (Дабах, Лемешко, 2007). В окрестностях городских ТЭЦ в почвах отмечено наличие свинца, меди, цинка,

кадмия и хрома. Кроме того, обнаружены повышенные концентрации железа и меди вблизи железнодорожных путей (Заикина, Тимонюк, 2007). В почвах Александровского сада отмечены высокие значения свинца и цинка, в почвах Юго-Западного района – цинка (Шабалина и др., 2014).

При анализе загрязнения почвы ТМ между различными функциональными зонами города существенных различий не обнаружено (таблица 4). В то же время выявлена тенденция к увеличению суммарного (Zn+Cu+Pb) содержания подвижных форм в направлении с юга и юго-запада на северо-восток, что можно объяснить особенностями рельефа и преобладающей на территории города розой ветров (Френкель, 1997). Лидирует по суммарному содержанию ТМ в почве Александровский сад (30,8 мкг/г). Суммарное содержание ТМ в почве фоновой территории в шесть раз меньше и составило лишь 4,8 мкг/г. Данный факт свидетельствует о репрезентативности участка контроля, так как участок находится на противоположном берегу реки Вятки в непосредственной близости от него (10 км). В то же время полученные данные позволяют исключить естественный природный фон данной местности и сделать вывод об антропогенном поступлении ТМ в окружающую среду на территории г. Кирова. В общей сложности 83% городских экотопов продемонстрировали наличие в почвах подвижных форм всех исследуемых элементов.

Оценка способности накопления ТМ ксилотрофными базидиомицетами основана на содержании ТМ в субстрате (древесине) (таблица 5). Возраст исследуемых деревьев колебался в довольно широких пределах: от 50 лет в парке им. С.М. Кирова (*Populus suaveolens*) до 200 лет в Александровском саду (*Tilia cordata*). Тем не менее, средние значения накопления меди и свинца статистически не различимы у всех исследованных пород деревьев. Анализируя всю выборку, возможно выделить лишь единичные случаи высоких концентраций изучаемых элементов. Так, по меди максимум накопления отмечается у *Acer negundo* и *Populus suaveolens* (15,79 и 15,75 мкг/г соответственно). Наибольшие концентрации цинка отмечены у *Populus suaveolens* (67,74 мкг/г). Максимум накопления свинца отмечен в древесине *Acer negundo* – 31,00 мкг/г.

Таблица 5 – Содержание подвижных форм ТМ в древесине наиболее распространенных пород парков и скверов г. Кирова

Породы деревьев	Содержание элементов, мкг/г в.-с. массы		
	Cu	Pb	Zn
<i>Acer negundo</i>	$\frac{9,0}{5,4 - 15,8}$	$\frac{26,8}{23, -31,0}$	$\frac{13,0}{8,4- 26,0}$
<i>Tilia cordata</i>	$\frac{12,0}{9,1 - 14,9}$	$\frac{23,4}{19,9 - 27,0}$	$\frac{185,3}{17,0 - 286,0}$
<i>Populus suaveolens</i>	$\frac{11,3}{6,7 - 15,8}$	$\frac{23,0}{21,1 - 24,8}$	$\frac{54,9}{42,0 - 67,7}$
<i>Betula pendula</i>	$\frac{8,8}{8,8 - 8,8}$	$\frac{25,9}{25,9 - 25,9}$	$\frac{25,9}{25,9 - 25,9}$

Примечание: в числителе – среднее значение в древесине (мкг/г), в знаменателе – минимум и максимум.

Таким образом, полученные данные позволяют оценить вклад субстрата в биоаккумуляцию ТМ базидиомицетами и выявить пути поступления этих поллютантов в плодовые тела грибов.

2.3 Методика отбора образцов и подготовка плодовых тел базидиомицетов, почвы и древесины к определению ТМ

Сбор, описание и фиксацию гербарного материала проводили по стандартной методике, разработанной А. С. Бондарцевым и Р. Зингером (Бондарцев, Зингер, 1950). Сбор плодовых тел базидиомицетов осуществлялся маршрутным методом в поздне-летний – осенний периоды 2015, 2016 и 2017 годов.

Морфологические признаки базидиомицетов изучали с помощью микроскопа Leica DM 2500 (Германия), с использованием стандартного набора реактивов. При идентификации видов макромицетов были использованы определители по различным таксонам отдела Basidiomycota: «Keys to *Agarics* and *Boleti* (*Polyporales*, *Boletales*, *Agaricales*, *Russulales*)» (Moser 1983), «Nordic Macromycetes. Vol. 2. *Polyporales*, *Boletales*, *Agaricales*, *Russulales*» (Hansen et al., 1992), «Mushrooms and toadstools of Britain and Europe» (Cortecuisse, Duhem, 1995) и «Funga nordica. Agaricoid, boletoid and cyphelloid genera» (Knudsen, Vesterholm, 2008), «Определитель грибов России. Порядок Афиллофоровые» вып.2 (Бондарцева, 1998), «East Asian Polypores. Vol. 1: *Ganodermataceae* and *Hymenochaetaceae*» (Nunez, Ryvarden, 2000), «Genera of Polypores. Nomenclature and taxonomy» (Ryvarden, 1991), Трутовые грибы Финляндии и прилегающей территории России (Ниемеля, 2001), Грибы: Определитель (Лессо, 2003), Атлас грибов: Определитель видов (Кибби, 2009).

Название обнаруженных в парках видов грибов приведены в соответствии с базой данных международного проекта Index Fungorum (<http://www.indexfungorum.org>).

Собранные плодовые тела грибов высушивали при температуре 70°C до постоянного веса и размалывали до однородной массы с помощью лабораторной мельницы. Полученные образцы хранили в полиэтиленовых zip-пакетах для

предотвращения набора влаги. Пробы древесины отбирали при помощи сверла и аккумуляторной дрели, путем высверливания керна на глубину до 7 см. Пробы почвы отбирали из поверхностного слоя 0–5 см методом конверта с площади 100 кв. м. Навески каждого из субстратов, массой 1 г, помещали в муфельную печь при 450°C, для озоления. Валовое содержание Cu^{2+} , Zn^{2+} , Pb^{2+} в плодовых телах грибов и древесине определяли на атомно-абсорбционном спектрометре Shimadzu-AA-6800, с предварительным растворением зольного остатка в 1 мл 1 М HCl (Отмахов и др., 2004). Пробы почвы анализировали также методом атомно-абсорбционной спектроскопии, предварительно экстрагируя воздушно-сухие образцы аммонийно-ацетатным буфером (рН 4,8) (Воробьева, 2006). Принято считать, что с помощью ацетатно-аммонийного буферного раствора с рН 4,8 (ААБ) при соотношении почва: раствор, равном 1:10, из почвы извлекают соединения ТМ, способных к миграции по почвенному профилю, а также поглощаться растениями и грибами. ААБ является экстрагирующим раствором комбинированного действия, способным к различным видам взаимодействия с почвой. Ионы аммония и водорода способны вытеснять ионы ТМ из почвенного поглощающего комплекса, кислая реакция среды способствует растворению некоторых труднорастворимых соединений и десорбции ионов ТМ с поверхности минеральных почвенных компонентов. Переходу металлов в раствор и их удержанию там способствует образование устойчивых растворимых ацетатных комплексов металлов (Воробьева, 2006).

Собранная почва маркировалась, высушивалась до постоянного веса, затем измельчалась в ступке до частиц менее 1 мм. Дозатором к навеске почвы массой 5 г приливалось 50 мл ААБ. Время взаимодействия почвы с раствором - 1 час при постоянном взбалтывании. После взаимодействия почвы с раствором суспензию фильтровали через сухой фильтр (белая лента) в сухую емкость. В полученной вытяжке определяли концентрацию ТМ на атомно-абсорбционном спектрометре Shimadzu-AA-6800.

2.4 Лабораторные опыты по абсорбции ТМ из растворов

Исследования содержания ТМ в базидиомицетах, собранных с территории парков и скверов г. Кирова, позволяют выяснить валовое количество ТМ только в плодовых телах, так как исследовать мицелий в условиях *in situ* невозможно. В связи с этим, для исследований способности непосредственно мицелия к аккумуляции ТМ, был использован штамм *Trametes versicolor* БИН 2263, полученный из коллекции Ботанического института им. В. Л. Комарова (г. Санкт-Петербург). Данный вид достаточно часто встречался в обследованных городских экотопах.

Мицелий гриба выращивали в погруженной культуре на пивном сусле, разведённом до 4° Баллинга. В жидкую среду добавляли, в зависимости от варианта, различные концентрации солей меди (13-40 мг/л), цинка (10-70 мг/л) или свинца (20-200 мг/л) в пересчёте на катионы металла. В качестве источников ионов металлов были использованы растворимые соли ТМ: для меди – $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$, для цинка – $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, для свинца – $\text{Pb}(\text{CH}_3\text{COO})_2 \cdot 3\text{H}_2\text{O}$.

Контролем служил вариант без добавления ионов металлов. В качестве посевного материала использовали культуру гриба, выращенного при 28 °С на суслоагаре. Из зоны роста семисуточной культуры гриба вырезали для инокуляции блоки 10 × 10 мм и вносили их в плоскодонные стеклянные колбы объёмом 1 л с жидкой питательной средой того же состава. Каждый вариант закладывали в трёх повторениях. Культивировали гриб на качалке (120 об./мин) в течение 7 сут при комнатной температуре. Биомассу гриба отделяли центрифугированием, трёхкратно промывали дистиллированной водой, высушивали при 70°С и измеряли гравиметрическим методом. Содержание металлов в мицелии определяли на атомно-адсорбционном спектрофотометре Shimadzu AA-6800 после озоления в муфельной печи с последующим растворением зольного остатка в 1М HCl (Отмахов и др., 2004).

2.5 Статистическая обработка результатов

Учет и анализ данных вели при помощи электронного каталога, построенного на основе программы Microsoft Excel. Статистическую обработку результатов проводили стандартными методами с использованием возможностей программы (Лакин, 1990; Зайцев, 1973). При обработке полученных данных применяли одномерный анализ вариационных рядов (средние величины признака и их ошибки ($M \pm m$)).

Рассчитывали коэффициенты накопления (K_n) как отношение концентрации ТМ в базидиомах грибов к концентрации его в субстрате (почве или древесине). Частоту встречаемости грибов определяли как отношение числа экотопов, в которых гриб обнаружен, к числу всех обследованных экотопов, %.

В целом, электронный каталог, построенный в MS Excel имеет следующий вид:

1. Название базидиомицета – латинское название базидиомицета, сверенное с базой данных международного проекта Index Fungorum (<http://www.indexfungorum.org>).
2. Порядок базидиомицета – для дальнейшей сортировки данных и сравнения способности к биоаккумуляции ТМ базидиомицетами различных порядков.
3. Эколого–трофическая группа – характеризует используемый грибом субстрат и экологические особенности, используется также для сортировки данных и сравнения способности к биоаккумуляции ТМ базидиомицетами разных групп.
4. По три столбца на фиксирование значений концентраций ТМ в плодовых телах базидиомицетов для каждого элемента: цинка, меди и свинца.
5. Ошибка среднего для каждого исследуемого элемента. Среднее значение – среднее арифметическое значение, высчитываемое по формуле

$$\bar{x} = \frac{x_1 + x_2 + \dots + x_n}{n} = \frac{\sum x_i}{n}$$
, где x_1, x_2, \dots – значение концентрации ТМ в трех

повторностях, n – количество измерений (3). Ошибка среднего рассчитывалась как отношение среднеквадратического отклонения и корня от объема выборки. Расчеты велись с помощью формул Excel.

6. Коэффициенты накопления ТМ.

Для определения степени сходства микобиоты различных экотопов использовали индекс Съеренсена-Чекановского (K_s), рассчитываемый по формуле $K = \frac{2c}{a+b}$, где a и b — число видов, обнаруженных в каждом из сравниваемых экотопов, c — число общих для них видов (Sørensen, 1948).

3 РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

3.1 Таксономический состав и эколого-трофическая структура сообществ базидиомицетов

В результате проведенных исследований на территории парков и скверов г. Кирова обнаружено 56 видов базидиомицетов, принадлежащих к 4 порядкам (*Agaricales*, *Boletales*, *Polyporales*, *Russulales*), и 25 семействам (*Agaricaceae*, *Amanitaceae*, *Boletaceae*, *Bondarzewiaceae*, *Cortinariaceae*, *Entolomataceae*, *Fomitopsidaceae*, *Ganodermataceae*, *Hymenogastraceae*, *Inocybaceae*, *Marasmiaceae*, *Meripilaceae*, *Meruliaceae*, *Mycenaceae*, *Paxillaceae*, *Physalacriaceae*, *Pleurotaceae*, *Pluteaceae*, *Polyporaceae*, *Psathyrellaceae*, *Russulaceae*, *Sclerodermataceae*, *Strophariaceae*, *Suillaceae*, *Tricholomataceae*) (таблица 6). На фоновой территории (пос. Порошино) было обнаружено 25 видов базидиомицетов, принадлежащих к 4 порядкам (*Agaricales*, *Cantharellales*, *Polyporales*, *Russulales*) и 15 семействам (*Agaricaceae*, *Amanitaceae*, *Entolomataceae*, *Fomitopsidaceae*, *Hydnaceae*, *Hydnangiaceae*, *Hymenogastraceae*, *Marasmiaceae*, *Omphalotaceae*, *Polyporaceae*, *Physalacriaceae*, *Russulaceae*, *Strophariaceae*, *Stereaceae*, *Tricholomataceae* (приложение 1).

Таблица 6 – Сравнительный анализ базидиомицоты в различных экотопах г. Кирова и фоновой территории

Сравниваемый показатель	сквер комбината Искож	парк им. Ю.А. Гагарина	парк Победы	Александровский сад	Аллея на площади Лепсе	парк им. С.М. Кирова	пос. Порошино (ФОН)
Количество порядков	4	2	4	3	4	4	4
Количество семейств	8	9	12	13	8	15	15
Количество родов	10	13	17	17	8	20	22
Количество видов	10	13	20	20	8	21	25

Среди всех обнаруженных видов (73 вида базидиомицетов) только 8 видов встречались одновременно в городских экотопах и фоновой территории (лесного массива пос. Порошино). Наибольшее количество общих видов принадлежит порядку Agaricales (*Agaricus bisporus*, *Flammulina velutipes*, *Gymnopus dryophilus*, *Hebeloma mesophaeum*, *Megacollybia platyphylla*, *Pholiota aurivella*, *Tricholoma terreum*). Из представителей порядка Polyporales общим был вид *Daedaleopsis confragosa*.

Биота базидиомицетов в городе характеризуется более богатым видовым разнообразием, чем биота фоновой территории. Вероятно, это объясняется условиями формирования биоценозов (на фоновой территории исследований находятся естественные хвойные леса, а в городских парках – искусственные посадки) и удаленностью от урбанизированных территорий, в связи с чем, леса испытывают меньшую антропогенную нагрузку и для грибов создаются наиболее благоприятные условия. В городе наибольшее число видов отмечается на наибольших по площади территориях парков (парк Победы, Александровский сад, парк им. С.М. Кирова), что, возможно, связано с меньшей рекреационной нагрузкой на единицу площади исследуемой территории.

Более половины всех обнаруженных видов как в г. Кирове, так и на фоновой территории (пос. Порошино) относилось к порядку Agaricales – 52% и 72% соответственно (рисунок 8, 9). Вторым порядком по числу обнаруженных видов является порядок Polyporales, на который приходится 34% видов, обнаруженных в городе и 16% видов фоновой территории.

Наименьшим количеством видов характеризуются порядки Russulales, Boletales и Cantharellales – менее 8% от общего числа видов. Таким образом, как на исследуемой городской территории, так и на фоновой наблюдается в целом схожий состав сообщества базидиомицетов, принадлежащих к одинаковым порядкам в сопоставимых количественных соотношениях.

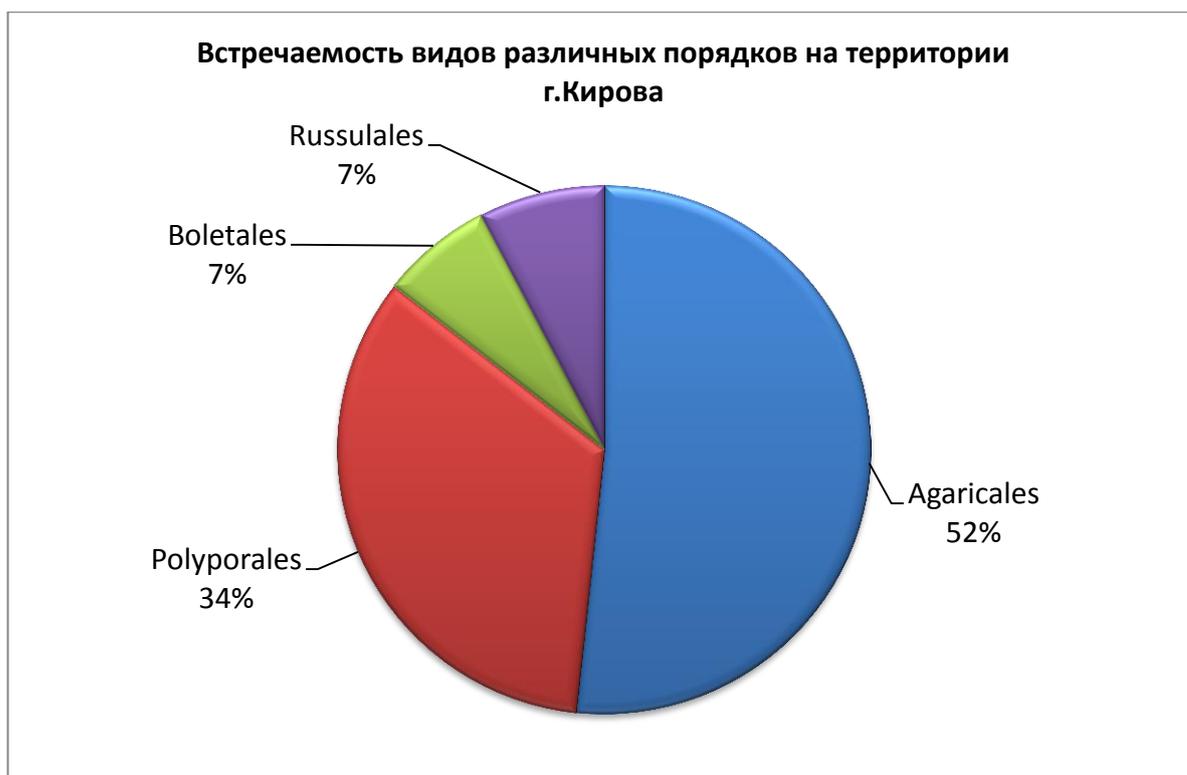


Рисунок 8 – Долевое соотношение представителей различных порядков в парках и скверах (г. Киров)

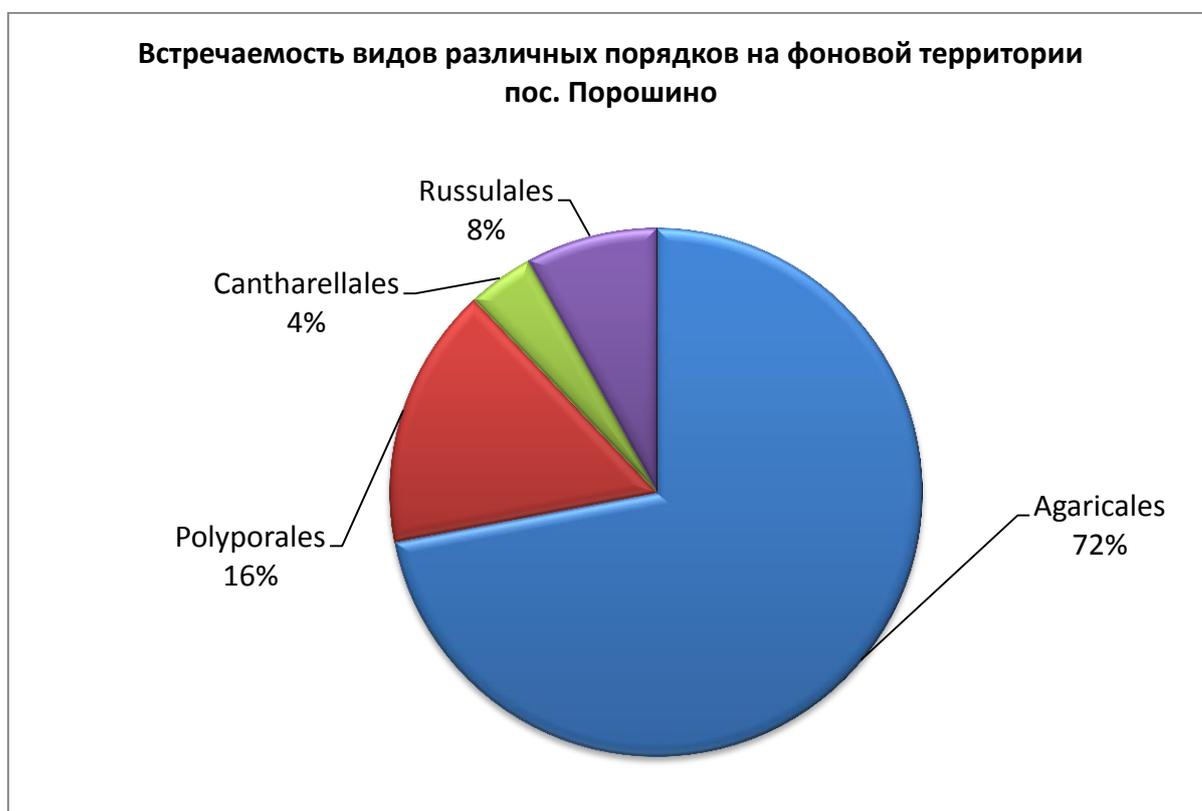


Рисунок 9 – Долевое соотношение представителей различных порядков на фоновой территории (пос. Порошино).

Для оценки степени сходства между микобиотой в различных экотопах использовали индекс Сёренсена-Чекановского (K_s). Установлена высокая специфичность таксономического состава базидиомицетов в каждом из экотопов. K_s имели низкие значения, изменяясь от 0,13 до 0,39 (таблица 7). Низкое сходство может объясняться разным возрастом древостоев в обследованных парках и скверах, который варьирует от 50 лет в парке им. С.М. Кирова до 200 лет в Александровском саду. Максимальные различия выявлены между сообществами базидиомицетов фоновой территории и базидиомикотой парка им. Ю.А. Гагарина ($K_s = 0,11$), а также сквера комбината «ИСКОЖ» ($K_s = 0,11$).

Таблица 7 – Матрица степени сходства (K_s) между базидиомикотой в различных экотопах города и базидиомикотой фоновой территории

	Сквер комбината «ИСКОЖ»	Парк им. Ю.А. Гагарина	Парк Победы	Александровский сад	Аллея на площади и Лепсе	Парк им. С.М. Кирова	Пос. Порошино (ФОН)
Сквер комбината «ИСКОЖ»		0,19	0,20	0,13	0,22	0,39	0,11
Парк им. Ю.А. Гагарина	0,19		0,24	0,24	0,19	0,35	0,11
Парк Победы	0,20	0,24		0,30	0,29	0,29	0,13
Александровский сад	0,13	0,24	0,30		0,29	0,34	0,18
Аллея на площади Лепсе	0,22	0,19	0,29	0,29		0,28	0,12
Парк им. С.М. Кирова	0,39	0,35	0,29	0,34	0,28		0,22
Пос. Порошино (ФОН)	0,11	0,11	0,13	0,18	0,12	0,22	

В разрезе отдельных эколого-трофических групп, наиболее многочисленной по количеству видов в городской среде была группа ксилотрофов (59%), группа микоризообразователей и подстилочных сапротрофов присутствует практически в равных соотношениях и составляет 21% и 20% соответственно (рисунок 10).

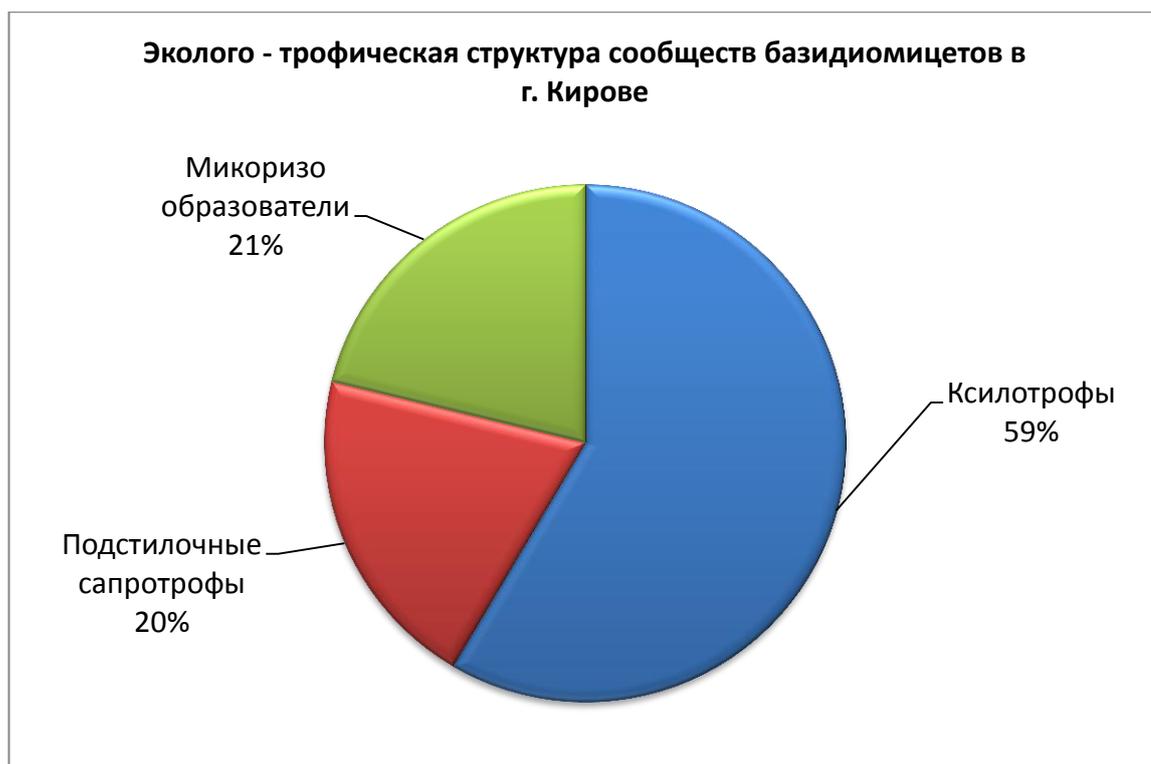


Рисунок 10 – Долевое соотношение видов из разных эколого – трофических групп в парках и скверах (г. Киров)



Рисунок 11– Долевое соотношение видов из разных эколого – трофических групп в загородном лесу фоновой территории (пос. Порошино).

В естественных природных условиях – коренных хвойных лесах фоновой территории вблизи пос. Порошино, распределение видов по эколого-трофическим группам иное, относительно равномерное, а именно наблюдается сокращение числа ксилотрофных видов (до 37 %) с увеличением доли микоризообразователей (37%), количество подстилочных сапротрофов составляет 26% от общего числа обнаруженных там видов (рисунок 11).

Существенное различие в процентном соотношении групп микоризообразователей и ксилотрофов между этими двумя участками (город и пригород) можно объяснить следующими факторами: во-первых, рост числа микоризообразователей на фоновой территории связан с качественным составом древостоя, который на фоновой территории представлен хвойными породами, имеющими большее число видов грибов – симбиотрофов; во-вторых в городских парках, состоящих в основном из таких пород, как *Acer platanoides*, *Acer negundo*, *Tilia cordata*, *Quercus robur*, *Betula pendula*, *Populus suaveolens* и др. ежегодно убирают листву – то есть постоянно нарушается подстилка, в которой обитают микоризообразователи и подстилочные сапротрофы; в-третьих интродуцированные деревья более восприимчивыми к заражению дереворазрушающими видами.

3.2 Биоаккумуляция тяжёлых металлов базидиомицетами

Сведения, полученные при выполнении анализов базидиом грибов на наличие в них ТМ, отличаются сильной вариабельностью как у образцов, найденных в одном местообитании, так и у образцов, принадлежащих к одному роду в разных местообитаниях (в редких случаях к одному виду, так как обнаружение грибов одного вида в нескольких экотопах – большая удача). В связи с этим был выполнен анализ накопления ТМ базидиомами грибов разных эколого – трофических групп (Коваленко, 1980) и разных порядков.

Вопрос о накоплении ТМ представителями различных эколого-трофических и таксономических групп базидиомицетов до сих пор остается дискуссионным. Так, в работах одних исследователей показано, что в плодовых телах сапротрофов ТМ накапливаются в бóльших концентрациях, чем в плодовых телах грибов остальных эколого-трофических групп (Иванов, Блинохватов, 2003; Рязанов, 2003; Lodenius, Herranen, 1981; Alonso et al., 1996; García et al., 1998; Alonso et al., 2000). В то же время другие авторы утверждают, что способность к биоабсорбции ТМ сильнее выражена у некоторых симбиотрофных видов (Щеглов, Цветнова, 2002; Зырянова, 2007; Vorovička et al., 2006). Также есть сведения о том, что максимальные концентрации ТМ накапливаются в базидиомах ксилотрофов (Чураков и др., 2000, 2004, Иванов и др., 2008).

Определение валового содержания Cu, Zn и Pb в плодовых телах грибов, собранных на территории парков и скверов, показало, что величина сорбции варьирует в широких пределах в зависимости от экотопа, вида гриба и от природы металла. Наиболее высоким содержанием ТМ (317,9 мкг/г) отличались плодовые тела грибов-микоризообразователей, собранных в промышленной зоне (аллея на пл. Лепсе) (таблица 8).

Таблица 8 – Средние значения суммарного накопления ТМ (мкг/г) в плодовых телах грибов из разных функциональных зон

Экотоп	Эколого-трофические группы		
	ксилотрофы	микоризообразователи	подстилочные сапротрофы
Промышленная зона			
Аллея на пл. Лепсе	118,7	317,9	н/о
Парк Победы	108,0	238,7	151,5
Рекреационная зона			
Александровский сад	105,0	233,0	112,2
Парк им. Ю.А. Гагарина	95,5	71,7	143,0
Транспортная зона			
Сквер комб. «ИСКОЖ»	269,7	281,4	303,8
Парк им. С.М. Кирова	111,5	196,9	153,0
Фоновая территория			
Пос. Порошино (ФОН)	78,2	152,3	214,8

Сопоставление данных по содержанию ТМ в плодовых телах грибов из различных эколого – трофических групп и субстрате (почве) (таблица 4) позволяет заключить, что суммарное накопление ТМ увеличивается в плодовых телах грибов всех эколого – трофических групп в направлении с юго-, юго-запада на северо-восток, аналогично ранее отмеченному для почв.

Коэффициенты корреляции между содержанием ТМ в почве и их суммарным накоплением в базидиомах микоризообразователей и ксилотрофов составили соответственно 0,31 и 0,46, что говорит о наличии слабой положительной связи между этими величинами, тогда как для подстилочных сапротрофов такая связь не установлена ($r = -0,04$). Уровень накопления ТМ в базидиомах, в первую очередь, зависел от природы металла. Так, для видов всех эколого-трофических групп наиболее высокие значения аккумуляции были отмечены в отношении цинка (рисунок 12).

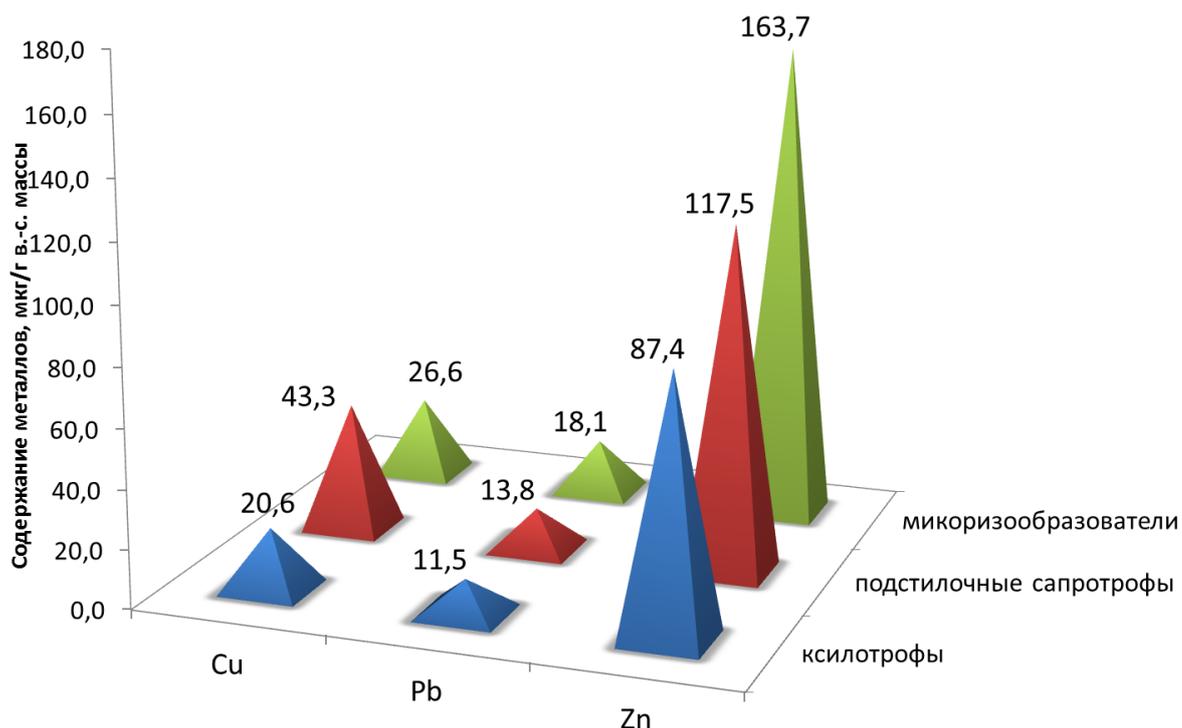


Рисунок 12 – Усредненные данные по биоаккумуляции ТМ базидиомицетами

В меньших количествах плодовые тела грибов сорбировали из городской среды Cu и Pb. Данная закономерность наблюдалась во всех обследованных экотопах, в том числе, и на фоновой территории. Группа микоризообразователей

характеризуется в среднем более высокими концентрациями Zn и Pb (163,7 и 18,1 мкг/г), чем ксилотрофы и подстилочные сапротрофы. Максимальные значения цинка отмечены у следующих микоризообразующих видов (мкг/г): *P. involutus* – до 293,3, *T. terreum* – до 286,0, *Hebeloma crustuliniforme* – 253,8; свинца: *T. terreum* – 147,8; *T. sciodes* – 60,2; меди: *Infundibulicybe geotropa* – 74,1, *P. involutus* – 71,6 (приложение 2).

Виды, накапливающие высокие концентрации цинка, из группы подстилочных сапротрофов (мкг/г): *Clitocybe rivulosa* – 276,1, *C. phyllophila* – 210,1, *A. bisporus* – 201,5. Подстилочные сапротрофы накапливали также наибольшие концентрации меди (мкг/г): *A. bisporus* – 173,8; *Lycoperdon perlatum* – 129,8. Свинец в максимальных концентрациях в группе был отмечен у вида *Melanoleuca polioleuca* – 121,1 мкг/г. Несмотря на то, что в среднем ксилотрофы уступали видам других эколого-трофических групп в накоплении цинка, среди них также встречались виды с высоким содержанием этого элемента в базидиомах (мкг/г): *B. adusta* – 247,6; *Heterobasidion annosum* – 243,5; свинца: *H. annosum* – 58,8; *Armillaria ostoyae* – 53,0; меди: *Trametes hirsuta* – 90,6; *Coprinellus disseminatus* – 72,5.

Расчет Кн металлов для представителей разных эколого-трофических групп показал, что все базидиомицеты в городской среде активнее всего концентрируют из субстратов медь, затем цинк и, в последнюю очередь — свинец (рисунок 13).

В разрезе отдельных эколого-трофических групп ксилотрофы характеризовались меньшими значениями коэффициентов накопления ТМ (Кн от 2,8 до 9,2 в зависимости от металла), по сравнению с микоризообразователями (Кн от 12 до 53) и подстилочными сапротрофами (Кн от 5 до 110). При анализе Кн у микоризообразующих видов отмечали наибольшую способность к биоаккумуляции меди, несмотря на ее низкую, в сравнении с другими металлами, концентрацию в плодовых телах. Максимальные Кн меди имели виды: *P. involutus* – 511,4; *T. terreum* – 148,3; *H. crustuliniforme* – 139,1. По способности сорбировать из субстратов цинк микоризообразователи (Кн 16) и подстилочные сапротрофы (Кн 13) в среднем различались несущественно.

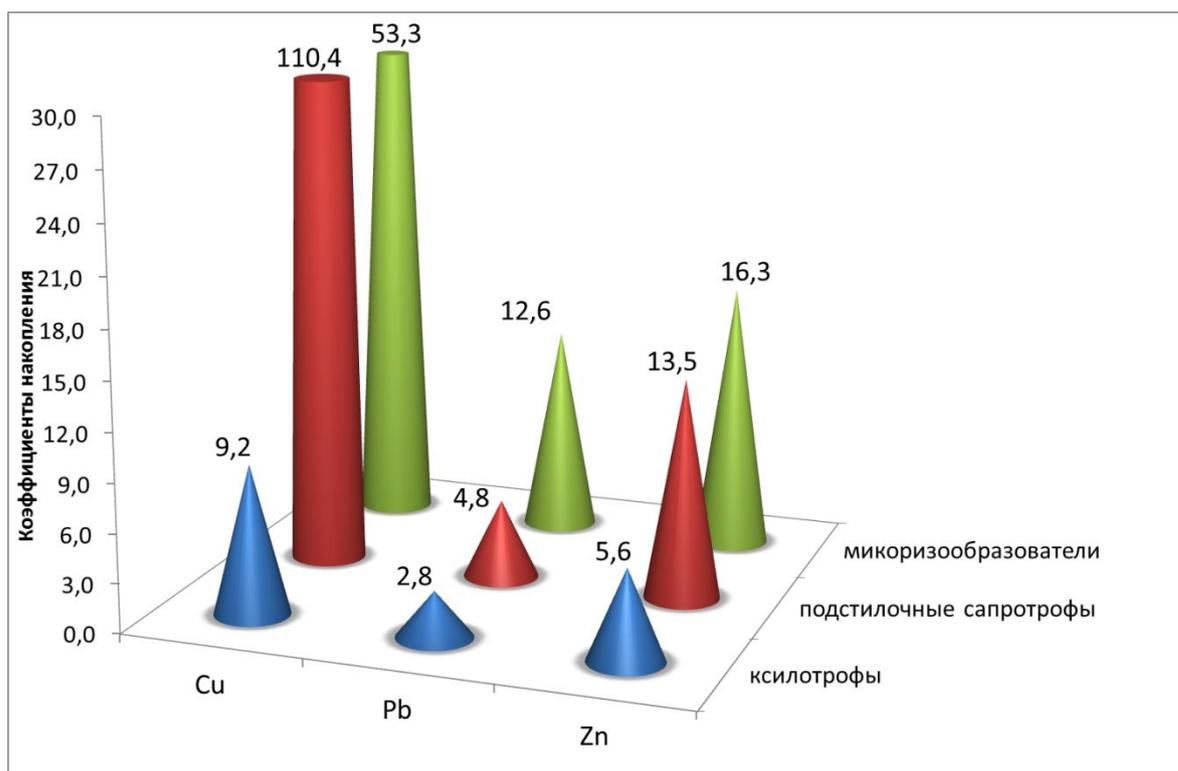


Рисунок 13 – Усредненные данные по коэффициентам накопления ТМ базидиомицетами из разных эколого – трофических групп.

Наибольшие Кн цинка отмечены у видов: *T. fulvum* – 45,7; *H. mesophaeum* – 33,8; *T. album* – 33,8. Кроме того, микоризообразующие виды характеризовались, по сравнению с видами других эколого-трофических групп, в 2,5-4 раза более высокими Кн свинца: *T. terreum* – 97,2; *T. sciodes* – 84,8; *P. involutus* – 76,4.

Подстилочные сапротрофы отличались от других эколого - трофических групп базидиомицетов самыми высокими Кн меди (в среднем 110) (*A. bisporus* – 1241,7; *M. polioleuca* – 452,1; *Coprinus comatus* – 135,5 и *L. perlatum* – 129,8). Среди часто встречающихся в городской среде видов, максимальным содержанием меди отличался *A. bisporus* (173,8 мкг/г), свинца – *T. terreum* (147,7 мкг/г), цинка – *P. involutus* (293,3 мкг/г) (таблица 9).

Установлена положительная корреляция между содержанием свинца в базидиомах из различных экотопов *T. terreum* ($r=0,8$), а также цинка – в *P. involutus* ($r=0,52$) и содержанием металлов в субстрате.

Таблица 9 – Накопление ТМ в плодовых телах базидиомицетов, характеризующихся высокой ($\geq 50\%$) частотой встречаемости в городских экотопах

Виды грибов	Содержание элементов, мкг/г в.-с. массы			Коэффициент накопления (среднее)		
	Cu	Pb	Zn	Cu	Pb	Zn
<i>Tricholoma terreum</i> (*М)	$\frac{17,3}{10,9 - 23,6}$	$\frac{35,0}{0,0 - 147,7}$	$\frac{185,3}{17,0 - 286,0}$	36,1	17,5	16,8
<i>Bjerkandera adusta</i> (*К)	$\frac{14,3}{1,2 - 36,0}$	$\frac{10,8}{0,0 - 23,7}$	$\frac{96,7}{23,1 - 247,6}$	3,0	1,5	6,0
<i>Paxillus involutus</i> (*М)	$\frac{40,3}{13,1 - 71,6}$	$\frac{18,8}{1,0 - 54,2}$	$\frac{224,1}{139,4 - 293,3}$	123,2	16,7	16,8
<i>Agaricus bisporus</i> (*П)	$\frac{79,5}{38,1 - 173,8}$	$\frac{15,2}{0,9 - 20,0}$	$\frac{116,1}{21,7 - 201,5}$	360,7	4,3	12,0
<i>Pholiota aurivella</i> (*К)	$\frac{23,1}{6,3 - 50,2}$	$\frac{17,3}{9,6 - 28,7}$	$\frac{43,9}{30,7 - 70,7}$	8,6	3,5	4,1
<i>Cerioporus squamosus</i> (*К)	$\frac{18,6}{7,4 - 41,0}$	$\frac{13,5}{3,4 - 22,0}$	$\frac{65,1}{10,8 - 192,3}$	2,6	0,6	3,2
<i>Heterobasidion annosum</i> (*К)	$\frac{23,0}{1,7 - 46,3}$	$\frac{16,4}{0,0 - 58,8}$	$\frac{130,5}{41,0 - 243,5}$	8,0	1,9	5,8
<i>Postia stiptica</i> (*К)	$\frac{8,9}{3,0 - 13,6}$	$\frac{13,0}{0,0 - 19,7}$	$\frac{54,9}{12,1 - 136,9}$	0,9	0,5	2,8
<i>Trametes gibbosa</i> (*К)	$\frac{15,9}{8,0 - 29,6}$	$\frac{7,3}{0,0 - 12,4}$	$\frac{46,0}{9,1 - 80,0}$	6,1	1,8	3,4
<i>Trametes versicolor</i> (*К)	$\frac{9,2}{2,5 - 12,7}$	$\frac{12,5}{0,0 - 30,2}$	$\frac{80,3}{62,8 - 97,7}$	3,6	3,3	6,3

Примечание: в числителе – среднее значение в плодовых телах (мкг/г), в знаменателе – минимум и максимум. *М – микоризообразователь, *К – ксилотроф, *П – подстилочный сапротроф.

Показана значимость эколого-трофической специализации базидиомицетов как фактора, способного влиять на состав элементов-загрязнителей в плодовых телах базидиомицетов (рисунок 14). Способность накапливать медь возрастала в ряду ксилотрофы – микоризообразователи – подстилочные сапротрофы.

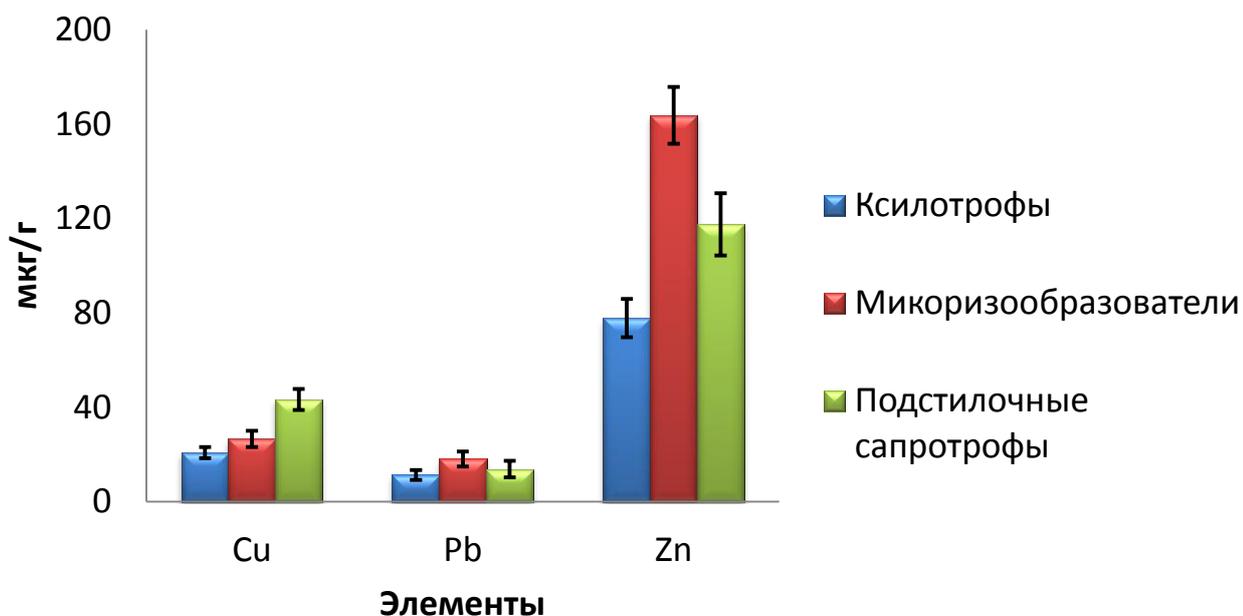


Рисунок 14 – Усредненные концентрации ТМ в плодовых телах базидиомицетов из разных эколого - трофических групп.

Способность накапливать цинк и свинец возрастала в ряду ксилотрофы – подстилочные сапротрофы – микоризообразователи. Ксилотрофные виды базидиомицетов накапливают меньшее количество Cu, Pb и Zn чем представители других эколого-трофических групп. Микоризообразователи же, наоборот, способны накапливать Zn и Pb в больших количествах, чем другие виды (приложение 2).

Таким образом, установлено, что трофическая специализация грибов достоверно оказывает влияние на содержание ТМ в их плодовых телах. Кроме того, установлено, что аккумуляирование некоторых из изученных элементов базидиомами макромицетов может определяться их таксономической принадлежностью.

Для анализа таксономической принадлежности и величины накопления ТМ использовались виды - представители отдельных порядков, относящиеся к одной эколого-трофической группе. В результате исследований выявлены статистически достоверные различия в содержании ТМ в базидиомах разных порядков.

Эколого – трофическая группа ксилотрофов характеризовалась наибольшим числом представленных видов, из которых статистически достоверные различия в

накоплении изучаемых элементов демонстрировали лишь представители порядка Russulales. В базидиомах представителей этого порядка цинк присутствовал в достоверно больших концентрациях, чем в представителях порядков Agaricales и Polyporales (таблица 10). Виды, обладающие наибольшими концентрациями цинка - *Bjerkandera adusta* пор. Polyporales (247,6 мкг/г), *Heterobasidion annosum* пор. Russulales (243,5 и 217,0 мкг/г) и *Coprinellus disseminates* пор. Agaricales (222,2 мкг/г).

Таблица 10 – Среднее содержание ТМ в базидиомах представителей различных порядков, принадлежащих эколого-трофической группе ксилотрофных видов, мкг/г

Элемент	Порядок		
	Agaricales, 19 видов	Polyporales, 13 видов	Russulales, 2 вида
Медь	$\frac{27,7}{2,75 - 72,5}$	$\frac{16,4}{1,2 - 90,6}$	$\frac{20,7}{1,7 - 46,3}$
Свинец	$\frac{13,1}{0,0 - 53,0}$	$\frac{9,5}{0,0 - 30,3}$	$\frac{15,5}{0,0 - 58,8}$
Цинк	$\frac{75,7}{14,2 - 222,2}$	$\frac{72,4}{1,4 - 247,6}$	$\frac{120,2}{41,0 - 243,5}$

В то же время статистический анализ содержания меди и свинца в базидиомах, относящихся к разным порядкам ксилотрофов, показал, что различия не достоверны и определяются другими факторами. Видами, содержащими наибольшее количество меди являются: *Trametes hirsuta* пор. Polyporales (90,6 мкг/г), *Coprinellus disseminatus* пор. Agaricales (72,5 мкг/г), *Lycoperdon pyriforme* пор. Agaricales (54,1 мкг/г) и *Megacollybia platyphylla* пор. Agaricales (53,1 и 52,2 мкг/г). Таким образом, несмотря на перекрывающиеся погрешностями области, порядок Agaricales, выборка которого была значительно больше других порядков, накапливал преимущественно большие концентрации меди, чем другие порядки в эколого – трофической группе ксилотрофных базидиомицетов.

Наибольшие концентрации свинца отмечены в базидиомах *Heterobasidion annosum* пор. Russulales (58,8 мкг/г), *Armillaria ostoyae* пор. Agaricales (53,0 мкг/г) и *Trametes versicolor* пор. Polyporales (30,3 мкг/г).

При анализе распределения ТМ среди эколого – трофической группы микоризообразователей достоверные различия в накоплении меди среди различных порядков установить не удалось, однако максимум накопления продемонстрировали *Infundibulicybe geotropa* пор. Agaricales (74,1 мкг/г), *Paxillus involutus* пор. Boletales (71,6 и 68,3 мкг/г), *Suillus grevillei* пор. Boletales (54,6 мкг/г) (таблица 11).

Таблица 11 – Среднее содержание ТМ в базидиомах представителей различных порядков, принадлежащих эколого – трофической группе микоризообразователей, мкг/г

Элемент	Порядок			
	Agaricales, 13 видов	Boletales, 4 вида	Russulales, 3 вида	Cantharellales, 1 вид
Медь	$\frac{23,3}{6,7 - 74,1}$	$\frac{33,9}{0,0 - 71,6}$	$\frac{29,6}{15,7 - 38,5}$	$\frac{33,7}{33,7 - 33,7}$
Свинец	$\frac{19,9}{0,0 - 147,8}$	$\frac{13,0}{0,0 - 54,2}$	$\frac{19,6}{8,6 - 31,9}$	$\frac{12,1}{12,1 - 12,1}$
Цинк	$\frac{157,3}{17,0 - 286,0}$	$\frac{199,5}{98,8 - 293,3}$	$\frac{144,2}{98,8 - 215,7}$	$\frac{83,9}{83,9 - 83,9}$

Важность таксономической принадлежности как фактора, способного оказывать влияние на элементный состав базидиом, хорошо просматривается при сравнении среднего содержания цинка в плодовых телах представителей различных порядков микоризообразователей. Так, установлено, что способность к накоплению цинка выражена в большей мере для представителей порядка Boletales, которые накапливали достоверно большее количество этого элемента, относительно других групп. Способность к накоплению цинка увеличивалась в ряду: Cantharellales – Russulales – Agaricales – Boletales. Наибольшие концентрации цинка отмечены в базидиомах *Paxillus involutus* пор. Boletales

(293,3; 271,2 мкг/г), *Tricholoma terreum* пор. Agaricales (286,0; 255,8 мкг/г), *Hebeloma crustuliniforme* пор. Agaricales (255,8 мкг/г).

В то же время статистический анализ содержания свинца в плодовых телах базидиальных макромицетов, относящихся к разным порядкам микоризообразователей, показал, что различия не достоверны и определяются другими факторами. По количеству аккумулированного свинца лидировали представители порядка Agaricales: *Tricholoma terreum* (147,8; 79,0; 20,3 мкг/г), *Tricholoma sciodes* (60,2 мкг/г).

Эколого – трофическая группа подстилочных сапротрофов представлена, в основном, порядком Agaricales и единственным видом порядка Russulales (*Russula rosea*) (таблица 12).

Таблица 12 – Среднее содержание ТМ в базидиомах представителей различных порядков, принадлежащих эколого – трофической группе подстилочных сапротрофов, мкг/г

Элемент	Порядок	
	Agaricales, 18 видов	Russulales, 1 вид
Медь	44,3 <u>6,1 – 173,8</u>	14,5 <u>14,5 – 14,5</u>
Свинец	14,3 <u>0,0 – 121,1</u>	0,0 <u>0,0 – 0,0</u>
Цинк	117,6 <u>21,7 – 276,0</u>	114,9 <u>114,9 – 114,9</u>

Видами с наибольшим содержанием в плодовых телах цинка были *Clitocybe rivulosa* (276,1 мкг/г), *Clitocybe phyllophila* (210,1 мкг/г) и *Agaricus bisporus* (201,5 мкг/г). Максимальные концентрации меди отмечены у видов: *Agaricus bisporus* – 173,8 мкг/г, *Lycoperdon perlatum* – 129,8 мкг/г, свинца – *Melanoleuca polioleuca* – 121,1, 41,9 мкг/г и *Agaricus bisporus* – 30,0 мкг/г.

В разрезе всех порядков, представленных в работе и относящихся к эколого-трофическим группам ксилотрофов, подстилочных сапротрофов и

микоризообразователей, также можно выделить некоторые закономерности (рисунок 15).

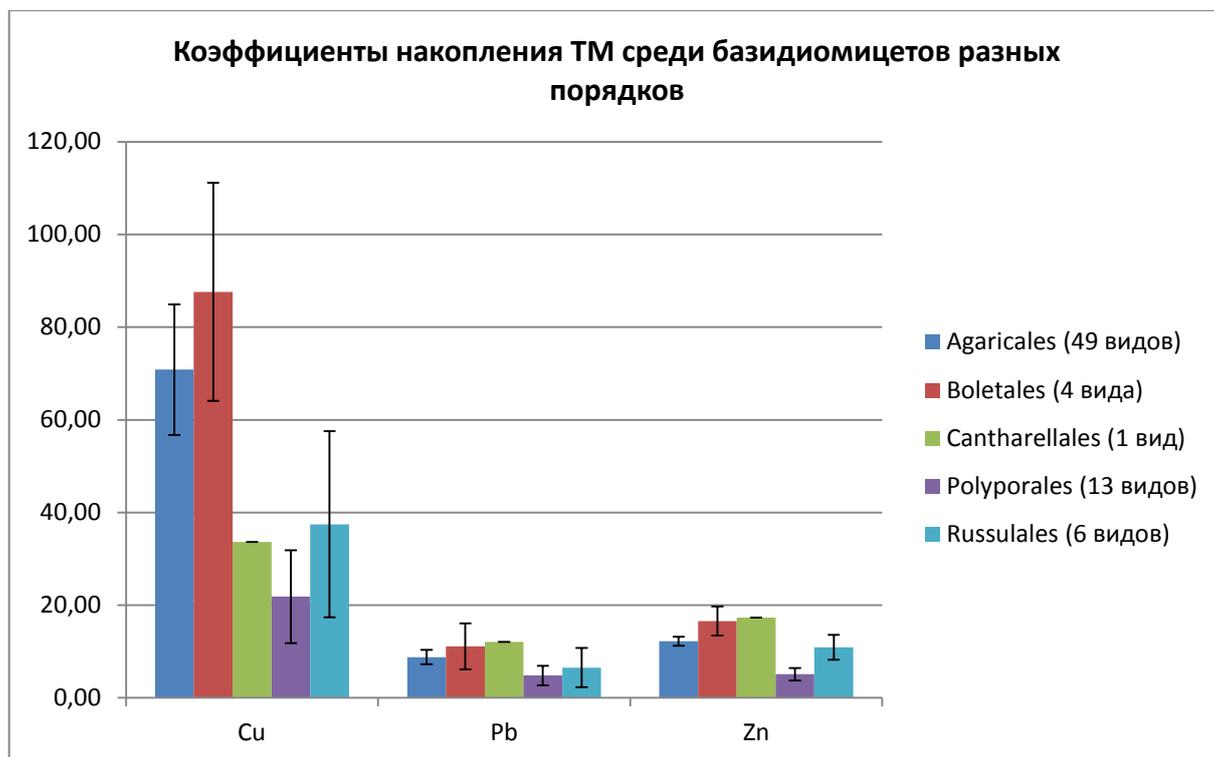


Рисунок 15 – Коэффициенты накопления ТМ среди базидиомицетов разных порядков.

Установлено, что представители порядка Boletales накапливали медь, свинец и цинк в больших концентрациях, чем представители других порядков. Единственный представитель порядка Cantharellales – *Hydnum repandum* L., обнаруженный на фоновой территории в лесном массиве пос. Порошино, также активно накапливал в плодовых телах цинк и свинец, однако сделать вывод о способности всего порядка по одному виду затруднительно. Отмечена склонность базидиомицетов порядка Agaricales (наиболее многочисленного порядка – 49 видов) к накоплению меди (среднее (70,8)). Меньший по числу видов порядок Polyporales менее активно накапливал все исследуемые элементы, в то же время представители этого порядка присутствовали во всех исследованных экотопах. Данный факт является важным для выявления видов – биоиндикаторов загрязнения среды ТМ. Как известно, для использования вида в качестве

биоиндикатора, не достаточно только его селективности к какому-либо загрязнителю, важна также и частота его встречаемости.

3.3 Особенности роста и извлечения ТМ мицелиальной культурой *Trametes versicolor*.

Одним из часто встречающихся и распространенных видов на территории городских экотопов был вид *Trametes versicolor* (L.). Аккумуляция ТМ в плодовых телах базидиомицетов сравнительно легко определить в связи с тем, что можно собирать существующие плодовые тела и выполнять их анализ по известным методикам; в тоже время абсолютно неизвестным является соотношение концентраций ТМ между базидиомами и мицелием, находящимся непосредственно в загрязненном субстрате. Изучению особенностей взаимодействия обитающих на древесине базидиомицетов с ТМ уделяется значительное внимание в связи с необходимостью развития новых биотехнологических процессов, таких как применение грибного мицелия для селективного удаления металлов из промышленных и бытовых сточных вод.

Использование биомассы грибов в качестве биосорбирующего материала представляется весьма перспективным, поскольку они легко культивируются и дают высокие урожаи на различных субстратах. Образованные ксилотрофными грибами в жидкой среде мицелиальные агрегаты (пеллеты) имеют высокое соотношение поверхность/объем, благодаря механическим свойствам имеют преимущество при сепарации, а химический состав их клеточных стенок, так же, как и у других грибов, имеет хороший потенциал для связывания ТМ (Baldrian, 2003). Поэтому вполне закономерно, что способность ксилотрофных видов грибов сорбировать ТМ из растворов в последнее время активно изучается. *Trametes versicolor*, вызывающий белую гниль древесины, ранее был протестирован на способность извлекать из растворов токсичные ионы кадмия (Gabriel et al., 1996,

Arica et al., 2001, Yalcinkaya et al., 2002) и никеля (Yetis et al., 1998, Dilek et al., 2002). Сообщалось также о способности *T. versicolor* адсорбировать из растворов хром, медь и свинец (Yetis et al., 1998).

Целью проводимого исследования по выращиванию мицелия *T. versicolor in vitro* являлось определение влияния различных концентраций ТМ на количество получаемой биомассы и структуру мицелия погруженной культуры в виде пеллет (Бисько и др., 1983).

В условиях погружённой качалочной культуры у *T. versicolor* наблюдали формирование иного морфотипа мицелия, чем при росте на плотных средах. Культура, в отличие от гомогенной волокнистой формы роста на суслоагаре, в жидкой среде того же состава образовывала обильно опушённые округлые или продолговатые структуры – пеллеты, представляющие собой скопления мицелиальной биомассы, в которой гифы гриба плотно соприкасаются друг с другом. Образование пеллет при глубинном культивировании в колбах на качалке и в ферментёрах особенно характерно для грибов с димитической и тримитической гифальными системами (Громозова, 2006, Широких и др., 2014), каким и является *T. versicolor* (Ильина, Ильин, 2013). Рост мицелия в жидкой среде в виде пеллет, благодаря их хорошим механическим свойствам, обеспечивает грибу преимущество при сепарации (Бисько и др., 1983).

Известно, что морфология пеллет может быть разнообразной и зависит от множества факторов среды и условий культивирования. Важное значение имеют способ перемешивания и режим аэрации, кислотность (рН) и состав питательной среды.

Изучение образования пеллет в зависимости от наличия в среде ионов меди, цинка и свинца, позволило выявить следующие закономерности. В контроле, без добавления в среду ТМ, в первые трое суток формировались крупные (размером до 5 мм) пушистые и рыхлые пеллеты с компактным центром. По мере дальнейшего роста культуры и истощения питательных веществ на поверхности пеллет образовывались тяжёлые поискового мицелия, который разрастался во все стороны в поисках свежего питательного субстрата (рисунок 16, А).

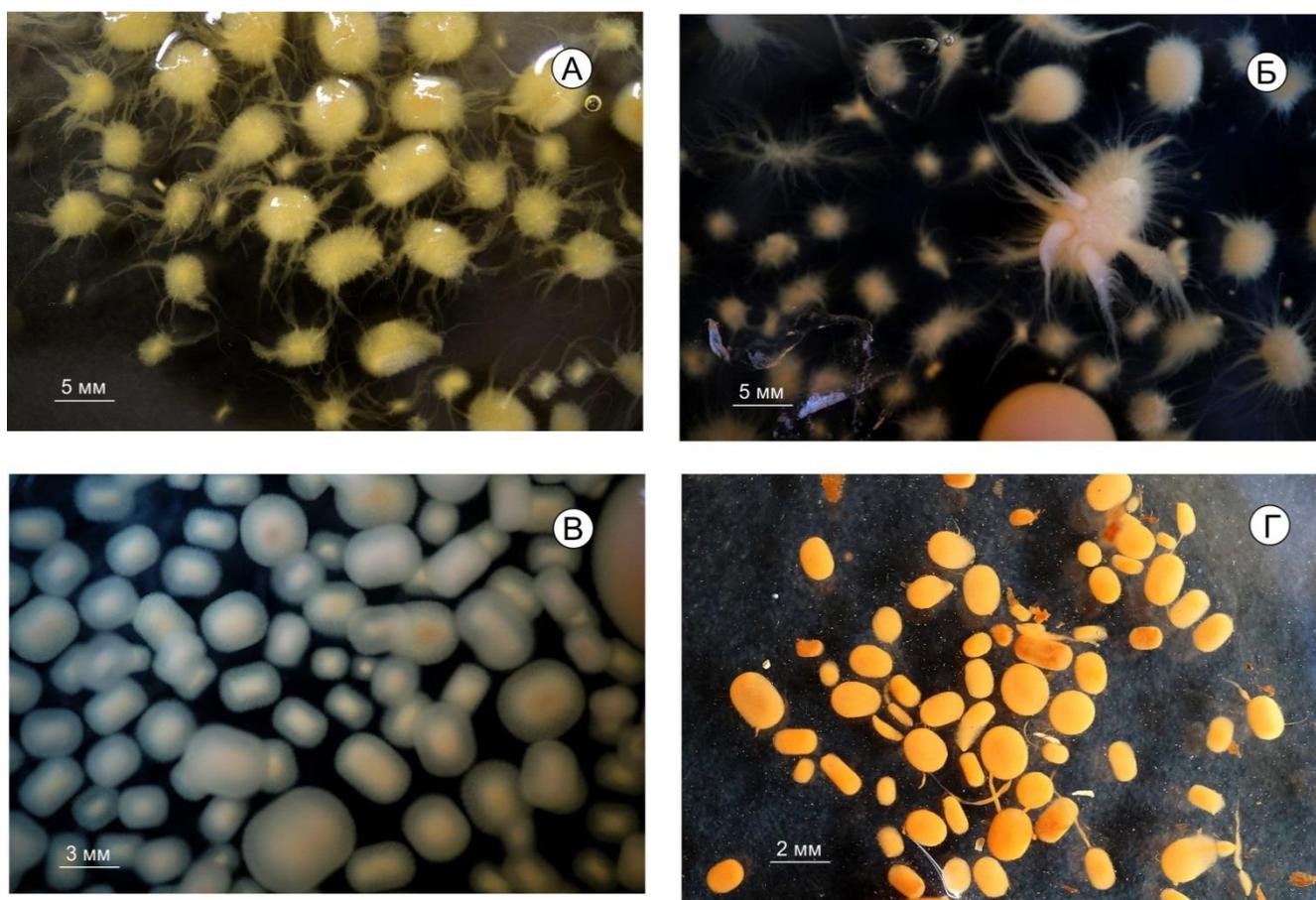


Рисунок 16 – Морфология мицелия *T. versicolor* в погружённой культуре в зависимости от наличия в среде ионов металлов: А – контроль, Б – Pb^{2+} , В – Cu^{2+} , Г – Zn^{2+} .

В присутствии свинца, цинка и меди морфология пеллет изменялась различным образом. При добавлении в среду Pb^{2+} образовывались пеллеты двух морфологических типов: сферические или яйцевидные, диаметр которых мог достигать 4–7 мм, и более крупные пеллеты сложного строения, состоящие из 5–8 субъединиц, заканчивающихся длинными периферическими отростками (рисунок 16, Б).

В присутствии Cu^{2+} и Zn^{2+} пеллеты становились гладкими с более плотной структурой и меньшими размерами (до 2–3 мм в вариантах с медью, до 1–2 мм в вариантах с цинком) и были достаточно однородны по своему объёму (рисунок 16 В и Г). В отдельных случаях пеллеты в среде с добавлением Zn^{2+} имели единичный периферический отросток. Морфологические изменения, вызванные ТМ, являются, по-видимому, общими для всех групп грибов. Так, сообщалось, что пеллеты в Cd-содержащей культуре *Daedalea quercina* также имели гладкую

поверхность (Gabriel et al., 1996). Авторы объясняют это увеличением плотности гиф из-за увеличения числа ответвлений в точке ветвления и уменьшения расстояния между точками ветвления мицелия при добавлении в среду ТМ.

Кроме процессов морфогенеза пеллет, в погруженной культуре *T. versicolor* под влиянием ТМ изменялись также темпы роста гриба. В качестве критерия роста *T. versicolor* был использован выход воздушно-сухой биомассы. Количество формируемой грибом биомассы зависело от природы добавленного в питательную среду металла и его концентрации. Наибольшее количество биомассы гриба было получено при добавлении в среду 20 мг/л Cu^{2+} , наименьшее – при введении в среду 70 мг/л Zn^{2+} (рисунок 17 А, Б, В). В значительной степени рост гриба угнетал свинец (рисунок 17 А). Достоверное снижение в накоплении биомассы отмечено при добавлении в среду 40 мг/л Pb^{2+} , а в присутствии 80 мг/л Pb^{2+} накопление биомассы снизилось по сравнению с контролем на 42%. Дальнейшее увеличение концентрации не усиливало ингибирующего действия ионов свинца на рост *T. versicolor*.

Более значительным оказалось влияние на накопление мицелиальной биомассы гриба ионов цинка (рисунок 17 В). В результате добавления в среду 70 мг/л Zn^{2+} выход сухой биомассы снизился по сравнению с контролем почти на 70%. Однако в меньших концентрациях (20-40 мг/л) цинк оказывал на рост биомассы, напротив, стимулирующее влияние. Изменение характера действия цинка со стимулирующего на ингибирующий рост *T. versicolor* произошло в интервале концентраций 40-50 мг/л Zn^{2+} .

Угнетение мицелиального роста гриба медью отмечали при добавлении в среду 40 мг/л Cu^{2+} . Биомасса *T. versicolor* при этом снизилось по сравнению с контролем на 28%. При добавлении в среду невысоких концентраций меди, как и в случае с цинком, наблюдали стимулирующее действие металла, но значительно более выраженное, чем действие цинка. Так, биомасса гриба в присутствии 20 мг/л Cu^{2+} возросла в 2,6 раза по сравнению с контролем (рисунок 17 Б). Цинк и медь в малых концентрациях жизненно необходимы для роста и развития гриба, но они являются токсичными, когда присутствуют в избытке.

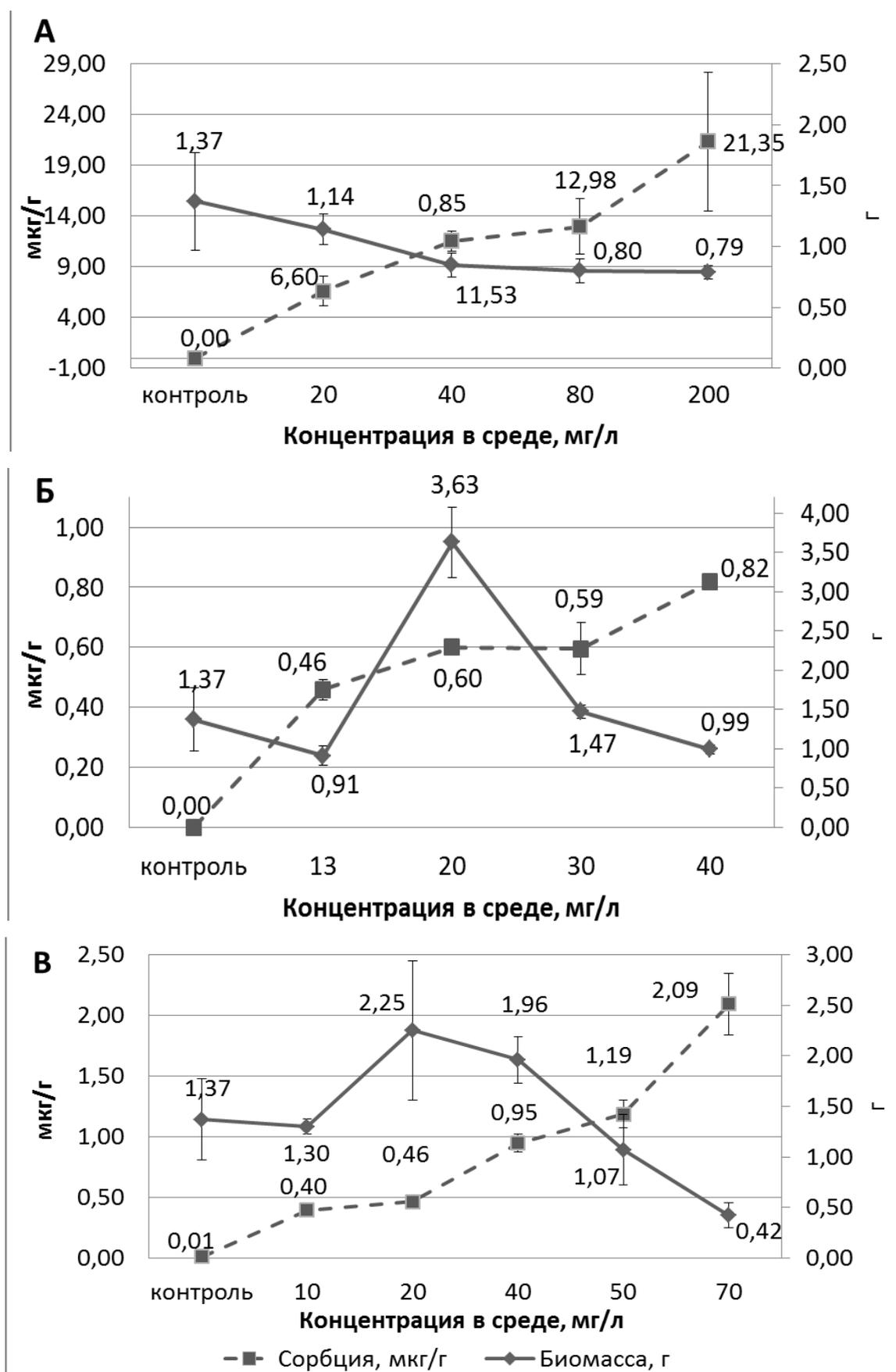


Рисунок 17 – Накопление биомассы и количество сорбированного металла грибом *T. versicolor* 2263 при выращивании в погруженной культуре с добавлением ионов Pb^{2+} –А, Cu^{2+} – Б и Zn^{2+} – В.

Механизмы активной защиты грибов от токсичных металлов расшифрованы лишь частично. Как правило, защита основывается на иммобилизации ТМ с использованием внеклеточных и внутриклеточных хелатных соединений. К числу типичных внеклеточных хелаторов относится щавелевая кислота. Производство щавелевой кислоты грибами обеспечивает их средством для иммобилизации растворимых ионов металлов в виде нерастворимых оксалатов, уменьшая, таким образом, биодоступность металлов (Sayer, Gadd, 1997). Есть сведения, что гриб *T. versicolor* продуцирует большое количество оксалатов (Shimada et al., 1997, Machuca et al. 2001). Как и другие грибы белой гнили *T. versicolor* формирует внеклеточные гифальные оболочки – слизистый матрикс, состоящий, в основном, из полисахаридов. В этом внеклеточном слизистом матриксе были найдены у различных видов, включая *T. versicolor*, игольчатые кристаллы оксалата кальция, при этом они были связаны с наиболее старыми, более зрелыми гифами (Green, Larsen, 1990, Dutton et al., 1993). Благодаря специфической структуре, внеклеточный полисахаридный матрикс и сам по себе может значительно способствовать иммобилизации ТМ.

Среди изученных металлов *T. versicolor* наиболее эффективно удалял из раствора Pb^{2+} , максимальная биосорбция для которого составила 21,3 мкг/г сухой биомассы. Количество сорбированного мицелием цинка (до 2 мкг/г сухого мицелия) на порядок уступало количеству сорбированного свинца. Количество меди, сорбированной грибным мицелием, было минимальным и не превышало 0,82 мкг/г сухой биомассы гриба. Таким образом, степень извлечения металлов из растворов была различной, в зависимости от природы металла, и снижалась в порядке $Pb^{2+} > Zn^{2+} > Cu^{2+}$, составив для свинца 42%, для цинка и меди 14 и 10% соответственно. Это согласуется с представлениями о высокой избирательности грибов в связывании различных металлов. Между количеством сорбированных грибом металлов и величиной накопления мицелиальной биомассы зависимости не установлено. Для всех исследованных в опыте ТМ сорбция грибным мицелием токсичных ионов увеличивалась параллельно увеличению исходной концентрации ионов металлов в жидкой среде.

Результаты эксперимента по извлечению ТМ из жидких сред сопоставили с ранее полученными данными о биосорбции ТМ грибом *T. versicolor in situ* (Широких, Широких, 2010). Сравнение показало, что в плодовых телах гриб аккумулирует значительно меньшее количество ТМ, чем в мицелиальной культуре, и его поглотительная способность по отношению к тем же металлам увеличивается совершенно в ином порядке, а именно: от свинца (3,41 мкг/г) к меди (23,5 мкг/г) и цинку (30,73 мкг/г). Таким образом, эксперименты *in vitro*, хотя и дают полезные сведения о поглотительной способности грибного мицелия, не могут быть непосредственно аппроксимированы на ситуацию в природе.

Сопоставление полученных результатов с ранее известными из литературы показало, что порядок снижения биосорбционной емкости в ряду металлов, и количество свинца, сорбированного мицелием *T. versicolor*, сопоставимы с приведенными в работе, посвященной тестированию грибов белой гнили на их сорбционную ёмкость (Yetis et al., 1998). Связывающая способность для свинца колебалась в диапазоне десятков миллиграммов на грамм сухого веса. В отношении извлечения из растворов цинка и меди исследованный штамм проявил гораздо меньшую эффективность, чем в работах других авторов. Это может быть связано с использованием в экспериментах различных методических подходов, что сильно затрудняет количественное сопоставление результатов. Кроме того, способность к связыванию ТМ зависит от возраста мицелия и состава культуральной среды, используемой для выращивания (Baldrian, 2003). В условиях единообразия методических подходов различия в устойчивости к ТМ могут присутствовать также в пределах штаммов одного вида (Yetis et al., 1998).

Таким образом, изучено влияние ТМ на рост гриба *T. versicolor* 2263 в погруженной качалочной культуре и проведено его тестирование на способность связывать ионы свинца, меди и цинка. Полученные результаты дают основание рассматривать штамм *T. Versicolor* 2263 в качестве перспективного кандидата на роль сорбента для селективного удаления ионов металлов (свинца в первую очередь) из загрязненных ими растворов. Склонность данного гриба к росту в погруженной культуре в форме пеллет обеспечивает ему дополнительные

преимущества при сепарации мицелия, как перспективному биотехнологическому агенту.

Ремедиация сточных вод с использованием отходов грибной биомассы от предприятий фармацевтической и пищевой промышленности может быть экономически выгодной, поскольку позволит осуществлять не только утилизацию этих отходов, но и обеспечит безотходность производства, создав на их основе высокотехнологичный продукт — биосорбент для извлечения ТМ из природных и сточных вод.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

За все время исследований базидиомицетов на территории г. Кирова и фоновой территории, проводимых в течение 3 сезонов (2015, 2016, 2017 гг.), было обработано 435 проб базидиомицетов (145 образцов в трехкратной повторности), относящихся к 3 эколого – трофическим группам (ксилотрофы, подстилочные сапротрофы, микоризообразователи) и 5 порядкам (Agaricales, Boletales, Cantharellales, Polyporales, Russulales). В результате было установлено, что способность к биоаккумуляции меди характеризовалась наибольшими значениями среди всех эколого – трофических групп. Более интенсивное, по сравнению со свинцом, накопление меди и цинка, очевидно, связано с тем, что эти микроэлементы входят в состав ряда ферментов и участвуют в клеточном метаболизме.

Анализ коэффициентов накопления ТМ базидиомицетами разных эколого – трофических групп и порядков демонстрирует тот факт, что наибольшими коэффициентами накопления характеризуются виды, обнаруженные на наиболее загрязненных экотопах (сквер комбината ИСКОЖ и площадь Лепсе – наибольшее содержание подвижных форм ТМ в почве и наибольшие коэффициенты накопления среди всех обследованных групп). Таким образом, одинаковые виды, обнаруженные в разных экотопах с различной степенью загрязненности, демонстрировали существенное расхождение коэффициентов накопления. Так, например для *Agaricus bisporus* коэффициенты варьировали: для меди от 55,1 до 1241,7, свинца от 0,3 до 9,7, цинка от 1,5 до 22,9. У вида, характеризующегося высокими коэффициентами накопления - *Paxillus involutus* колебания по меди составили от 16,7 до 511,4, по свинцу от 1,0 до 76,4, по цинку от 10,1 до 20,6 в зависимости от места сбора.

Фоновая территория лесного массива пос. Порошино характеризовалась более высокими коэффициентами накопления, чем в большинстве исследованных городских экотопов. Данный факт объясняется низким содержанием ТМ в почве

фоновой территории и в тоже время достаточно высокими концентрациями ТМ в плодовых телах, что и привело к росту коэффициентов.

Максимальные значения коэффициентов накопления отмечены в сквере комбината ИСКОЖ – экотопе, в котором обнаружена максимальная концентрация свинца в почве (11,0 мкг/г). Среди всех эколого – трофических групп, обнаруженных в этом экотопе, отмечана повышенная способность к аккумуляции меди, которая в десятки раз превышает средние значения по группе.

Данный факт можно рассматривать как способность базидиомицетов снижать влияние токсичного свинца путем активной сорбции менее токсичной меди. В качестве механизма этого эффекта возможно предположить занятие потенциальных участков связывания в виде свободных карбоксильных, гидроксильных, фосфатных и аминогрупп медью. Сорбция свинца на уже занятые участки становится невозможна, что ведет к снижению сорбции свинца, и, как следствие, его токсического действия. Данный факт необходимо учитывать, так как явление сорбции менее токсичного элемента из среды взамен более токсичному способно негативно сказаться на использовании базидиомицетов в качестве биоиндикаторов среды, в которой присутствуют в одинаковой степени несколько элементов – загрязнителей. Таким образом доказано, что аккумуляция ТМ базидиомицетами зависит не только от вида гриба и концентрации ТМ в субстрате, но и от концентрации наиболее токсичных элементов субстрата.

Культивирование *Trametes versicolor* в погруженной культуре с добавлением различных концентраций солей ТМ свидетельствует о несколько другой селективности гриба аккумулировать ТМ, в отличии от естественных условий. Так, *T. versicolor* наиболее эффективно удалял из раствора Pb^{2+} , максимальная биосорбция для которого составила 21,3 мкг/г сухой биомассы. Количество сорбированного мицелием цинка (до 2 мкг/г сухого мицелия) на порядок уступало количеству сорбированного свинца.

Количество меди, сорбированной грибным мицелием, было минимальным и не превышало 0,8 мкг/г сухой биомассы гриба. Таким образом, степень извлечения металлов из растворов была различной, в зависимости от природы

металла, и снижалась в порядке $Pb^{2+} > Zn^{2+} > Cu^{2+}$, составив для свинца 42%, для цинка и меди 14 и 10% соответственно. Это согласуется с представлениями о высокой избирательности грибов в связывании различных металлов. Между количеством сорбированных грибом металлов и величиной накопления мицелиальной биомассы зависимости не установлено. Для всех исследованных в опыте ТМ сорбция грибным мицелием токсичных ионов увеличивалась параллельно увеличению исходной концентрации ионов металлов в жидкой среде.

Виды *T. versicolor*, обнаруженные в естественных условиях сорбировали ТМ в несколько ином порядке: $Zn^{2+} > Pb^{2+} > Cu^{2+}$. Таким образом, эксперименты *in vitro*, хотя и дают полезные сведения о поглотительной способности грибного мицелия, не могут быть непосредственно аппроксимированы на ситуацию в природе.

ВЫВОДЫ

1. Установлено, что в условиях подзоны южной тайги европейского северо-востока, биота базидиальных макромицетов в парках и скверах индустриально развитого города по таксономическому разнообразию превосходит биоту фоновой территории. В городских экотопах выявлено 56 видов из 25 семейств, относящихся к 4 порядкам, тогда как в удаленном на 15 км от города природном лесном массиве обнаружено лишь 25 видов из 15 семейств, также относящихся к 4 порядкам.
2. Показано, что в эколого-трофической структуре базидиомицетов в городской среде доминируют ксилотрофы (59 %), тогда как в структуре базидиомицоты фоновой территории ксилотрофы, подстилочные сапротрофы и микоризообразователи представлены приблизительно в равных долях (37, 26 и 37% соответственно).
3. Выявлено отсутствие четко выраженной связи между аккумуляцией ТМ (меди, цинка и свинца) плодовыми телами большинства базидиальных макромицетов

(за исключением *Paxillus involutus*, *T. terreum*) и содержанием металла в субстрате. Проведенный корреляционный анализ между величиной накопления ТМ в плодовых телах, собранных в различных экотопах, и содержанием этих же металлов в субстрате, показал практически отсутствие связи ($r = 0,12-0,17$) между этими показателями.

4. На основе расчета коэффициентов накопления выявлены виды-аккумуляторы меди (Кн): *A. bisporus* – 1241,67, *P. involutus* – 511,43, *M. polioleuca* – 452,14, *T. terreum* – 148,33, цинка *T. fulvum* – 45,73, *Clitocybe phyllophila* – 43,41, *Gymnopus dryophilus* – 37,24, *T. fulvum* – 45,73, *H. mesophaeum* – 33,82, *T. album* – 33,76 и свинца *T. terreum* – 97,21, *T. sciodes* – 84,75, *P. involutus* – 76,36, *Armillaria ostoyae* – 74,58, *Pholiota aurivella* – 40,42. Виды-аккумуляторы, имеющие высокую частоту встречаемости ($\geq 50\%$) в условиях города: *T. terreum*, *P. involutus* и *A. bisporus* можно использовать в биоиндикации загрязнения урбоэкосистем ТМ.
5. Концентрация химических элементов в базидиомах зависела от природы самого химического элемента; медь (до 173,8 мкг/г) и цинк (до 293,3 мкг/г) накапливались в большем количестве, чем свинец (до 104,1 мкг/г), а также от биологических особенностей видов. Установлено, что максимальным суммарным содержанием металлов (424,3 мкг/г) в условиях города характеризуются базидиомы *T. terreum* – из группы микоризообразователей, а минимальным – *Trametes gibbosa* (29,5 мкг/г) из группы ксилотрофов.
6. Изучено влияние ТМ на рост гриба *T. versicolor* 2263 в погруженной качалочной культуре и проведено его тестирование на способность связывать ионы свинца, меди и цинка. Полученные результаты дают основание рассматривать штамм *T. versicolor* 2263 в качестве перспективного кандидата на роль сорбента для селективного удаления ионов металлов (свинца в первую очередь) из загрязненных ими растворов. Склонность данного гриба к росту в погруженной культуре в форме пеллет обеспечивает ему дополнительные преимущества при сепарации мицелия, как перспективному биотехнологическому агенту.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Алисов, Б.П. Климат СССР (Текст) / Б.П. Алисов. - М.: Изд-во «Высшая школа», 1969. - 104 с.
2. Ашихмина, Т.Я. Особенности урбоэкосистем подзоны южной тайги Европейского Северо-Востока(Текст) / под ред. Т. Я. Ашихминой, Л. И. Домрачевой. - Киров: Изд-во ВятГГУ, 2012. - 282 с.
3. Беккер, З.Э. Физиология грибов и их практическое использование (Текст) М.: Изд-во МГУ, 1963. - 267 с.
4. Бисько, Н.А. Высшие съедобные базидиомицеты в поверхностной и глубинной культуре / А.С. Бухало, С.П. Вассер (и др.). – Киев: Наукова думка, 1983. - 312с.
5. Бондарцева, М.А. Определитель грибов России. Порядок Афиллофоровые (Текст) СПб: Наука, 1998. Вып. 2. - 391 с.
6. Бондарцев, А.С. Руководство по сбору высших базидиальных грибов для научного их изучения(Текст) / А.С.Бондарцев, Р. Зингер // Тр. Бот. ин-та им. В.П. Комарова. Сер. II, 1950. № 6. С. 499-543.
7. Брин В. Б., Митциев А. К., Митциев К. Г. Способ коррекции нефротоксического действия кадмия в эксперименте //Вестник новых медицинских технологий, 2011. - Т. 18. - №. 2.
8. Бурова, Л.Г. Участие макромицетов в лесных биогеоценозах (Текст) Л.Г. Бурова // Микология и фитопатология. - 1973. - Т. 7, № 4. С. 276-279.
9. Бурова, Л.Г. Экология грибов макромицетов (Текст) / Л.Г. Бурова. - М.: Наука, 1986. - 224 с.
10. Вараксина, А.И. О содержании свинца в почвах города Кирова / А.И. Вараксина // Актуальные проблемы регионального экологического мониторинга: теория, методика, практика: Сб. материалов Всерос. науч. шк. (г. Киров, 13-15 ноября 2003 г.). - Киров, 2003. С. 155-160.
11. Васильева Л.Н. Агариковые шляпочные грибы Приморского края. Л.: Наука, 1973. - 330 с.

12. Васильева, Л.Н. Изучение макроскопических грибов макромицетов как компонентов растительных сообществ (Текст) /Л.Н. Васильева // Полевая геоботаника, 1959. - Т.1. - С. 387-398.
13. Виноградов А. П. Геохимия редких и рассеянных элементов в почвах. – АН СССР, 1957. - 240 с.
14. Водяницкий Ю. Н. Об опасных тяжёлых металлах/металлоидах в почвах //Бюллетень почвенного института им. В.В. Докучаева. - 2011. - №. 68. - С. 56-82.
15. Водяницкий Ю. Н. Тяжёлые металлы и металлоиды в почвах. - М.: ГНУ Почвенный ин-т им. ВВ Докучаева РАСХН, 2008. - 85 с.
16. Воробьева, Л.А. Теория и практика химического анализа почв (Текст) М.: Геос, 2006. - 400 с.
17. Гарибова, Л.В. Основы микологии (Текст) / Л.В. Гарибова, С. Н Лекомцева. - М.: Изд-во КМК, 2005. - 220 с.
18. География Кировской области. Атлас – книга (Текст) / под ред. и предисл. Е.А. Колеватых, А.М. Прокашева, Г.А. Русских. – Киров: Кир. обл. тип., 2015. - 80 с.: ил.
19. Гигиенические нормативы Предельно допустимые концентрации (ПДК) химических веществ в почве: ГН 2.1.7.2041-06 от 01.04.2006
20. Гигиенические нормативы Ориентировочно допустимые концентрации (ОДК) химических веществ в почве: ГН 2.1.7.2511-09 от 18.05.2009
21. Глазычев, В.Л. Социозкологическая интерпретация городской среды (Текст) М.: Наука, 1984. - 180 с.
22. Горленко, М.В. Грибы СССР (Текст) / М.В. Горленко, М.А. Бондарцева, Д.В. Гарибова и др. - М.: Мысль, 1980. - 303 с.
23. Горленко, Н.В. Грибы как источник пищевых белков (Текст)// Микология и фитопатология. 1983. Т. 17, вып. 3. С. 177 - 181.
24. Грановский, Э.И. Современные методы определения тяжёлых металлов и их применение для биологического мониторинга (Текст) / Э.И.Грановский, Б.А.Неменко //Алма-Ата: КазНИИНТИ. - 1990.

25. Григорьев, А.М. Влияние кадмия на развитие спор и фрагментов мицелия фитопатогенного гриба *Fusarium oxysporum*(Текст) / Современная микология в России. Первый съезд микологов России //Тезисы докладов. Издательство “Национальная академия микологии”, Москва. - 2002. - С. 51-52.
26. Громозова Е.Н. Форма мицелия в глубинных условиях культивирования как результат адаптационного выбора самоорганизующейся системы // Успехи медицинской микологии.- Т.7. – М.: Национальная академия микологии, 2006. - С. 9.
27. Гринвуд Н., Эрншо А. Химия элементов. Т. 2. М.: Бином, 2008. - 670 с.
28. Дабах, Е.В. Химическое загрязнение почв отходами производства предприятий цветной металлургии / Е.В. Дабах, А.П. Лемешко // Современные проблемы загрязнения почв: Сб. материалов II Междунар. конф. - М.: МГУ, 2007. - С. 34-37.
29. Дабахов, М.В. Экотоксикология и проблемы нормирования (Текст) / М.В.Дабахов, Е.В.Дабахова, В.И.Титова // Нижегородская гос. с.-х. академия. – Н. Новгород: Изд-во ВВАГС, 2005. - 165 с.
30. Двинских, С.А. Экология лесопарковой зоны города (Текст) / С.А. Двинских, Н.Г.Максимович, К.И.Малеев и др. - СПб.: Наука, 2011. - 154 с.
31. Денисова, Г. В. Влияние неорганических соединений селена на рост и развитие базидиальных макромицетов: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.24 / Денисова Галина Викторовна. - М., 1999. - 130 с.
32. Десятова О.А. Агарикоидные базидиомицеты Оренбургской области: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.24 / Десятова, Олеся Александровна. - М., 2008. - 160 с.
33. Джувеликян Х. А., Щеглов Д. И., Горбунова Н. С. Загрязнение почв тяжёлыми металлами. Способы контроля и нормирования загрязнённых почв // Воронеж: Воронежский гос. ун-тет, 2009. - 22 с.
34. Дрёмова Н. А. Ксилотрофные базидиомицеты (Basidiomycota) как показатель экологического состояния городской среды // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. - 2014. - №. 2. С.158-161.
35. Дудка И.А., Вассер С.П. Грибы. Киев: Наук.думка, 1987. - 536 с.
36. Дьяков Ю.Т. Фундаментальная фитопатология. М.: Красанд, 2012. - 512 с.

37. Зерова М.Я. Актуальность, неотложность охраны генофонда напочвенных грибов в лесных биогеоценозах Украины // Генет. ресурсы растений и животных УССР: изучение, использование, пополнение и сохранение: материалы сессии науч. совета по биол. пробл. АН УССР и Юж. отд. ВАСХНИЛ, Киев, 1985. Киев, 1987. С. 42-44.
38. Зырин Н. Г. Узловые вопросы учения о микроэлементах в почвоведении: Докл.... докт. биол. наук / Н.Г. Зырин // М.: Изд-во Моск. ун-та, 1968. - 38 с.
39. Зырин, Н.Г. Химия тяжёлых металлов, мышьяка и молибдена в почвах (Текст) / Н. Г. Зырин, Л.К. Садовников. МГУ, 1985. - 209 с.
40. Зырянова, У.П. Влияние экологических факторов на содержание тяжёлых металлов и Cs-137 в микобиоте лесных экосистем: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 / Зырянова Ульяна Петровна. - Ульяновск, 2007. - 26 с.
41. Иванов А. И. Биота макромицетов лесостепи правобережного Поволжья: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.24 / Иванов Александр Иванович. - М., 1992. - 26 с.
42. Иванов, А.И. О роли базидиальных макромицетов в трансформации ультрамикроэлементов в экосистемах. I. Биоабсорбция селена (Текст) / А.И.Иванов, А.Ф. Блинохватов // Микология и фитопатология. 2003. Т. 37, вып. 1. С. 70 - 75.
43. Иванов, А.И. Аккумуляция тяжёлых металлов и мышьяка базидиомами макромицетов различных эколого-трофических и таксономических групп (Текст) / А.И.Иванов, А.А.Костычев, А.В.Скобанев // Поволжский экологический журнал. - 2008. №3. - С. 190-199.
44. Иванов В.В. Экологическая геохимия элементов. Кн. 1–6. М.: Недра–Экология, 1994–1997.
45. Ильина Г.В., Ильин Д.Ю. Ксилотрофные базидиомицеты в чистой культуре. Пенза: РИО ПГСХА, 2013. - 222 с.
46. Илюхин Е.В. Агарикоидные грибы лесов Ульяновской области. Дисс. на соискание уч. степени канд. биол. наук. Санкт-Петербург, 2010. - 154 с.
47. Исупова, Е.М. Рельеф (Текст) / Е.М. Исупова // Энциклопедия земли Вятской / Отв. В. А. Ситников. - Киров: ГИПП «Вятка», 1997. - Т. 7 - Природа. - С. 112-141.

48. Камзолкина О.В., Дунаевский Я.Е. Биология грибной клетки [Текст] : [учебное пособие] / О. В. Камзолкина, Я. Е. Дунаевский ; Московский гос. ун-т им. М.В. Ломоносова. - Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2015. - 239 с.
49. Каратыгин И. В. Коэволюция грибов и растений. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. - 118 с.
50. Карпухин А. И., Сычев В. Г. Комплексные соединения органических веществ почв с ионами металлов. – Федеральное государственное бюджетное научное учреждение" Всероссийский научно-исследовательский институт агрохимии имени Д.Н. Прянишникова", 2005. - 186 с.: ил.
51. Кибби, Дж. Атлас грибов: Определитель видов(Текст) СПб.: Амфора, 2009. - 269 с.
52. Кириллов, Д.В. Макромицеты государственного природного заказника «Былина» (Кировская область)(Текст) / Д.В. Кириллов, Е.А. Лугинина // Вестник Удмуртского университета. - 2011. Вып. 3. - С.36-42.
53. Кириллов, Д.В. Конспект агарикоидных базидиомицетов Кировской области (Текст) / Д.В. Кириллов, Л.Г. Переведенцева, Т.Л. Егошина. Киров: - ВНИИОЗ, 2011. - 68 с.
54. Кириллов Д. В., Паламарчук М. А. Агарикоидные базидиомицеты города Сыктывкар и его окрестностей //Актуальные проблемы биологии и экологии. – 2011. - С. 28-30.
55. Кликашева А. Н. Реки // Энциклопедия земли Вятской / Отв. В. А. Ситников. — Киров: ГИПП «Вятка». - 1997. Т. 7. Природа. - С. 175-199.
56. Коваленко А. Е. Экологический обзор грибов из порядков Polyporales s. str., Boletales, Agaricales s. str., Russulales в горных лесах центральной части Северо-Западного Кавказа //Микология и фитопатология. - 1980. - Т. 14. - №. 4. - С. 300-314.
57. Копылов И. С. Закономерности формирования почвенных ландшафтов Приуралья, их геохимические особенности и аномалии //Современные проблемы науки и образования. - 2013. - №. 4. - С. 395-395.
58. Кориновская О.Н. Влияние соединений тяжёлых металлов на накопление биомассы некоторыми микромицетами (Текст) / О.Н.Кориновская, В.Н.Гришко /

- Современная микология в России. Материалы 3-го Съезда микологов России //Тезисы докладов. Издательство “Национальная академия микологии”, Москва. - 2012. - С.155.
59. Костычев А.А. Возможность использования базидиальных макромицетов в качестве биоиндикаторов загрязнения окружающей среды тяжёлыми металлами и мышьяком (Текст): Вестник ОГУ. - 2009. №1. - С.108-112.
60. Костычев А.А. Накопление свинца и мышьяка плодовыми телами дикорастущих грибов в условиях Пензенской области (Текст) / Современная микология в России. Материалы 3-го Съезда микологов России //Тезисы докладов. Издательство “Национальная академия микологии”, Москва. - 2012. - С. 187.
61. Ларионов М.В. Особенности накопления техногенных тяжёлых металлов в почвах городов Среднего и Нижнего Поволжья (Текст) //Вестник Томского государственного университета. - 2013. - №. 368.
62. Лебедева Л.А. Определитель шляпочных грибов (Текст) / Л.А. Лебедева. – М.; Л.: Сельхозгиз, 1949. - 547 с.
63. Лессо Т. Грибы: Определитель (Текст) - М.: ООО «Издательство АСТ», 2003. 304 с.
64. Малышева В.Ф. Высшие базидиомицеты лесных и луговых экосистем Жигулей / В.Ф. Малышева, Е.Ф. Малышева. Товарищество научных изданий КМК. М.: Санкт-Петербург, 2008. - 240 с.
65. Марфенина О. Е. Антропогенная экология почвенных грибов. – М.: Медицина для всех, 2005. - 196 с.
66. Матвеев Ю.М., Авдонькин А.А. Подходы к нормированию уровня воздействия (нагрузки) мышьяка на почвенный покров Российской Федерации // Современные проблемы загрязнения почв. II Межд. конф. - М., 2007. Т. 2. С. 118-122.
67. Минкина Т. М., Назаренко О. Г., Мотузова Г. В. Состав соединений тяжёлых металлов в почвах. Ростов-на-Дону: Южный федер. ун-т, 2009. - 208 с.
68. Мотузова Г. В., Безуглова О. С. Экологический мониторинг почв. – Академический проект, 2007. - 240с.
69. Мотузова Г. В. Формы соединений микроэлементов в субтропических почвах Западной Грузии //Автореф. канд. дис. М. – 1972. – Т. 9. – №. 2.

70. Мухин В. А. Дереворазрушающие грибы-современная экологическая парадигма //Биоразнообразиие и экология грибов и грибоподобных организмов северной Евразии.-Екатеринбург, 2015 - С. 170-173.
71. Мухутдинов, О.И. Трофическая структура агарикоидных базидиомицетов заповедника «Вишерский» Пермского края (Текст) / О.И.Мухутдинов, Л.Г.Переведенцева // Вестник ОГУ. - 2010. №6. - С.12-15.
72. Небольсин, А.Н. Известкование почв, загрязненных тяжёлыми металлами(Текст) / А.Н.Небольсин, З.П.Небольсина, Ю.В.Алексеев, Л.В. Яковлева // Агрехимия. - №3. - 2004. - С. 48-54.
73. Нездойминоого, Э.Л. Влияние экологических факторов на распределение грибов – макромицетов по растительным сообществам северо-восточного побережья Байкала (Текст) / Э.Л. Нездойминоого // Микология и фитопатология. - 1968. - Т. 2, № 4. - С. 284-290.
74. Ниемеля, Т. Трутовые грибы Финляндии и прилегающей территории России (Текст) - Хельсинки: Botanical Museum, Finnish museum of Natural History, 2001. 120 с.
75. Определитель растений Кировской области. Ч. 1 (Текст) / Киров.гос. пед. ин-т им. В.И. Ленина ; Киров. отд. всесоюзн. ботан. о-ва ; (сост.: Ф.А. Александров и др.). – Киров. 1975. - 256 с.
76. О состоянии окружающей среды Кировской области в 2016 году: Региональный доклад / Под общей редакцией А.В. Албеговой. Киров, 2017. - 207 с.
77. О состоянии окружающей среды Кировской области в 2015 году: Региональный доклад / Под общей редакцией А.Н. Чемоданова. Киров, 2016. - 209 с.
78. Определитель растений Кировской области. Ч. 2 (Текст) / Киров.гос. пед. ин-т им. В. И. Ленина; (сост. Ф. А. Александров и др.). – Киров. 1975. - 304 с.
79. Отмахов, В.И. Атомно-эмиссионная методика анализа грибов на содержание тяжёлых металлов и использование ее для целей экомониторинга (Текст) / В.И.Отмахов, Е.В.Петрова, Т.Н.Пушкарева, Г.П. Островерхова // Изв. Томского политех, унив. - 2004. Т. 307. - № 6. С. 44-46.

80. Парфенова Г.Г., Федоров Н.И. Динамика сезонного накопления металлов – ионов техногенного происхождения плодовыми телами симбиотрофных макромицетов // Экология и плодоношение макромицетов – симбиотрофов древесных растений: тез. докл. Петрозаводск: Институт леса КНЦ РАН, - 1992. С. 44–46.
81. Переведенцева, Л.Г. Микология: грибы и грибоподобные организмы (Текст): Учебник / Л.Г. Переведенцева. — 2-е изд., испр. и доп. - СПб.: Издательство «Лань», 2012. - 272 с.
82. Перельман А. И. Геохимия: Учеб, пособие для геологов, спец, ун-тов.- М.: Высш. школа, 1979. - 423 с., ил.
83. Пинский Д. Л. Закономерности и механизмы катионного обмена в почвах: Автореф. дис... д-ра биол. наук. М.: МГУ, 1992. 34с. - 1992.
84. Поддубный, А.В. Оценка качества среды по содержанию тяжёлых металлов в опенке осеннем *Armillaria mellea* (Текст) / А.В. Поддубный, Н.К. Христофорова // Микология и фитопатология. 1999. Т. 33, вып. 4. С. 271 - 275.
85. Поединок Н. Л., Михайлова О. Б., Негрейко А. М. Перспективы использования искусственного света в биотехнологиях культивирования лекарственных макромицетов // Успехи медицинской микологии. - 2014. - Т. 12. - С. 257-258.
86. Руоколайнен А. В. Афиллофороидные грибы зелёных насаждений г. Петрозаводска и его окрестностей (Текст): дис. ... канд. биол. наук : 03.00.24 / Руоколайнен Анна Владимировна. - Петрозаводск, 2006. - 230 с.
87. Рязанов, А.П. Воздействие тяжёлых металлов и мышьяка на базидиальные макромицеты: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.24 / Рязанов, Алексей Петрович. - М., 2003. - 109 с.
88. Рэуце К., Кырстя С. Борьба с загрязнением почвы // М.: Агропромиздат. - 1986. - Т. 220. - С. 58.
89. Савельев Л. А., Кикеева А. В. Агарикоидные базидиомицеты зелёных насаждений города Петрозаводска (республика Карелия) // Лесотехнический журнал. - 2018. - Т. 8. - №. 1 (29)
90. СанПиН Н. 2.1. 4.1074-01 Питьевая вода // Гигиенические требования к качеству воды централизованных систем питьевого водоснабжения. Контроль качества.

91. Садовникова Л. К. Тяжёлые металлы Почвенно-экологический мониторинг и охрана почв: Учебное пособие/ Под ред. Д.С. Орлова, В.Д. Васильевской //М.: Изд-во МГУ. - 1994. - С. 105-126.
92. Сашенкова С.А. Биоабсорбция микроэлементов гастероидными макромицетами в природных экосистемах (Текст) / С.А.Сашенкова, А.И.Иванов, Г.В.Ильина, А.Ф.Блинохватов // Современная микология в России. Тезисы докладов. Издательство Национальной академии микологии. - 2002. С.79
93. Серегин И. В., Эрлих Н. Т., Кожевникова А. Д. Способность к накоплению никеля и цинка и устойчивость к ним исключателя *Thlaspi arvense* и гипераккумулятора *Nocca caerulea* // Физиология растений. - 2014. - Т. 61. - №. 2. - С. 224-224.
94. Смит, С.Э. Микоризный симбиоз (Текст) / С.Э.Смит, Д.ДжРид. - М.: Товарищество научных изданий КМК. 2012. 379 с.
95. Состояние и охрана окружающей среды г. Перми: Справочно-информационные материалы. Пермь: Изд-во Управления по экологии и природопользованию администрации г. Перми, 2002-2013.
96. Стороженко В.Г. Устойчивые лесные сообщества (Текст) /В.Г. Стороженко. - М: Гриф и К, 2007. - 190 с.
97. Стороженко В.Г. Микоценоз и микоценология (Текст) /В.Г. Стороженко. - М.: Гриф и К, 2013. - 191 с.
98. Стороженко В. Г., Руоколайнен А. В. Грибные сообщества лесных экосистем / Под ред. В. Г. Стороженко, А. В. Руоколайнен. Том 4. М.: Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2014. - 145 с.
99. Сурков, В.А. Экологические группы грибов (Текст) / В.А.Сурков, М.Е. Павлова. - М.: 1998, 27с. - 1998.
100. Сысуев, В.А. и др. Изучение и сохранение макроскопических грибов лесных экосистем европейского Северо-Востока (Текст) / В.А. Сысуев и др. // Вестник Российской академии сельскохозяйственных наук. - 2007. - №. 1. - С. 24-28.
101. Тазетдинова, Д.И. Влияние тяжёлых металлов на конидиогенез почвенных микромицетов Современная микология в России (Текст)/ Д.И. Тазетдинова,

- Г.Ф.Абдуллина, Ф.К.Алимова //Тезисы докладов. Издательство “Национальная академия микологии”, Москва. - 2012. - С. 174.
102. Терехова, В.А. Микромицеты в экологической оценке водных и наземных экосистем (Текст) / В.А.Терехова. Ин-т проблем экологии и эволюции им. А.Н. Се-верцова РАН, Ин-т экологического почвоведения МГУ. - М.: Наука, 2007. - 215 с.
103. Томилин, Б.А. Экология симбиотрофных макромицетов в условиях антропогенного стресса (Текст) / Б.А. Томилин // Экология и плодоношение макромицетов – симбиотрофов древесных растений: тез.докл. Всесоюз. совещ. - Петрозаводск: КНЦ РАН, 1992. - С. 3–6.
104. Фокин, А.Д. Краткий очерк растительности Вятского края (Текст) / А.Д. Фокин // Вятский край. Вятка. - 1929. - С. 96-105.
105. Фокин, А.Д. Обзор ботанических исследований в Кировской области за 1917-1937 гг. (Текст) / А.Д. Фокин // Тр. Киров, обл. НИИ краеведения. Киров, 1939. Вып. 15. - 39 с.
106. Френкель, М.О. Климат (Текст) / М.О. Френкель // Энциклопедия земли Вятской: Природа. Киров: 1996. - Т. 76. - 142-165 с.
107. Харли Е.В. Биология микоризы // Микориза растений. М.:Изд-во с.-х. лит., журн. и плакатов. 1963. С. 8 - 124.
108. Химич Ю. Р. Афиллофороидные грибы на древесных интродуцентах зеленых насаждений города Апатиты // Вестник Мурманского государственного технического университета. - 2013. - Т. 16. - №. 3.
109. Хуксворт, Д.Л. Общее количество грибов, их значение в функционировании экосистем, сохранение и значение для человека (Текст) / Д.Л. Хуксворт // Микология и фитопатология. - 1992. - Т. 26. - №. 2. - С. 152-166.
110. Цветнова, О.Б. Накопление радионуклидов и тяжёлых металлов грибным комплексом лесных экосистем (Текст) / О.Б. Цветнова, Н.Е. Шатрова, А.И. Щеглов // Сб. науч. трудов ИЯИ. Киев. 2001. №3(5). - С. 171-176.
111. Частухин В.Я., Николаевская М.А. Биологический распад и ресинтез органических веществ в природе. Л.: Наука. 1969. - 325 с.

112. Чураков, Б.П. Микоиндикация загрязнения лесных экосистем тяжёлыми металлами (Текст) / Б.П.Чураков, Е.С.Лисов, Н.А.Евсеева, Л.Л.Божок // Микология и фитопатология, - 2000. Т. 34, вып. 2. - С. 57 - 61.
113. Чураков, Б.П. Тяжёлые металлы в представителях различных эволюционных групп грибов (Текст) / Б.П.Чураков, У.П.Зырянова,С.В. Пантелеев, Н.В.Морозова // Микология и фитопатология. - 2004. Т. 38, вып. 2. С. 68 - 77.
114. Шабалина, Ю.С. Оценка состояния почв г. Кирова по содержанию тяжёлых металлов и интегральной токсичности / Ю.С. Шабалина, А.С. Олькова, Г.И. Березин // Закономерности функционирования природных и антропогенно трансформированных экосистем: материалы Всероссийской научной конференции. - Киров: Изд-во ООО «ВЕСИ». - 2014. - С. 125 - 129.
115. Шилкова, Т.А., Агарикоидные базидиомицеты города Перми: таксономическое разнообразие и экология: автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.02.08 / Шилкова Татьяна Аркадьевна. - Пермь, 2015. - 207 с.
116. Широких, А.А. *Polyporus squamosus* как биоиндикатор загрязнения среды тяжёлыми металлами (Текст) / А.А.Широких, Л.В.Пушкарёва, И.Г.Широких // Современная микология в России. Материалы 3-го Съезда микологов России. Тезисы докладов. Издательство “Национальная академия микологии”, Москва. - 2012. - С. 196.
117. Широких, А.А. Влияние тяжёлых металлов на рост гриба *Trametes versicolor* в мицелиальной культуре (Текст) / А.А.Широких, Л.В.Пушкарёва, И.Г.Широких // Современная микология в России. Материалы 3-го Съезда микологов России. Тезисы докладов. Издательство “Национальная академия микологии”, Москва. – 2012. - С. 197.
118. Широких, А.А. Накопление тяжёлых металлов ксилотрофными базидиальными грибами в городских экосистемах (Текст)/ А.А.Широких, И.Г.Широких // Микология и фитопатология. - 2010. Т. 44. Вып.4. - С. 359 – 366.
119. Широких А.А., Зарипова Г.Ф., Устюжанин И.А., Злобин А.А., Широких И.Г. влияние компонентов питательной среды и условий культивирования на рост

- Trametes versicolor* в мицелиальной культуре // Теоретическая и прикладная экология. - 2014. - № 3. С. 86–93.
120. Щеглов, А.И. Грибы – биоиндикаторы техногенного загрязнения(Текст) / А.И.Щеглов, О.Б.Цветнова //Природа. 2002. № 11. С. 7 – 16.
121. Юферев Г. И., Скопин А.Е. Афиллофоровые грибы (*Aphyllphorales*) Кировской области (Текст) / Г.И. Юферев, А.Е.Скопин // Вопросы общей ботаники: традиции и перспективы. Материалы международной научной конференции, посвященной 200-летию Казанской ботанической школы (23-27 января 2006 г.). - Казань, 2006. С. 226-227.
122. Янников И. М., Габричидзе Т. Г., Зубко Т. Л. Изучение влияния мышьяксодержащих соединений и возможность организации прогнозирования чрезвычайных ситуаций на химически опасном объекте //Интеллектуальные системы в производстве. - 2007. - №. 1. - С. 113-118.
123. Adl S. M. et al. The revised classification of eukaryotes //Journal of Eukaryotic Microbiology. - 2012. - Т. 59. - №. 5. P. 429-514.
124. Adriano D. C. Trace elements in terrestrial environments: Biogeochemistry, bioaccessibility and the risk of metals. 2nd //New York Springs. - 2001.
125. Adriaensen, K. et al. Copper-adapted *Suillus luteus*, a symbiotic solution for pines colonizing Cu mine spoils //Applied and environmental microbiology. - 2005. - Т. 71. - №. 11. P. 7279-7284.
126. Agrios G. N. Plant Pathology. 5th eds // Department of Plant Pathology. University of Florida. United States of America. - 2005. - 922 p.
127. Andersen M. K. et al. The effects of tree species and site on the solubility of Cd, Cu, Ni, Pb and Zn in soils //Water, air, and soil pollution. - 2004. - Т. 154. - №. 1-4. - P. 357-370.
128. Aime, M.C. et al. An overview of the higher level classification of *Pucciniomycotina* based on combined analyses of nuclear large and small subunit rDNA sequences //Mycologia. - 2006. - Т. 98. - №. 6. - P. 896-905.

129. Alonso, J., Salgado M.J., García M.A., Melgar M.J. Accumulation of mercury in edible macrofungi: influence of some factors // Archives of Environmental Contamination and Toxicology. - 2000. Vol. 38 № 2. - P. 158-162.
130. Anawar H.M., Akai J., Mostofa K.M.G., Safiullah S., Tareq S.M. Arsenic poisoning in groundwater: health risk and geochemical sources in Bangladesh // Environ. Intern. 2002. V. 27. - P. 597-604.
131. Arica M.Y., Kacar Y., Genc Ö. Entrapment of white-rot fungus *Trametes versicolor* in Ca-alginate beads: preparation and biosorption kinetic analysis for cadmium removal from aqueous solutions // Biores Technol. - 2001. V. 80. - P. 121-129.
132. Baker A. J. M. Accumulators and excluders-strategies in the response of plants to heavy metals // Journal of plant nutrition. - 1981. - T. 3. - №. 1-4. - P. 643-654.
133. Baldrian P. Interactions of heavy metals with white-rot fungi // Enzyme and Microbial Technology. 2003. V. 32. P. 78-91.
134. Baranowska-Morek A. Roślinne mechanizmy tolerancji na toksyczne działanie metali ciężkich // Kosmos. - 2003. - T. 2. - №. 52. - P. 283-298.
135. Barcan, V.Sh., Kovnatsky E.F., Smetannikova M.S. Absorption of Heavy Metals in Wild Berries and Edible Mushrooms in an Area Affected by Smelter Emissions // Water, Air, and Soil Pollution. 1998. Vol. 103, №1 - 4. P. 73-195.
136. Bellion, M., Courbot M., Jacob C., Blaudez D., Chalot M. Extracellular and cellular mechanisms sustaining metal tolerance in ectomycorrhizal fungi // FEMS Microbiology Letters. – 2006. - Vol. 254. - P. 173-181.
137. Berti W. R., Jacobs L. W. Chemistry and phytotoxicity of soil trace elements from repeated sewage sludge applications // Journal of Environmental Quality. - 1996. - T. 25. - №. 5. - P. 1025-1032.
138. Blaudez, D. et al. Differential responses of ectomycorrhizal fungi to heavy metals in vitro // Mycological Research. - 2000. - T. 104. - №. 11. - P. 1366-1371.
139. Borovička, J., Řanda Z., Jelínek E. Gold content of ectomycorrhizal and saprobic macrofungi – an update // J. Physics: Conference Series. 2006. Vol. 41. P. 169 - 173.
140. Brookes P. C., McGrath S. P. Effect of metal toxicity on the size of the soil microbial biomass // European journal of soil science. - 1984. - T. 35. - №. 2. - C. 341-346.

141. Brookes P. C. The use of microbial parameters in monitoring soil pollution by heavy metals //Biology and Fertility of soils. - 1995. - T. 19. - №. 4. - P. 269-279.
142. Brown G.E., Foster A.L., Ostergren J.D. Mineral surface and bioavailability of heavy metals: A molecular-scale perspective // Proc.Natl. Acad. Sci. USA. - 1999. V. 96. - P. 3388-3395.
143. Callahan D. L. et al. Relationships of nicotianamine and other amino acids with nickel, zinc and iron in *Thlaspi* hyperaccumulators //New Phytologist. - 2007. - T. 176. - №. 4. - P. 836-848.
144. Chander K., Brookes P. C. Residual effects of zinc, copper and nickel in sewage sludge on microbial biomass in a sandy loam //Soil Biology and Biochemistry. – 1993. – T. 25. – №. 9. – P. 1231-1239.
145. Cortecuisse, R., Duhem B. Mushrooms and Toadstools of Britain and Europe. Harper Collins: London, United Kingdom. - 1995. - 480 p.
146. Courbot, M. et al. Cadmium-responsive thiols in the ectomycorrhizal fungus *Paxillus involutus* //Applied and Environmental Microbiology. - 2004. - V. 70. - №. 12. – P. 7413-7417.
147. de Miguel E. et al. Origin and patterns of distribution of trace elements in street dust: unleaded petrol and urban lead //Atmospheric Environment. – 1997. – T. 31. – №. 17. – C. 2733-2740.
148. Demirbaş, A. Heavy metal bioaccumulation by mushrooms from artificially fortified soils // Food Chemistry. - 2001. - Vol. 74, № 3. - P. 293-301.
149. Denny, H.J., Wilkins D.A. Zinc tolerance in *Betula* spp. III. Variation in response to zinc among ectomycorrhizal associates //New Phytologist. - 1987. - P. 535-544.
150. Dilek F.B., Erbay A., Yetis U. Ni(II) biosorption by *Polyporus versicolor*. //Process Biochem. - 2002. - V. 37. - P.723–726.
151. Drew H. M. Metal-based lubricant compositions. - Noyes Publications, 1975. - №. 48.
152. Duruibe J. O. et al. Heavy metal pollution and human biotoxic effects //International Journal of Physical Sciences. - 2007. - V. 2. - №. 5. - P. 112-118.

153. Dutton M.V., Evans C.S., Atkey P.T., Wood D.A. Oxalate production of basidiomycetes including the white-rot species *Coriolus versicolor* and *Phanerochaete chrysosporium*// Appl Microbiol Biotechnol. - 1993. - V. 39. - P. 5-10.
154. Ferner D. J. Toxicity, heavy metals //Med. J. - 2001. - T. 2. - №. 5. - P. 1.
155. Fosmire G. J. Zinc toxicity //The American journal of clinical nutrition. - 1990. - T. 51. - №. 2. - P. 225-227.
156. Friedlander S. K. Chemical element balances and identification of air pollution sources //Environ. Sci. Technol.:(United States). - 1973. - V. 7. - №. 3.
157. Fries, E.M. Observationes mycologicae. – sumptibus G. Bonnierii, 1818.
158. Gabriel J., Vosáhlo J., Baldrian P. Biosorption of cadmium to mycelial pellets of wood-rotting fungi//Biotechnol Tech. - 1996. - № 10. - P. 345-348.
159. Gramss, G. Mycelial establishment and fruiting of soil-inhabiting mushroom in natural, steamed and plant-occupied soil samples // Proceedings of the Eleventh International Scientific Congress on the Cultivation of Edible Fungi, Australia, 1981/edited by NG Nair, AD Clift. – Sydney:(sn), 1981.
160. Gray C. W., McLaren R. G. Soil factors affecting heavy metal solubility in some New Zealand soils //Water, Air, & Soil Pollution. - 2006. - V. 175. -№. 1. - P. 3-14.
161. Green F., Larsen M., Highley T. Ultrastructural morphology of the hyphal sheath of wood-rotting fungi modified by preparation for SEM// Biodeterior Res. - 1990. - V.3. P. 311-325.
162. Gulson, B.L. et al. Use of lead isotopes in soils to identify the source of lead contamination near Adelaide, South Australia //Environmental Science & Technology. - 1981. - T. 15. - №. 6. - P. 691-696.
163. Hansen, L., Knudsen H. Nordic Macromycetes. Vol. 2. *Polyporales, Boletales, Agaricales, Russulales*. Nordsvamp: Copenhagen, Denmark, 1992. 474 p.
164. Hibbett D. S. et al. A higher-level phylogenetic classification of the Fungi //Mycological research. - 2007. - V. 111. - №. 5. - P. 509-547.
165. Hibbett, D. S. A phylogenetic overview of the Agaricomycotina //Mycologia. - 2006. - T. 98. - №. 6. - P. 917-925.

166. Holum J. R. Elements of general and biological chemistry. 6th Edition, John Wiley and Sons, N.Y. pp. 324, 326, 353, 469. - 1972.
167. Howe, R., Evans R.L., Ketteridge S.W. Copper-binding proteins in ectomycorrhizal fungi //New Phytologist. - 1997. - V. 135. - №. 1. - P. 123-131.
168. Ingrao, G., Belloni P., Santaroni G.P. Mushrooms as biological monitors of trace elements in the environment // J. Radioanalytical and Nuclear Chemistry. 1992. Vol. 161, № 1. - P. 113-120.
169. Jacob, C. et al. Molecular cloning, characterization and regulation by cadmium of a superoxide dismutase from the ectomycorrhizal fungus *Paxillus involutus* //European Journal of Biochemistry. - 2001. - V. 268. - №. 11. - P. 3223-3232.
170. Jacob, C. et al. Transcriptomic responses to cadmium in the ectomycorrhizal fungus *Paxillus involutus* //FEBS letters. - 2004. - V. 576. - №. 3. - P. 423-427.
171. Kalač, P., Svoboda L., Havlíčková B. Content of detrimental metals mercury, cadmium and lead in wild growing edible mushrooms: a review // Energy Education Science and Technology. - 2004. - Vol. 13, № 1. - P. 31 – 38.
172. Kantor D. Guillain-Barre Syndrome //The Medical Encyclopedia, National Library of Medicine and National Institute of Health (www.nlm.nih.gov/medlineplus/). – 2006.
173. Khan A. G. et al. Role of plants, mycorrhizae and phytochelators in heavy metal contaminated land remediation //Chemosphere. - 2000. - V. 41. - №. 1. - P. 197-207.
174. Kirkham M. B. Cadmium in plants on polluted soils: effects of soil factors, hyperaccumulation, and amendments //Geoderma. - 2006. - V. 137. - №. 1. - P. 19-32.
175. Knudsen, H., Vesterholt J. Funga nordica. Agaricoid, boletoid and cyphelloid genera. Nordsvamp: Copenhagen, Denmark, 2008. 967 p.
176. Kot A., Namiesńik J. The role of speciation in analytical chemistry //TrAC Trends in Analytical Chemistry. - 2000. - T. 19. - №. 2. - P. 69-79.
177. Krämer U. Metal hyperaccumulation in plants //Annual review of plant biology. - 2010. - V. 61. - P. 517-534.
178. Krishnamurti G. S. R., Naidu R. Solid– solution speciation and phytoavailability of copper and zinc in soils //Environmental science & technology. - 2002. - V. 36. - №. 12. - P. 2645-2651.

179. Lodenius, M., Herranen M. Influence of chlor-alkali plant on the mercury contents of fungi //Chemosphere. - 1981. - Vol. 10. № 3. - P. 313-318.
180. Macnair M. R. et al. Zinc tolerance and hyperaccumulation are genetically independent characters //Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences. – 1999. - V. 266. - №. 1434. - P. 2175-2179.
181. Machado P. L. O. A., Pavan M. A. Zinc adsorption by some soils in Parana state, Brazil //Revista Brasileira de Ciencia do Solo (Brazil). – 1987.
182. Machuca A., Napoleao D., Milagres A.M.F. Detection of metalchelating compounds from wood-rotting fungi *Trametes versicolor* and *Wolfiporia cocos* // World J Microbiol Biotechnol. - 2001. V. 17. - P. 687–690.
183. Mandal B.K., Suzuki K.T. Arsenic round the world: A review //Talanta. - 2002. V. 58. - P. 210–235.
184. McArthur J.M., Ravenscroft P., Safiulla S., Thirlwall M.F. Arsenic in groundwater: testing pollution mechanisms for sedimentary aquifer in Bangladesh // Water Resour. 2001. V. 37. - P. 109–117.
185. McCluggage D. Heavy Metal Poisoning, NCS Magazine. The Bird Hospital, CO, USA. – 1991.
186. Meers E. et al. Zn in the soil solution of unpolluted and polluted soils as affected by soil characteristics //Geoderma. - 2006. - V. 136. - №. 1. - P. 107-119.
187. Meharg A. A. Mechanisms of plant resistance to metal and metalloid ions and potential biotechnological applications //Root Physiology: from Gene to Function. – Springer Netherlands, 2005. - P. 163-174.
188. Michalak A. Phenolic compounds and their antioxidant activity in plants growing under heavy metal stress //Polish Journal of Environmental Studies. - 2006. - V. 15. - №. 4.
189. Moser, M. Keys to *Agarics* and *Boleti* (*Polyporales*, *Boletales*, *Agaricales*, *Russulales*). Roger Phillips: London, England, 1983. - 535 p.
190. Munoz-Melendez G., Korre A., Parry S. J. Influence of soil pH on the fractionation of Cr, Cu and Zn in solid phases from a landfill site //Environmental Pollution. - 2000. – V. 110. - №. 3. - P. 497-504.

191. Nannipieri P. et al. Ecological significance of the biological activity in soil //Soil biochemistry. Volume 6. - 1990. - P. 293-355.
192. Nickson R.T., McArthur J.M., Ravenscroft P., Burgess W.C., Ahmed K.M. Mechanism of arsenic release to groundwater Bangladesh and West Bengal // Appl. Geochem. 2000. V. 15. P. 403–413.
193. Nielsen J. D. Specific zinc adsorption as related to the composition and properties of clay and silt in some Danish soils //Acta Agriculturae Scandinavica. - 1990. - V. 40. - №. 1. - P. 3-9.
194. Nolan K. R. et al. Copper toxicity syndrome //Journal of Orthomolecular Psychiatry. – 1983. - V. 12. - №. 4. - P. 270-282.
195. Norvell WA, Wu J, Hopkins DG, Welch RM (2000) Association of cadmium in durum wheat grain with soil chloride and chelate-extractable soil cadmium. Soil Sci Soc Am J 64:2162-2168.
196. Nriagu J. O. The rise and fall of leaded gasoline //Science of the total environment. – 1990. - V. 92. - P. 13-28.
197. Nunez M., Ryvarden L. East Asian Polypores. Vol. 1: Ganodermataceae and Hymenochaetaceae. Oslo: Fungiflora, 2000. - 168 p.
198. Ogwuegbu M. O., Ijioma M. A. Effects of certain heavy metals on the population due to mineral exploitation //International conference on scientific and environmental issues, University of Ado Ekiti, Ekiti State. - 2003. - P. 8-10.
199. Ogwuegbu M. O. C., Muhanga W. Investigation of lead concentration in the blood of people in the Copperbelt Province of Zambia //J Environ. - 2005. - V. 1. - P. 66-75.
200. Ott, T. et al. Characterisation of antioxidative systems in the ectomycorrhiza-building basidiomycete *Paxillus involutus* (Bartsch) Fr. and its reaction to cadmium //FEMS microbiology ecology. - 2002. - V. 42. - №. 3. - P. 359-366.
201. Pedersen H.D., Postma D., Jakobsen R. Release of arsenic associated with the reduction and transformation of iron oxides // Geochim. Cosmochim. Acta. - 2006. - V. 70. - P. 4116-4129.

202. Reeves R. D., Baker A. J. M. Metal accumulating plants //Phytoremediation of toxic metals using plants to clean up the environment. Raskin I, Ensley BD (eds.) John Wiley & Sons Inc, New York. - 2000.
203. Reiter, E.R., Henmi T., Katen P. C. Modeling atmospheric transport //Lead in the Environment. - 1977. - P. 73-92.
204. Ryser A.L., Strawn D.G., Marcus M.A., Fakra S., Johnson-Maynard J.L., Moller G. Microscopically focused synchrotron X-ray investigation of selenium speciation in soils developing on reclaimed mine lands // Environ. Sci. Technol. - 2006. - V. 40. - P. 462-467.
205. Ryvarden, L. Genera of Polypores. Nomenclature and taxonomy // Synopsis Fung. 5. Oslo: Fungiflora, 1991. 363 p.
206. Sayer J, Gadd G.M. Solubilization and transformation of insoluble inorganic metal compounds to insoluble metal oxalates by *Aspergillus niger*// Mycol. Res. - 1997. - V.106. - P. 653-661.
207. Shimada M., Akamtsu Y., Tokimatsu T., Mii K., Hattori T. Possible biochemical roles of oxalic acid as a low molecular weight compound involved in brown-rot and white-rot wood decays// J. Biotechnol. -1997. - V. 53. - P.101-113.
208. Siedlecka A. et al. Angiosperms (Asteraceae, Convolvulaceae, Fabaceae and Poaceae; other than Brassicaceae) //Metals in the Environment. Analysis by Biodiversity. Marcel Dekker, Inc., New York. - 2001. - P. 171-217.
209. Smedley P.L., Kinniburgh D.C. A review of the source, behavior and distribution of arsenic in natural waters // Appl. Geochem. - 2002. - V. 17. - P. 517-568.
210. Smedley P.L., Zhang M., Zhang G., Luo Z. Mobilization of review of arsenic and other trace elements in fluviolacustrine aquifers of the Huhhot Basin, Inner Mongolia // Appl. Geochem. - 2003. - V. 18. - P. 1453-1477.
211. Song J. et al. Copper uptake by *Elsholtzia splendens* and *Silene vulgaris* and assessment of copper phytoavailability in contaminated soils //Environmental Pollution. - 2004. - V. 128. – №. 3. – P. 307-315.

212. Sørensen T. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species and its application to analyses of the vegetation on Danish commons //Biol. Skr. - 1948. - V. 5. P. 1-34.
213. Stigliani W. M., Anderberg S. Industrial metabolism and the Rhine basin //IIASA Options. - 1991. - P. 4-10.
214. Svoboda, L., Havlíčková B., Kalač P. Contents of cadmium, mercury and lead in edible mushrooms growing in a historical silver-mining area // Food Chemistry. - 2006. Vol. 96, № 4. - P. 580-585.
215. Tareq S.M., Safiulla S., Anawar H.M., Rahman M.M., Ishizuka T. Arsenic pollution in groundwater: a self-organizing complex geochemical process in deltaic sedimentary environment, Bangladesh // Sci. Total Environ. - 2003. - V. 313. - P. 213-226.
216. Tiller, K.G. et al. The dispersal of automotive lead from metropolitan Adelaide into adjacent rural areas // Soil Research. - 1987. - V. 25. - №. 2. - P. 155-166.
217. Tiller, K.G. Heavy metals in soils and their environmental significance //Advances in soil science. – Springer US, 1989. - P. 113-142.
218. Tüzen M., Sesli E., Soylak M. Trace element levels of mushroom species from East Black Sea region of Turkey // Food Control. - 2007. Vol. 18, № 7. P. 806-810.
219. Udedi S. S. From guinea worm scourge to metal toxicity in Ebonyi State //Chem Nigeria New Millenn Unfold. - 2003. - T. 2. - P. 13-14.
220. Usman ARA, Kuzyakov Y, Stahr K (2005) Effect of immobilizing substances and salinity on heavy metals availability to wheat grown on sewage sludge-contaminated soil. Soil Sediment Contam 14:329-344.
221. Verbruggen N., Hermans C., Schat H. Molecular mechanisms of metal hyperaccumulation in plants // New Phytologist. - 2009. - V. 181. – №. 4. – P. 759-776.
222. Vetter, J. Toxic elements in certain higher fungi // Food Chemistry. - 1993. Vol. 48, №2. - P. 207-208.
223. Wang Y. P. et al. The influence of soil heavy metals pollution on soil microbial biomass, enzyme activity, and community composition near a copper smelter //Ecotoxicology and environmental safety. - 2007. - V. 67. - №. 1. - P. 75-81.

224. Weggler K, McLaughlin MJ, Graham RD (2004) Effect of chloride in soil solution on the plant availability of biosolid-borne cadmium. *J Environ Qual* 33:496-504.
225. Yalcinkaya Y., Soysal L., Denizli A., Arica M.Y., Bektas S., Genc Ö. Biosorption of cadmium from aquatic systems by carboxymethylcellulose and immobilized *Trametes versicolor* // *Hydrometallurgy*. - 2002. - V. 63. - P. 31-40.
226. Yamaç, M., Yıldız D., Sarıkürkcü C., Çelikkollu M., Halil Solak M. Heavy metals in some edible mushrooms from the Central Anatolia, Turkey // *Food Chemistry*. - 2007. Vol. 103, № 2. - P. 263-267.
227. Yetis U., Özcengiz G., Dilek F.B., Ergen N., Dölek A. Heavy metal biosorption by white-rot fungi // *Water Sci Technol*. - 1998. - V.38. - P. 323-330.
228. You S. J., Yin Y., Allen H. E. Partitioning of organic matter in soils: effects of pH and water/soil ratio // *Science of the Total Environment*. - 1999. - V. 227. - №. 2. - P. 155-160.
229. Young R. A. Toxicity profiles: toxicity summary for cadmium. Risk Assessment Information System, RAIS, University of Tennessee. - 2014.
230. Zenk M. H. Heavy metal detoxification in higher plants-a review // *Gene*. - 1996. - V.179. - №. 1. - C. 21-30.
231. Zornoza P. et al. Cadmium-stress in nodulated white lupin: strategies to avoid toxicity // *Plant Physiology and Biochemistry*. - 2002. - V. 40. - №. 12. - P. 1003-1009.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Приложение 1

Встречаемость видов базидиомицетов на территории г. Кирова

№	Вид базидиомицета	1	2	3	4	5	6	7
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Ксилотрофные виды								
1	<i>Armillaria tabescens</i> (Scop.) Emel Поп. Agaricales, сем. <i>Physalacriaceae</i>			+				
2	<i>Armillaria ostoyae</i> (Romagn.) Herink Поп. Agaricales, сем. <i>Physalacriaceae</i>					+		
3	<i>Armillaria mellea</i> (Vahl) P. Kumm. Поп. Agaricales, сем. <i>Physalacriaceae</i>						+	
4	<i>Bjerkandera adusta</i> (Willd.) P. Karst. Поп. Polyporales, сем. <i>Meruliaceae</i>		+	+	+	+	+	
5	<i>Coprinellus disseminatus</i> (Pers.) J.E. Lange Поп. Agaricales, сем. <i>Agaricaceae</i>	+					+	
6	<i>Coprinellus micaceus</i> (Bull.) Vilgalys, Hopple & Jacq. Johnson Поп. Agaricales, сем. <i>Agaricaceae</i>			+				
7	<i>Daedaleopsis confragosa</i> (Bolton) J. Schröt. Поп. Polyporales, сем. <i>Polyporaceae</i>						+	+
8	<i>Flammulina velutipes</i> (Curtis) Singer Поп. Agaricales, сем. <i>Physalacriaceae</i>			+	+			+
9	<i>Fomes fomentarius</i> (L.) Fr. Поп. Polyporales, сем. <i>Polyporaceae</i>				+			
10	<i>Fomitopsis pinicola</i> (Sw.) P. Karst. Поп. Polyporales, сем. <i>Fomitopsidaceae</i>							+
11	<i>Ganoderma applanatum</i> (Pers.) Pat. Поп. Polyporales, сем. <i>Ganodermataceae</i>				+		+	
12	<i>Hemipholiota populnea</i> (Pers.) Bon Поп. Agaricales, сем. <i>Strophariaceae</i>		+					
13	<i>Heterobasidion annosum</i> (Fr.) Bref. Поп. Russulales, сем. <i>Bondarzewiaceae</i>	+			+		+	
14	<i>Lycoperdon pyriforme</i> Schaeff. Поп. Agaricales, сем. <i>Agaricaceae</i>			+			+	
15	<i>Megacollybia platyphylla</i> (Pers.) Kotl. & Pouzar Поп. Agaricales, сем. <i>Marasmiaceae</i>			+				+
16	<i>Meripilus giganteus</i> (Pers.) P. Karst. Поп. Polyporales, сем. <i>Meripilaceae</i>	+						
17	<i>Mycena inclinata</i> (Fr.) Quél. Поп. Agaricales, сем. <i>Mycenaceae</i>				+			
18	<i>Pholiota aurivella</i> (Batsch) P. Kumm. Поп. Agaricales, сем. <i>Strophariaceae</i>				+	+	+	+
19	<i>Kuehneromyces mutabilis</i> (Schaeff.) Singer Поп. Agaricales, сем. <i>Strophariaceae</i>							+
20	<i>Pholiota squarrosa</i> (Vahl) P. Kumm. Поп. Agaricales, сем. <i>Strophariaceae</i>		+					
21	<i>Pleurotus ostreatus</i> (Jacq.) P. Kumm. Поп. Agaricales, сем. <i>Pleurotaceae</i>						+	
22	<i>Pleurotus pulmonarius</i> (Fr.) Quél. Поп. Agaricales, сем. <i>Pleurotaceae</i>		+					
23	<i>Pluteus cervinus</i> (Schaeff.) P. Kumm. Поп. Agaricales, сем. <i>Pluteaceae</i>			+			+	

1	2	3	4	5	6	7	8	9
24	<i>Cerioporus squamosus</i> (Huds.) Quél. Поп. Polyporales, сем. <i>Polyporaceae</i>		+		+		+	
25	<i>Cerioporus varius</i> (Pers.) Zmitr. & Kovalenko Поп. Polyporales, сем. <i>Polyporaceae</i>						+	
26	<i>Psathyrella piluliformis</i> (Bull.) P.D. Orton Поп. Agaricales, сем. <i>Psathyrellaceae</i>				+			
27	<i>Panellus serotinus</i> (Pers.) Kühner Поп. Agaricales, сем. <i>Mycenaceae</i>				+			
28	<i>Pycnoporellus fulgens</i> (Fr.) Donk Поп. Polyporales, сем. <i>Fomitopsidaceae</i>							+
29	<i>Rhodocollybia butyracea</i> (Bull.) Lennox Поп. Agaricales, сем. <i>Omphalotaceae</i>							+
30	<i>Stereum hirsutum</i> (Willd.) Pers. Поп. Russulales, сем. <i>Stereaceae</i>							+
31	<i>Trametes gibbosa</i> (Pers.) Fr. Поп. Polyporales, сем. <i>Polyporaceae</i>		+	+			+	
32	<i>Trametes hirsuta</i> (Wulfen) Lloyd Поп. Polyporales, сем. <i>Polyporaceae</i>			+	+			
33	<i>Trametes versicolor</i> (L.) Lloyd Поп. Polyporales, сем. <i>Polyporaceae</i>			+	+	+		
34	<i>Postia stiptica</i> (Pers.) Jülich Поп. Polyporales, сем. <i>Polyporaceae</i>		+		+		+	
Симбиотрофные виды								
35	<i>Amanita vaginata</i> (Bull.) Lam., Encycl. Поп. Agaricales, сем. <i>Amanitaceae</i>		+					
36	<i>Amanita muscaria</i> (L.) Lam. Поп. Agaricales, сем. <i>Amanitaceae</i>							+
37	<i>Boletus edulis</i> Bull., Herb. Fr. Поп. Boletales, сем. <i>Boletaceae</i>			+				
38	<i>Infundibulicybe geotropa</i> (Bull.) Harmaja Поп. Agaricales, сем. <i>Tricholomataceae</i>							+
39	<i>Cortinarius elegantissimus</i> Rob. Henry Поп. Agaricales, сем. <i>Cortinariaceae</i>		+					
40	<i>Cortinarius torvus</i> (Fr.) Fr., Epicr. Поп. Agaricales, сем. <i>Cortinariaceae</i>				+			
41	<i>Entoloma clypeatum</i> (L.) P. Kumm Поп. Agaricales, сем. <i>Entolomataceae</i>	+						
42	<i>Hebeloma crustuliniforme</i> (Bull.) Quél Поп. Agaricales, сем. <i>Hymenogastraceae</i>	+					+	
43	<i>Hebeloma mesophaeum</i> (Pers.) Quél Поп. Agaricales, сем. <i>Hymenogastraceae</i>				+			+
44	<i>Hydnum repandum</i> L., Sp. Поп. Cantharellales, сем. <i>Hydnaceae</i>							+
45	<i>Laccaria amethystina</i> Cooke, Grevillea Поп. Agaricales, сем. <i>Hydnangiaceae</i>							+
46	<i>Lactarius turpis</i> (Weinm.) Fr. Поп. Russulales, сем. <i>Russulaceae</i>							+
47	<i>Lactarius torminosus</i> (Schaeff.) Gray Поп. Russulales, сем. <i>Russulaceae</i>	+						
48	<i>Paxillus involutus</i> (Batsch) Fr. Поп. Boletales, сем. <i>Paxillaceae</i>	+		+		+	+	
49	<i>Russula vinosa</i> Lindblad, Svampbok Поп. Russulales, сем. <i>Russulaceae</i>					+		

1	2	3	4	5	6	7	8	9
50	<i>Scleroderma verrucosum</i> (Bull.) Pers. Поп. Boletales, сем. <i>Sclerodermataceae</i>			+				
51	<i>Tricholoma album</i> (Schaeff.) P. Kumm. Поп. Agaricales, сем. <i>Tricholomataceae</i>							+
52	<i>Tricholoma fulvum</i> (DC.) Bigeard Поп. Agaricales, сем. <i>Tricholomataceae</i>							+
53	<i>Suillus grevillei</i> (Klotzsch) Singer Поп. Boletales, сем. <i>Suillaceae</i>						+	
54	<i>Tricholoma sciodes</i> (Pers.) C. Martín Поп. Agaricales, сем. <i>Tricholomataceae</i>					+		
55	<i>Tricholoma terreum</i> (Schaeff.) P. Kumm. Поп. Agaricales, сем. <i>Tricholomataceae</i>	+	+	+	+	+	+	+
Подстилочные сапротрофы								
56	<i>Agaricus bisporus</i> (J.E. Lange) Imbach. Поп. Agaricales, сем. <i>Agaricaceae</i>	+	+				+	+
57	<i>Clitocybe phyllophila</i> (Pers.) P. Kumm. Поп. Agaricales, сем. <i>Tricholomataceae</i>							+
58	<i>Clitocybe rivulosa</i> (Pers.) P. Kumm. Поп. Agaricales, сем. <i>Tricholomataceae</i>		+	+				
59	<i>Clitocybe nebularis</i> (Batsch) P. Kumm. Поп. Agaricales, сем. <i>Tricholomataceae</i>							+
60	<i>Gymnopus dryophilus</i> (Bull.) Murrill Поп. Agaricales, сем. <i>Tricholomataceae</i>						+	
61	<i>Gymnopus fusipes</i> (Bull.) Gray Поп. Agaricales, сем. <i>Tricholomataceae</i>			+				+
62	<i>Coprinopsis acuminata</i> (Romagn.) Redhead Поп. Agaricales, сем. <i>Psathyrellaceae</i>				+			
63	<i>Coprinopsis picacea</i> (Bull.) Redhead Поп. Agaricales, сем. <i>Psathyrellaceae</i>				+			
64	<i>Coprinopsis atramentaria</i> (Bull.) Redhead Поп. Agaricales, сем. <i>Agaricaceae</i>			+				
65	<i>Coprinopsis cinerea</i> (Schaeff.) Redhead Поп. Agaricales, сем. <i>Agaricaceae</i>		+					
66	<i>Coprinus comatus</i> (O.F. Müll.) Pers. Поп. Agaricales, сем. <i>Agaricaceae</i>							+
67	<i>Coprinopsis nivea</i> (Pers.) Redhead Поп. Agaricales, сем. <i>Agaricaceae</i>			+	+			
68	<i>Entoloma sericatum</i> (Britzelm.) Sacc. Поп. Agaricales, сем. <i>Entolomataceae</i>							+
69	<i>Inocybe griseolilacina</i> J.E. Lange Поп. Agaricales, сем. <i>Inocybaceae</i>						+	
70	<i>Lacrymaria lacrymabunda</i> (Bull.) Pat. Поп. Agaricales, сем. <i>Psathyrellaceae</i>				+			
71	<i>Lycoperdon perlatum</i> Pers. Поп. Agaricales, сем. <i>Agaricaceae</i>							+
72	<i>Melanoleuca poliioleuca</i> (Fr.) Kühner & Maire Поп. Agaricales, сем. <i>Tricholomataceae</i>	+		+				
73	<i>Russula rosea</i> Pers. Поп. Russulales, сем. <i>Russulaceae</i>			+				

Примечание: 1 – сквер Искож, 2 – парк им. Гагарина, 3 – парк Победы, 4 – Александровский сад, 5 – аллея на площади Лепсе, 6 – парк Кирова, 7 – фоновая территория (пос. Порошино)

Приложение 2

Накопление ТМ в плодовых телах базидиомицетов

№	Виды грибов	Содержание элементов, мкг/г в.-с. массы			Коэффициент накопления (среднее)		
		Cu	Pb	Zn	Cu	Pb	Zn
1	2	3	4	5	6	7	8
Ксилотрофные виды							
1	<i>Armillaria tabescens</i>	2,8	1,0	35,5	2,8	1,0	3,9
2	<i>Armillaria ostoyae</i>	32,6	53,0	39,0	15,6	74,6	2,4
3	<i>Armillaria mellea</i>	45,0	8,8	79,2	57,8	3,1	5,8
4	<i>Bjerkandera adusta</i>	$\frac{14,3}{1,2 - 36,0}$	$\frac{10,8}{0,0 - 23,7}$	$\frac{96,7}{23,1 - 247,6}$	3,0	1,5	6,0
5	<i>Coprinellus disseminatus</i>	$\frac{43,3}{14,1 - 72,5}$	$\frac{13,5}{11,0 - 16,0}$	$\frac{129,0}{35,7 - 222,2}$	4,0	0,5	3,3
6	<i>Coprinellus micaceus</i>	44,3	8,5	128,6	44,3	8,5	14,1
7	<i>Daedaleopsis confragosa</i>	$\frac{25,9}{24,4 - 27,3}$	$\frac{11,4}{10,0 - 12,7}$	$\frac{22,8}{1,4 - 44,1}$	15,6	5,3	1,3
8	<i>Flammulina velutipes</i>	$\frac{41,3}{7,8 - 31,5}$	$\frac{12,3}{7,0 - 16,2}$	$\frac{73,0}{20,8 - 129,4}$	46,7	7,8	10,6
9	<i>Fomes fomentarius</i>	3,52	0,0	157,4	0,3	0,0	6,2
10	<i>Fomitopsis pinicola</i>	$\frac{5,8}{4,6 - 7,0}$	$\frac{11,3}{10,1 - 12,4}$	$\frac{39,2}{19,0 - 59,4}$	5,9	11,3	8,1
11	<i>Ganoderma applanatum</i>	$\frac{25,1}{21,5 - 30,4}$	$\frac{8,6}{0 - 19,4}$	$\frac{89,6}{74,3 - 113,3}$	3,5	0,3	4,2
12	<i>Hemipholiota populnea</i>	9,7	15,9	140,4	1,0	0,6	13,0
13	<i>Heterobasidion annosum</i>	$\frac{23,0}{1,7 - 46,3}$	$\frac{16,4}{0,0 - 58,8}$	$\frac{130,5}{41,0 - 243,5}$	8,04	1,92	5,81
14	<i>Lycoperdon pyriforme</i>	$\frac{47,3}{40,4 - 54,1}$	$\frac{9,2}{8,4 - 10,0}$	$\frac{92,2}{67,2 - 117,1}$	30,2	4,4	8,1
15	<i>Megacollybia platyphylla</i>	$\frac{52,6}{52,2 - 53,1}$	$\frac{8,2}{6,8 - 9,6}$	$\frac{106,1}{94,9 - 117,3}$	52,6	8,2	17,3
16	<i>Meripilus giganteus</i>	1,3	0,0	187,8	0,1	0,0	4,0
17	<i>Mycena inclinata</i>	25,3	19,7	70,8	2,1	0,8	2,8
18	<i>Pholiota aurivella</i>	$\frac{23,1}{6,3 - 50,2}$	$\frac{17,3}{9,6 - 28,7}$	$\frac{43,9}{30,7 - 70,7}$	8,63	3,50	4,05

1	2	3	4	5	6	7	8
19	<i>Kuehneromyces mutabilis</i>	20,4	9,5	44,2	20,4	9,5	9,1
20	<i>Pholiota squarrosa</i>	24,5	9,6	53,0	2,5	0,4	4,9
21	<i>Pleurotus ostreatus</i>	7,0	17,3	14,2	1,1	0,6	0,7
22	<i>Pleurotus pulmonarius</i>	23,7	11,6	60,2	2,4	0,4	5,6
23	<i>Pluteus cervinus</i>	$\frac{20,3}{12,3 - 33,7}$	$\frac{9,2}{0,0 - 21,7}$	$\frac{103,6}{40,9 - 145,2}$	3,2	0,3	5,1
24	<i>Cerioporus squamosus</i>	$\frac{18,7}{7,4 - 41,0}$	$\frac{13,5}{3,4 - 22,0}$	$\frac{65,1}{10,8 - 192,3}$	2,6	0,6	3,2
25	<i>Cerioporus varius</i>	11,5	4,4	89,0	1,8	0,2	4,4
26	<i>Psathyrella piluliformis</i>	37,9	19,4	49,1	3,2	0,8	1,9
27	<i>Panellus serotinus</i>	4,30	0,00	142,15	0,4	0,0	5,6
28	<i>Pycnoporellus fulgens</i>	28,09	8,63	3,66	28,1	8,6	0,8
29	<i>Rhodocollybia butyracea</i>	12,2	5,1	75,6	12,2	5,1	15,6
30	<i>Stereum hirsutum</i>	7,2	10,7	58,8	7,2	10,7	12,2
31	<i>Trametes gibbosa</i>	$\frac{15,9}{8,0 - 29,6}$	$\frac{7,3}{0,0 - 12,4}$	$\frac{46,0}{9,1 - 80,0}$	6,12	1,84	3,44
32	<i>Trametes hirsuta</i>	$\frac{34,0}{5,5 - 90,6}$	$\frac{3,7}{0,0 - 11,0}$	$\frac{55,3}{39,6 - 75,0}$	32,2	3,7	5,1
33	<i>Trametes versicolor</i>	$\frac{9,2}{2,5 - 12,7}$	$\frac{12,5}{0,0 - 30,2}$	$\frac{80,3}{62,8 - 97,7}$	3,58	3,30	6,26
34	<i>Postia stiptica</i>	$\frac{8,9}{3,0 - 13,6}$	$\frac{13,0}{0,0 - 19,7}$	$\frac{54,9}{12,1 - 136,9}$	0,90	0,52	2,83
Симбиотрофные виды							
35	<i>Amanita muscaria</i>	14,0	8,0	54,3	14,0	8,0	11,2
36	<i>Amanita vaginata</i>	34,2	12,6	84,4	74,4	2,7	6,0
37	<i>Boletus edulis</i>	15,2	3,1	197,0	15,2	3,1	21,7
38	<i>Infundibulicybe geotropa</i>	$\frac{42,8}{11,6 - 74,1}$	$\frac{11,4}{11,0 - 11,9}$	$\frac{55,4}{44,4 - 66,4}$	42,8	11,4	11,4
39	<i>Cortinarius elegantissimus</i>	9,0	0,0	14,1	19,5	3,0	1,4
40	<i>Cortinarius torvus</i>	13,9	3,2	0,9	26,7	0,30	8,7

1	2	3	4	5	6	7	8
41	<i>Entoloma clypeatum</i>	15,9	0,6	18,4	113,3	1,7	11,9
42	<i>Hebeloma crustuliniforme</i>	$\frac{33,3}{19,5 - 47,2}$	$\frac{0,6}{0,0 - 1,2}$	$\frac{225,4}{196,9 - 253,8}$	99,8	0,2	16,0
43	<i>Hebeloma mesophaeum</i>	$\frac{14,1}{6,7 - 21,5}$	$\frac{2,3}{0,0 - 4,5}$	$\frac{178,5}{163,7 - 193,4}$	17,2	2,3	20,5
44	<i>Hydnum repandum</i>	33,7	13,8	12,1	33,7	12,1	17,3
45	<i>Laccaria amethystina</i>	48,9	1,8	12,4	48,9	12,4	20,4
46	<i>Lactarius turpis</i>	38,5	3,7	8,5	38,5	8,5	20,4
47	<i>Lactarius torminosus</i>	15,7	0,1	31,9	112,0	2,9	8,1
48	<i>Paxillus involutus</i>	$\frac{40,3}{13,1 - 71,6}$	$\frac{18,8}{1,0 - 54,2}$	$\frac{224,1}{139,4 - 293,3}$	123,16	16,65	16,81
49	<i>Russula vinosa</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	19,8
50	<i>Scleroderma verrucosum</i>	54,6	1,6	6,8	70,0	2,39	7,2
51	<i>Suillus grevillei</i>	20,0	3,3	11,8	20,0	11,8	33,8
52	<i>Tricholoma album</i>	18,6	1,9	10,5	18,6	10,5	45,7
53	<i>Tricholoma fulvum</i>	44,1	0,3	60,2	21,1	84,8	10,1
54	<i>Tricholoma sciodes</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	19,8
55	<i>Tricholoma terreum</i>	$\frac{17,3}{10,9 - 23,6}$	$\frac{35,0}{0,0 - 147,7}$	$\frac{185,3}{17,0 - 286,0}$	36,06	17,46	16,79
Подстилочные сапротрофы							
56	<i>Agaricus bisporus</i>	$\frac{79,5}{38,1 - 173,8}$	$\frac{15,2}{0,9 - 20,0}$	$\frac{116,1}{21,7 - 201,5}$	360,68	4,26	12,00
57	<i>Clitocybe phyllophila</i>	24,3	17,4	210,1	24,3	17,4	43,4
58	<i>Clitocybe rivulosa</i>	$\frac{9,43}{6,1 - 12,8}$	$\frac{0,0}{0,0 - 0,0}$	$\frac{194,8}{113,5 - 276,1}$	13,0	0,0	16,0
59	<i>Clitocybe nebularis</i>	84,7	0,73	113,8	84,7	0,7	23,5
60	<i>Gymnopus dryophilus</i>	$\frac{30,7}{18,1 - 43,3}$	$\frac{0,0}{0,0 - 0,0}$	$\frac{144,0}{107,7 - 180,2}$	33,3	0,0	22,5
61	<i>Gymnopus fusipes</i>	18,4	0,0	120,5	18,4	0,0	13,3
62	<i>Coprinopsis acuminata</i>	22,1	22,9	73,6	42,6	7,4	2,7

1	2	3	4	5	6	7	8
63	<i>Coprinopsis picacea</i>	18,4	18,8	49,7	35,4	6,1	1,8
64	<i>Coprinopsis atramentaria</i>	47,1	11,0	133,3	47,1	11,0	14,7
65	<i>Coprinopsis cinerea</i>	31,6	12,3	60,9	68,8	2,6	4,3
66	<i>Coprinus comatus</i>	$\frac{73,0}{62,3 - 83,7}$	$\frac{14,9}{13,1 - 16,8}$	$\frac{56,5}{26,0 - 87,0}$	109,6	8,3	9,9
67	<i>Coprinopsis nivea</i>	$\frac{29,9}{26,6 - 33,2}$	$\frac{0,0}{0,0 - 0,0}$	$\frac{94,1}{78,5 - 109,8}$	42,2	0,0	6,3
68	<i>Entoloma sericatum</i>	55,0	7,0	116,9	55,0	7,0	24,2
69	<i>Inocybe griseolilacina</i>	30,6	3,2	132,8	39,2	1,1	9,7
70	<i>Lacrymaria lacrymabunda</i>	36,2	21,1	49,63	69,54	6,80	1,82
71	<i>Lycoperdon perlatum</i>	129,8	13,4	140,2	129,8	13,4	29,0
72	<i>Melanoleuca polioleuca</i>	$\frac{52,5}{40,3 - 63,3}$	$\frac{58,2}{11,5 - 121,1}$	$\frac{156,2}{129,6 - 172,3}$	292,7	8,8	13,1
73	<i>Russula rosea</i>	14,5	0,0	114,9	14,5	0,0	12,6

Примечание: в числителе приведены средние, а в знаменателе – минимальные и максимальные значения показателя по нескольким пространственно разобъённым образцам из разных биотопов