

Микробная детоксикация тяжёлых металлов (обзор)

© 2008. А.И. Фокина, Л.И. Домрачева, И.Г. Широких, Л.В. Кондакова, С.Ю. Огородникова
Институт биологии Коми научного центра УрО РАН

Обзор обобщает современные данные о физико-химических и метаболически-зависимых механизмах детоксикации микроорганизмами тяжёлых металлов, попадающих в окружающую природную среду при антропогенных загрязнениях. Продемонстрировано таксономическое и физиолого-биохимическое разнообразие микроорганизмов, способных к обезвреживанию токсикантов.

In the survey the up-to-date information of physic-chemical and metabolic-dependent mechanisms of microorganism detoxication of heavy metals is considered. The metals get into environment together with anthropogenic pollutions. Taxonomic and physiologic-biochemical diversity of microorganisms that contribute to toxicants neutralization is shown.

В ходе эволюции у живых организмов сформирована система адаптаций к естественным концентрациям химических элементов в среде. Техногенное загрязнение стало существенным фактором дестабилизации естественных и искусственных экологических сообществ. В ряде регионов России содержание токсических химических веществ значительно превышает безопасные пределы. Более 250 тыс. га сельскохозяйственных угодий нашей страны имеет уровень загрязнения в 10-100 раз выше фонового. Тяжёлые металлы (ТМ) в высоких концентрациях обнаруживаются на обширных площадях, подвергшихся обработке пестицидами и удобрениями, отработанными илами. Загрязнение окружающей среды происходит также в результате рассеивания промышленных выбросов через атмосферу, в виде твёрдых отходов и загрязнённых промышленных вод. Площадь загрязнения тяжёлыми металлами почвенного покрова оценивается в 3,6 млн. га [1]. Наибольшую опасность ТМ представляют для человека, находящегося на вершине цепи питания. Поэтому ремедиация загрязнённых ТМ территорий относится к числу жизненно важных экологических задач.

Существуют два основных подхода к очистке загрязнённых почв и грунтов – обработка на месте (*in situ*) и экскавация, т. е. вывоз и обработка на специальных территориях (*ex situ*) [2]. Одними из основных агентов биоремедиации *in situ*, наряду с растениями, являются микроорганизмы (аборигенные или (ре-)интродуцированные формы.

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

При действии поллютантов происходит изменение структуры микробоценоза за счёт отбора резистентных штаммов. На первый план по численности выходят группы микроорганизмов, способные тем или иным образом включать поллютанты в процесс своего метаболизма или переводить их в инертную форму. На примере длительного внесения в почву таких поллютантов, как свинец и медь, показано, что под влиянием ТМ происходит резкая смена видового и группового состава микроорганизмов [3 – 5]. Появляются новые доминанты, процветающие в экстремальных условиях. Тем самым микробы выступают в роли своеобразных природных «пылесосов», выводя нежелательные элементы на определённое время из биогенного круговорота и снижая опасность проникновения ТМ в высшие растения и организмы животных. Поэтому принципиально важно при разработке биоремедиационных мероприятий иметь информацию о тех микроорганизмах, которые становятся замыкающим звеном в трансформации и миграции ТМ.

Имеются данные о снижении в растениях концентрации цезия, стронция, свинца, кадмия, марганца, кобальта, меди, цинка и

молибдена в результате обработки бактериальными препаратами и ассоциативными ризобактериями [6, 7].

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

Удаление микроорганизмами токсичных ионов металлов из внешней среды может осуществляться, по крайней мере, тремя путями: биосорбция, биоаккумуляция и связывание побочными продуктами метаболизма [8, 9]. Гены, ответственные за устойчивость бактерий к токсичным металлам (Cu, Pb, Cd, Hg, Ni), локализируются в плазмидной ДНК и могут передаваться близкородственным видам бактерий [10,11].

Внеклеточное связывание поллютантов

Метаболизм-зависимая биосорбция. Известна способность бактерий сорбировать катионы металлов из окружающей среды на клеточной стенке, белковых S-слоях и капсулах. Эти процессы являются широко распространёнными и низкоспецифичными [12,13].

Компоненты клеточной стенки грамположительных бактерий являются эффективными хелатирующими агентами в отношении многих тяжёлых металлов. Это пептидогликан, тейхоевые и тейхуроновые кислоты, экзоцеллюлярные полисахариды. У грамотрицательных бактерий наружная периплазматическая мембрана избирательно пропускает ионы тяжёлых металлов в периплазматическое пространство клетки, где они также связываются с пептидогликаном [14].

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

Исследованиями Т.А. Аристовской и Л.В. Зыкиной [15] было показано, что такие микроорганизмы, как *Pedomicrobium*, *Metallogenium*, *Seliberia*, *Gallionella*, обитающие в кислых дерново-подзолистых почвах, способны сорбировать на поверхности своих клеток ионы железа, марганца, алюминия и создавать в профиле почвы очаги и прослойки, обогащённые этими

элементами. *Metallogenium* развивается на поверхности грибных гиф и является микотрофным симбионтом.

Связывать металлы способны некоторые почвенные микроскопические грибы [16, 17]. У грибов эта способность обусловлена повышенным синтезом органических кислот, которые выступают в качестве хелатирующих агентов, т. е. происходит косвенное связывание металла. Этот механизм зависит только от физиологии микроорганизма и не связан с присутствием ионов металла в среде.

Экстрацеллюлярная преципитация осуществляется вне клетки благодаря синтезу особых связывающих железо молекул – сидерофоров. Сидерофоры могут образовывать комплексы не только с железом, но и с тяжёлыми металлами Ga, Ni, U, Th, Cu [18]. Продуцирование некоторыми микроорганизмами сероводорода ведёт к образованию сульфидов с тяжёлыми металлами и осаждение их на поверхности клеток.

Некоторые продукты метаболизма бактерий являются потенциальными биосорбирующими агентами. Это маннаны, глюкозаны, металлсвязывающие протеины, хитин, хитозан и меланин. Установлено, что фосфорилированные производные хитина и хитозана являются более эффективными биосорбирующими агентами, чем не фосфорилированные [18].

Наиболее известным способом связывания поллютантов является биосорбция ионов металлов слизью или иными поверхностными покровами микробной клетки. Активное выделение экзометаболитов – явление, характерное для большинства микроорганизмов. В зависимости от вида микробов, их возраста, физиологического состояния, условий внешней среды экскреция органических соединений составляет от 1 до 89% продуктов фотосинтеза для водных и почвенных форм микроводорослей и цианобактерий [19 – 22].

У сапротрофных микроорганизмов диаметр слизистых капсул может значительно превосходить диаметр самой клетки [23]. Среди выделяемых веществ обнаружены такие классы органических соединений, как сахара и полисахариды, органические кислоты, аминокислоты, амиды, липиды, их производные, изотерпеноиды, углеводороды, фенолы [24 – 28]. Значительная часть подобных соединений ещё не идентифицирована. Внеклеточные соединения микроор-

ганизмов в настоящее время рассматриваются как внеклеточные факторы адаптации (ВФА) к неблагоприятным условиям среды. По механизму действия ВФА делят на несколько групп, в том числе: протекторы (стабилизаторы); вещества сигнальной природы, являющиеся индукторами защитных механизмов клетки; «противоядия» и нейтрализующего действия [29].

Большую роль во внеклеточной детоксикации исследователи отводят экзополисахаридам [30 – 32]. Эти биополимеры выполняют ряд важных функций. Гидрофильные полисахариды, входящие в состав слизистых чехлов, содержат полярные OH-, COOH-, SO₃H-группы. Наличие в составе экзополисахаридов анионных групп определяет одну из их функций – способность связывать ионы металлов как в искусственно созданных условиях, так и в естественных экосистемах. Подобные выделения способны к значительному связыванию металлов, устраняя их токсическое действие на клетки [33, 34]. При этом изучение роли слизи в детоксикации Cu у цианобактерий (ЦБ) *Anabaena spiroides*, *Microcystis aeruginosa* и *Anabaena cylindrica* выявило, что чем больше выделяется слизи, тем полнее связывание меди из раствора [35]. В последнее время установлено, что ТМ индуцируют усиление экскреции полисахаридов микробными клетками, состав которых отличается от такового в отсутствие токсиканта. Например, ЦБ *Nostoc muscorum* экскретит сахариды, среди которых доминирующим становится азотсодержащий моносахарид глюкозамин, который легко присоединяет кадмий [36]. У этой же ЦБ обнаружено образование кристаллитов сульфида кадмия в слизистой оболочке [37]. В образовании этой соли принимают участие и бактерии-спутники, выделяющие сероводород в процессе своего метаболизма [38, 36]. При инкубировании ностока с ионами кадмия содержание экзополисахаридов увеличивалось в несколько раз. Кинетика накопления полисахаридов и их концентрация зависели от содержания кадмия в среде [39]. Более того, система защиты ностока от кадмия включает не только связывание металла слизистой оболочкой, но и дистанционную детоксикацию, которая осуществляется экзополисахаридами в культуральной среде. Cd индуцирует активацию защитной функции слизистой оболочки путём изменения её состава и скорости обновления. Для обес-

печения дистанционной защиты *N. muscorum* усиливает экскрецию полисахаридов измененной первичной структуры.

Сорбционная активность некоторых экзогликанов дрожжей (*Cryptococcus laurentii*, *Sporobolomyces alborubencens*) по отношению к катионам меди и свинца отмечена в работе [40].

Наличие в составе выделений определённых аминокислот у диатомовых водорослей и ЦБ рода *Phormidium* способствует образованию металлотионеинов, которые блокируют токсическое действие ТМ [41]. Металлотионеины – белки, богатые сульфгидрильными группами, низкомолекулярные у ЦБ и высокомолекулярные у кишечной палочки. Их синтез у бактерий регулируется на уровне транскрипции и индуцируется ионами ТМ. Добавление к среде ТМ в определённых пределах концентраций приводит к задержке роста бактерий, который возобновляется после начала синтеза металлотионеинов. Рост культуры становится возможным в результате связывания металла этими белками [42]. Образуются стабильные комплексы с различными металлами, металлотионеины защищают жизненно важные внутриклеточные структуры и биохимические системы от повреждений.

Связывать и инактивировать ионы тяжёлых металлов в своей клеточной массе могут: *Bacillus subtilis* – сайтами связывания выступают карбоксильные группы пептидогликана клеточной стенки; *Bacillus licheniformis* – тейхоевые кислоты клеточной стенки, *Streptomyces longwoodensis* – способен к биосорбции радионуклидов [18].

Большую роль отводят механизмам связывания ТМ на клеточных стенках активными химическими группами клеточной стенки. Основными связывающими группами являются: карбоксильная, амино-, сульфгидрильная группы и сульфатная. ТМ могут связываться в результате хелатирования, ионного обмена. Например, катионы свинца демонстрируют высокое сродство к водорослевой биомассе. Механизм связывания включает комбинацию ионного обмена, хелатирование, иногда восстановительные реакции, сопровождаемые осаждением металлического Pb на материале клеточных стенок. Полагают, что в ходе ионообменных процессов катионы Ca, Mg, H, Na, K в материале клеточных стенок замещаются на ТМ [43]. Клетки пивных дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* при действии на них ТМ способны выделять неорганический фосфат, который

переводит поллютант в недоступную для клеток форму [44]. Механизм связывания ТМ дрожжами предусматривает прямое биосорбционное взаимодействие с биомассой путём ионного обмена или осаждения при освобождении фосфата из биомассы [45, 46].

Некоторые микроскопические грибы сорбируют ТМ преимущественно клеточной стенкой [47]. Её строение определяет механизмы протекания сорбции [48]. Выделены два этапа связывания такого ТМ, как свинец, микромицетами: быстрый процесс биосорбции компонентами клеточной стенки и медленный процесс отложения и трансформации металлов на клетках и во внутриклеточном пространстве. Свинец в виде рыхлых агрегатов накапливается на поверхности клетки и мицелия и в межгифельном пространстве [49].

Механизмы внутриклеточной детоксикации поллютантов

В детоксикации ТМ может быть задействована и цитоплазматическая мембрана. В частности, показано, что к биохимическим механизмам устойчивости бактериальных штаммов к металлам относится АТФазная активность их плазматических мембран. Используя определённые штаммы *Pseudomonas fluorescens*, *P. aeruginosa*, *Bacillus subtilis* и *Aicalligenes eutrophus* для культивирования их в среде с мышьяком, обнаружили существование зависимости между степенью устойчивости этих бактерий к мышьяку и величиной их АТФазной активности: повышение интенсивности гидролиза АТФ способствует трансформации арсенитов в менее токсичные арсенаты, которые могут функционировать как аналог фосфатов в клеточном метаболизме [50].

Некоторые представители бацилл (*B. megaterium*, *B. subtilis*, *B. cereus*) в железодефицитных условиях способны образовывать сидерофилы, которые кроме железа хелатируют алюминий и некоторые другие металлы и накапливают его в клетках [51]. Такие процессы биоаккумуляции зависят не только от физиологии микроорганизмов, но определяются устойчивостью или чувствительностью живых клеток к растворённому металлу.

Доказана роль глутатиона в связывании ТМ в клетках ЦБ и микроводорослей. Предполагается, что глутатионовая система может служить первой линией обороны в системе защиты клеток от ТМ в период, пред-

шествующий формированию такого важного инструмента защиты, как металлсвязывающие белки [52].

У некоторых ЦБ при загрязнении окружающей среды ТМ наблюдается увеличение внутриклеточного количества гликогена, образование полифосфатных гранул, содержащих Fe, Zn, Cu. Например, для *Synechocystis aquatilis* показано, что захват ТМ полифосфатными гранулами является эффективным механизмом детоксикации ТМ, что способствует выживанию этой ЦБ в загрязнённой среде [53]. Показано, что ТМ могут включаться в состав липофильных соединений ЦБ [54].

Значительно более редки, чем связывание токсичных катионов во внутриклеточных гранулах полифосфатов, внутриклеточные структурированные отложения металлов. Данные о возможности аккумуляции в клетках бактерий *Pseudomonas*, *Brevibacterium*, *Rhodopseudomonas* и *Lactococcus* Co- или Cr-содержащих магнитных включений представлены в работе [55].

У микроскопических грибов чётко прослеживается взаимосвязь между встречаемостью в почве грибов, содержащих меланиновые пигменты, и уровнем загрязнения среды. В почве с высоким содержанием ТМ увеличивается доля меланиносодержащих микромицетов [56 – 60]. Тёмноокрашенные микромицеты в загрязнённых экосистемах могут составлять более 50% от общего количества видов [61]. Одной из причин преобладания тёмноокрашенных грибов в эконишах техногенного происхождения является способность меланиновых пигментов связывать ТМ [62, 63]. Меланиновые пигменты отличаются большим разнообразием функциональных групп. Имея полифенольную природу, ароматические ядра могут непосредственно связывать ионы ТМ. В связывании ТМ меланинами также принимают участие карбоксильные и некоторые другие функциональные группы [63].

Для микроскопических грибов была показана способность как к закреплению металлов внутри, так и на поверхности мицелия [64], а также и к выщелачиванию металлов из твёрдых субстратов [65]. Необходимо отметить, что большинство исследований процессов трансформации металлов микроорганизмами выполнено не в природных условиях, а на искусственных питательных средах с чистыми культурами. Проблема же взаимодействия микроорганизмов с соединениями металлов непосредственно

в почве практически не изучена. До сих пор не ясно, насколько активно и в каких условиях такие процессы могут протекать в природной среде. В отдельных работах было показано, что деятельность микроорганизмов может как понизить, так и повысить поступление ТМ в растение. Сообщалось, что жизнедеятельность грибов *Mucor hiemalis* и *Trichoderma viride* способствует повышению подвижности меди, никеля и цинка непосредственно в загрязнённых металлами почвах [58].

В почвах, содержащих минерал геотит, клостридиум способствовал освобождению ассоциированных с геотитом металлов в результате ферментативной редукции ионов железа, что повышало подвижность металлов и способствовало их вымыванию из почвы осадками [66].

Под действием микоризы одни авторы установили большее поглощение и аккумуляцию ТМ и радиоактивных элементов, другие отметили меньшее содержание тяжёлых металлов в растениях, имеющих микоризу [67].

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

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

Литература

1. Алексахин Р.М. Методика оценки экологических последствий техногенного загрязнения экосистем. М.: Россельхозакадемия, 2004. 87 с.
2. Кожевин П.А. Экология почвенных микроорганизмов // Экология микроорганизмов. М.: Издательский центр «Академия», 2004. С. 71-94.

3. Левин С.В., Гузев В.С., Асеева И.В., Бабьева И.П., Марфенина О.Е., Умаров М.М. Тяжёлые металлы как фактор антропогенного воздействия на почвенную микробиоту // Микроорганизмы и охрана почв. М.: Изд-во МГУ, 1989. С. 5-46.

4. Звягинцев Д.Г., Кураков А.В., Умаров М.М., Филипп З. Микробиологические и биохимические показатели загрязнения свинцом дерново-подзолистой почвы // Почвоведение. 1997. № 9. С. 1124-1131.

5. Кураков А.В., Звягинцев Д.Г., Филипп З. Изменение комплекса гетеротрофных микроорганизмов при загрязнении дерново-подзолистой почвы свинцом // Почвоведение. 2000. № 12. С. 1448-1456.

6. Belimov A.A., Runacova A.M., Vasilyeva N.D., Kovatcheva T.S., Dritchko V.F., Kuzovатов S.N., Trushkina I.R., Alekseyev Yu.V. Accumulation of radionuclides by associative bacteria and the uptake of ¹³⁴Cs by the inoculated barley plants // Nitrogen Fixation with Non-Legumes / K.A. Malik et al. (eds.). Kluwer Academic Publishers. 1995. P. 275-280.

7. Пищик В.Н., Воробьёв Н.И., Проворов Н.А. Экспериментальное и математическое моделирование популяционной динамики ризосферных бактерий в условиях кадмиевого стресса // Микробиология. 2005. Т. 74. № 6. С. 845-851.

8. Remacle J. The removal of dissolved toxic metals by microorganisms/ 8th Int. Biotechnol. Symp. Paris 1988. V. 2. P. 1187-1197.

9. Gadd G.M. Heavy metal accumulation by bacteria and other microorganisms // Experientia. 1990. V. 46. P. 834-840.

10. Брода П. Плазмиды. М.: Мир, 1981. 153 с.

11. Сиунова Т.В., Кочетков В.В., Валидов Ш.З., Сузина Н.Е., Боронин А.М. Продукция феназиновых антибиотиков у штамма *Pseudomonas aureofaciens*, содержащего плазмиду резистентности к кобальту и никелю // Микробиология. 2002. Т. 71. № 6. С. 778-785.

12. Konhauser K.O. Bacterial iron biomineralization in nature // FEMS Microbiol. Rev. 1997. V. 20. P. 315-325.

13. Schultze-Lam S., Fortin D., Davis B.S., Beveridge T.J. Mineralization of bacterial surfaces // Chem. Geol. 1996. V. 132. P. 171-181.

14. Beveridge T.J. Role cellular design in bacterial metal accumulation and mineralization // Ann. Rev. Microbiol. 1989. V. 43. P. 147-171.

15. Аристовская Т.В., Зыкина Л.В. О возможности биогенного образования минералов гидроокиси алюминия в почвах влажных субтропиков // Тез. докл. 4-го делегатского съезда Всесоюз. общ-ва почвоведов. Кн. 2. Тбилиси: Изд-во АН СССР, 1981. С. 138.

16. Мирчинк Т.Г. Почвенная микология. М.: МГУ, 1988. 205 с.

17. Salinas E., Acosta I.R., Villegas O., Segovia R. Bioaccumulation of aluminum by *Aspergillus niger* isolated from aluminosilicate: 22 Reun. cien. annual. Soc. biol. San Luis, 1994 // Comun. biol. 1994. V. 12. № 3. P. 298.

18. Gadd G.M. Metals and microorganisms: a problem of definition // FEMS Microbiol. Lett. 1992. V. 100. P. 197-204.
19. Дауда Т.А. Экспериментальное изучение конкуренции за пищу между фитопланктонными организмами: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1974. 27 с.
20. Клайн Н.П., Уморин П.П. О механизме выделения водорослями органических экзометаболитов // Биол. науки. 1990. № 7. С. 52-58.
21. Саут Р., Уиттик А. Основы альгологии. М.: Мир. 1990. 597 с.
22. Френкель О.А., Садчиков А.П. Прижизненные выделения органического вещества фитопланктоном – один из показателей состояния экосистемы // Методы экологического нормирования. Харьков, 1990. С. 70.
23. Гусев М.В., Минеева Л.А. Микробиология. М.: Изд. Центр «Академия», 2003. 464 с.
24. Сакевич А.И. Экзометаболиты пресноводных водорослей. Киев: Наукова думка, 1985. 199 с.
25. Сиренко Л.А., Козицкая В.Н. Биологически активные вещества водорослей и качество воды. Киев: Наукова думка, 1988. 256 с.
26. Андреюк Е.И., Коптева Ж.П., Занина В.В. Цианобактерии. Киев: Наукова думка, 1990. 200 с.
27. Лябушева О.А. Накопление элементов (В, Мо, Se, Zn) клетками цианобактерий: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 2004. 21 с.
28. Орлеанский В.К., Герасименко Л.М., Миходек О.С., Зеленков В.С. Термофильные цианобактерии – перспективный источник нетрадиционного сырья // Актуальные проблемы инноваций с нетрадиционными природными ресурсами и создание функциональных продуктов: 3-я Российская научно-практическая конференция. М., 2005. С. 20-22.
29. Николаев Ю.А. Внеклеточные факторы адаптации бактерий к неблагоприятным условиям среды // Прикл. биохимия и микробиол. 2004. Т. 40. № 4. С. 387-397.
30. Шнюкова Е.И. Аккумуляция ионов металлов экзополисахаридами *Nostoc linckia* (Roth) Born. et Flach. (Cyanophyta) // Альгология. 2005. Т. 15. № 2. С. 172-180.
31. Parker D.L., Michalick J.E., Plude J.L., Plude M. J. Clark T.P., Egan L., Flom J.J., Rau I.C., Kumar H.D. Sorption of metals by extracellular polymers from the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* f.flos-aquae strain C3-40 // J. Appl. Phycol. 2000. V. 12. № 3. P. 219-224.
32. Quintelas C., Tavares T. Lead (II) and iron (III) removal from aqueous solution: biosorption by a bacterial biofilm supported on granular activated carbon // Resour. and Environ. Biotechnol. 2002. V. 3. № 4. P. 193-202.
33. Жилин О.В. Биосорбция и трансформация золота в присутствующих тяжёлых металлов микромицетами: Автореф. ... канд. биол. наук. Владивосток, 2003. 24 с.
34. Mandal L.B., Vlek P.L.G., Mandal L.N. Beneficial effects of blue-green algae and *Azolla*, excluding supplying nitrogen, on wetland rice fields: a review // Biol. fertil soils. 1999. V. 28(4). P. 329-342.
35. Tien Chien-Jund, Sigeo D.C., White K.N. Copper adsorption kinetics of cultured algae cells freshwater phytoplankton with emphasis on cell surface characteristics // J. Appl. Phycol. 2005. V. 17. № 5. P. 379-389.
36. Бреховских А.А. Защитные механизмы автотрофной цианобактерии *Nostoc muscorum* от токсического воздействия ионов кадмия: Автореф. ... дисс. канд. биол. наук. М., 2006. 26 с.
37. Бекасова О.Д., Орлеанский В.К., Никандров В.В. Аккумуляция кадмия, титана и алюминия цианобактерий *Nostoc muscorum* // Микробиология. 1999. Т. 68. С. 851-859.
38. Москвина М.И., Бреховских А.А., Никандров В.В. Роль гетеротрофных спутников цианобактерии *Nostoc muscorum* в синтезе сульфида кадмия // Микробиология. 2003. Т. 72. № 2. С. 284-285.
39. Бекасова О.Д., Бреховских А.А., Москвина М.И. О механизме детоксикации ионов кадмия цианобактерией *Nostoc muscorum* при участии её внеклеточных полисахаридов // Биофизика. 2002. Т. 47. № 3. С. 515-523.
40. Елинов Н.П., Ананьева Е.П., Яскович Г.А. Сорбционная активность экзогликанов по отношению к ионам тяжёлых металлов // Прикл. биохим. и микроб. 1999. Т. 35. № 2. С. 190-193.
41. Gautret P., De Wit R., Camoin G., Golobic S. Are environmental conditions recorded by the organic matrices associated with precipitated calcium carbonate in cyanobacterial microbialites? // Geobiology. 2006. V. 4. № 2. P. 93-107.
42. Громов Б.В., Павленко Г.В. Экология бактерий. Л.: Изд-во Ленинградского ун-та, 1989. 248 с.
43. Raize O., Argaman Y., Yannai S. Mechanisms of biosorption of different heavy metals by brown marine macroalgae // Biotechnol. and Bioeng. 2004. V. 87. № 4. P. 451-458.
44. Soares E.V., Durate A.P., Boaventura R.A., Soares H.M. Viability and release of complexing compounds during accumulation of heavy metals by a brewers yeast // Appl. Microbiol. and Biotechnol. 2002. V. 58. № 6. P. 836-841.
45. Лозовая О.Г., Касаткина Т.П., Подгорский В.С. Поиск биосорбентов тяжёлых металлов среди дрожжей различных таксономических групп // Микробиол. журнал. 2004. Т. 66. № 2. С. 92-101.
46. Cho Dae Haeng, Kim Eui Yong Characterization of Pb²⁺ biosorption from aqueous solution by *Rhodotorula glutinis* // Bioprocess and Biosyst. Eng. 2003. № 5. P. 271-277.
47. Bhattachacharya S., Pal Taran K., Basumajumdar A., Banik A.K. Biosorption of heavy metals by *Rhizopus arrhizus* and *Aspergillus niger* // J. Indian Chem. Soc. 2002. V. 79. № 9. P. 747-750.

48. Подгорский В. С., Касаткина Т. П., Лозовая О. Г. Дрожжи – биосорбенты тяжёлых металлов // Микробиол. журнал. 2004. Т. 66. № 1. С. 91-103.
49. Евдокимова Г.А., Мозгова Н.П. Аккумуляция меди и никеля почвенными грибами // Микробиология. 1991. Т. 60. № 5. С. 801-807.
50. Подольская В.И., Грузина Т.Г., Ульберт Э.Р., Соколовская А.С., Грищенко Н.И. Особенности влияния мышьяка на рост бактерий и АТФазную активность плазматических мембран // Прикл. биохимия и микробиология. 2002. Т. 38. № 1. С. 57-62.
51. Hu Xicheng, Boyer Gregory L. Siderophore-mediated aluminum uptake by *Bacillus megaterium* // Appl. and Environ. Microbiol. 1996. V. 62. №11. P. 4044-4048.
52. Саванина Я.В., Лебедева А.Ф., Барский Е.Л. Значение глутатионовой системы в накоплении и детоксикации тяжёлых металлов в клетках цианобактерий и микроводорослей // Вестн. МГУ. Сер. 16. 2003. № 3. С. 29-37.
53. Andrade L., Keim C. N., Farina M., Pfeiffer W.C. Zinc detoxification by a cyanobacterium from a metal contaminated by a Brazil // Braz. Arch. Biol. and Technol. 2004. V. 47. № 1. P. 147-152.
54. Попова В.В. Влияние селена и цинка на рост *Spirulina platensis* и оптимизация внутриклеточного накопления этих элементов. Дисс. ... канд. биол. наук. Москва. 2004. 91 с.
55. Арискина Е.В., Вацурина А.В, Сузина Н.Е., Гавриш Е.Ю. Кобальт- и хромсодержащие включения в клетках бактерий // Микробиология. 2004. Т. 73. № 2. С. 199-203.
56. Кулько А.Б., Марфенина О.Е. Распространение микроскопических грибов в придорожных зонах городских автомагистралей // Микробиология. 2001. Т. 70. № 5. С. 709-713.
57. Свистова И.Д., Корецкая И.И., Щербаков А.П. Стрессовая реакция мицелиальных микроорганизмов чернозёма на автотранспортное загрязнение // 4-е Научные чтения памяти профессора В.В. Стачинского. Смоленск, 2004. С. 756-760.
58. Марфенина О.Е. Антропогенная экология почвенных грибов. М.: Медицина для всех, 2005. 196 с.
59. Талалайко Н.Н. Микробиологическая индикация урбанозёмов города Воронежа: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Воронеж. 2005. 23 с.
60. Domracheva L.I., Dabakh E.V., Kondakova L.V., Varaksina A.I. Algal-mycological complexes in soils upon their chemical pollution // Eurasian Soil Science. 2006. V. 39. P. 91-97.
61. Иванова А.М., Кирцидели И.Ю., Мельник В.А. Микромицеты в антропогенно-загрязнённой среде Санкт-Петербурга // Проблемы лесной фитопатологии и микологии. Матер. 6-й Международной конференции. Москва-Петрозаводск. 2005. С. 158-162.
62. Гончаров И.А., Ровбель Н.М., Бабицкая В.Г., Соколова Т.В., Пехтерева В.С. Влияние кислотности растворов на сорбцию меди меланинсинтезирующими грибами // Микробиология и биотехнология на рубеже XXI столетия. Матер. междунар. конф. Минск, 2000. С. 38-40.
63. Ровбель Н.М., Гончарова И.А., Томсон А.Э., Пармон С.В. Связывание ионов меди грибными меланинами // Микробиология и биотехнология на рубеже XXI столетия. Матер. междунар. конф. Минск, 2000. С. 79-80.
64. Gardeatorresdey J.L., Canoaguilera I., Webb R., Gutierrezcorona F. Enhanced copper adsorption and morphological alterations of cells of copper-stressed *Mucor roxii* // Environmental toxicology and chemistry. 1997. V. 16. № 3. P. 435-441.
65. White C., Sayer J.A., Gadd G.M. Microbial solubilization and immobilization of toxic metals: Key biogeochemical processes for treatment of contamination // FEMS Microbiology Reviews. 1997. V. 20. P. 503-514.
66. Francis A.J. Microbial transformations of radioactive wastes and environmental restoration through bioremediation // J. of Alloys and Compounds. 1994. № 213/214. P. 226-231.
67. Назаров А.В., Илларионов С.А. Потенциал использования микробно-растительного взаимодействия для биоремедиации // Биотехнология. 2005. № 5. С. 54-62.