

**Биоремедиационные возможности почвенных цианобактерий (обзор)**

© 2009. Л.И. Домрачева<sup>1</sup>, д.б.н., профессор; Л.В. Кондакова<sup>2</sup>, к.б.н., заведующая кафедрой; Л.Б. Попов<sup>3</sup>, соискатель; Ю.Н. Зыкова<sup>1</sup>, аспирант

<sup>1</sup>Вятская государственная сельскохозяйственная академия,

<sup>2</sup>Вятский государственный гуманитарный университет,

<sup>3</sup>Институт биологии Коми НЦ УрО РАН,

e-mail: nm-flora@rambler.ru

В обзоре даётся оценка цианобактериям как организмам, которые способствуют оздоровлению почвы благодаря разнообразным механизмам адаптации путём подавления фитопатогенов и детоксикации поллютантов.

In the review cyanobacteria are considered as organisms that contribute to soil remediation owing to different adaptation mechanisms, by means of plant pathogens neutralization and pollutants detoxication.

Ключевые слова: цианобактерии, ремедиация, детоксикация, микробные консорциумы

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

**Оценка цианобактерий как объектов биотехнологии**

ЦБ (цианопрокариоты, цианеи, синезелёные водоросли) – древнейшие фототрофные организмы планеты. История биосферы – это в подавляющей степени история микробов и того, как они создали биосферу, в которой появились более сложно организованные существа [1]. Г.А. Заварзин [1] историю биоты на Земле представляет в виде схемы аддитивной эволюции с этапами: I. Прокариоты;

II. Прокариоты + протисты; III. Прокариоты + протисты + многоклеточные. Определяющими на каждом этапе являются первичные продуценты – оксигенные фотоавтотрофы: 1) цианобактерии; 2) цианобактерии + водоросли; 3) цианобактерии + водоросли + высшие растения.

Таким образом, единственными организмами планеты, прошедшими через её историю в неизменном виде, остаются ЦБ. Сам по себе факт их выживания и процветания в современной биосфере, резко отличной от той, в которой они зародились примерно 3,5 млрд. лет тому назад, априори свидетельствует об огромном адаптационном потенциале. В классической монографии Э.А. Штиной и М.М. Голлербаха «Экология почвенных водорослей» [2] обобщены все известные к тому времени факты выживания ЦБ в экстремальных условиях: способность длительное время сохранять жизнеспособность при засухе; выживать при очень низких и очень высоких температурах; противостоять сильной инсоляции; выдерживать радиоактивное излучение; быть толерантными к высоким концентрациям солей; выносить действие токсикантов; вегетировать в анаэробных восстановительных условиях и т. д. В прошедшие с момента выпуска этой монографии годы появились новые сведения о специфике экотопов ЦБ, механизмах их адаптации, консортивных связях, физиологических и биохимических возможностях [1, 3 – 10]. Находит подтверждение гипотеза о том, что ЦБ первородно существовали в виде симбиоза, прежде всего, с гетеротрофной

микрофлорой, выполняющей роль редуцентов и стабилизирующей существование первичного ценоза. Показано, что ни одна группа микроорганизмов не использовала в таком объёме симбиотических отношений, как ЦБ. Именно эта группа прокариотных фототрофов обеспечивает самые массовые вспышки размножения в природе, обладая способностью до предела насыщать биотопы и давать продукцию, выходящую за пределы обычной для данного биотопа, создавая «лавины живого вещества». Такая специфическая особенность связана с древностью ЦБ и может рассматриваться как биологическая адаптация, вытекающая из высокой биогеохимической энергии размножения [11]. Вступая в тесные симбиотические взаимовыгодные симбиотические связи со своими консортами, ЦБ в то же время в борьбе за жизненное пространство выделяют химические соединения, подавляющие рост других микроорганизмов [12 – 14], среди которых наибольший интерес в агрономическом плане представляют фитопатогены. При культивировании, в отличие от гетеротрофных микробов-продуцентов, ЦБ, являясь фотоавтотрофами, не требуют сред с органическими компонентами и не нуждаются в связанных соединениях азота. При этом выполняется одно из условий успешного биотехнологического производства – максимальная дешевизна питательных сред. ЦБ отвечают и второму важнейшему требованию микробной биотехнологии – высоким темпам размножения, что приводит к созданию максимальной продукции в предельно краткие сроки. Создание музейной коллекции ЦБ, с помощью которой возможен скрининг на выявление практически значимых штаммов, опирается на выделение ЦБ из природных сред. Для целей сельскохозяйственной биотехнологии наиболее удобно использовать такой природный феномен, как «цветение» почвы, при котором интенсивность размножения ЦБ и микроводорослей на поверхности почвы приводит к формированию визуально заметных налётов, плёнок, корочек с плотностью клеток до 40 млн./см<sup>2</sup>. Очень часто в ходе сезонной сукцессии или вследствие определённых антропогенных воздействий происходит монофикация подобных разрастаний, вследствие которой на долю цианобактерий приходится до 90–98% численности фототрофных популяций. Именно ЦБ создают самые прочные монодоминантные сообщества. Среди них отмечены такие виды, как *Microcoleus vaginatus* [15 – 17], *Microcoleus sp.sp.* [18], *Nostoc commune* [19,

4, 20 – 22], *Cylindrospermum licheniforme* [9], *Nostoc muscorum* [23]. В многовидовых альгоцианобактериальных сообществах в роли доминантов особенно часто выступают виды родов *Nostoc*, *Cylindrospermum*, *Scytonema*, *Microcoleus*, *Phormidium*.

Сравнительное изучение списка доминантов показывает, что это нитчатые и колониальные формы, т. е. популяции, эволюционно приспособленные к существованию в агрегированном состоянии. Это виды, которые обладают высоким коэффициентом размножения, способные быстро переходить от состояния покоя к вегетации и наоборот, без промежуточных стадий привыкания. Так, например, возобновление азотфиксации и фотосинтеза происходит через 30 минут после реувлажнения сухих цианобактериальных корочек [4]. К ускорению жизненного ритма отдельных популяций ЦБ приводит размножение сразу группами клеток: гормогониями, обрывками нитей, целыми нитями. У цилиндроспермума, например, они могут формироваться внутри спор (акинет) и содержат до 50 клеток [9]. При неблагоприятных условиях размножение данной популяции происходит интенсивнее не гормогониями, отшнуровывающимися от основных трихомов, а быстрым их формированием внутри спор с толстыми оболочками, где среда более стабильна по сравнению с поверхностью почвы. Нити внутри спор формируются за двое-трое суток, после чего высвобождаются. Наличие двух механизмов размножения (непосредственного деления клеток и образования гормогониев, а также формирование нитей внутри спор) обеспечивает преимущество цилиндроспермума перед другими ЦБ, потенциальными доминантами в определённых биотопах. Развитие другой ЦБ *Nostoc muscorum* проходит в почве через несколько стадий: 1. Прорастание споры, в результате чего протопласт делится на две равные части, оболочка лопаётся и «проросток» выходит наружу. 2. Рост и деление первичного трихома, при этом трихом периодически отчленяет от себя отдельные гормогонии, которые тоже энергично растут. В полевых условиях уже на третьи-пятые сутки трихом перестаёт отчленять гормогонии, но продолжает активно расти. Постепенно формируются колонии. 3. Стадия колонии начинается с разрастания трихома во всех трёх плоскостях, чем и обеспечивается формирование шаровидно-приплюснутых образований. Трихом продолжает активно расти и выделяет слизь. 4. Гормогонияльная стадия

начинается с образования внутри колонии газовых пузырьков. Скопление газа внутри колонии приводит к разрыву трихома в одном или нескольких местах и распаду трихома на массу гормогониев, которые расползаются по субстрату со скоростью 1–2 мм/сек. За период активного движения гормогонии отползают от материнской колонии на расстояние 2–3 см, после чего останавливаются, растут, появляются гетероцисты, в которых идёт процесс азотфиксации, затем гормогониальная и колониальная стадии многократно повторяются. 5. Спорообразование наступает, когда внешние условия не благоприятствуют дальнейшему размножению ЦБ при помощи гормогониев [23].

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

Подобные механизмы размножения и расселения в почве ЦБ сохраняют и при реинтродукции, при внесении их биомассы вместе с посевным растительным материалом [9].

### Цианобактерии – антагонисты фитопатогенов

Агрессивность фитопатогенов, вызывающих массовые заболевания сельскохозяйственных, лесных и декоративных культур, не снижается, несмотря на широко применяемые химические средства защиты растений. Более того, круг фитопатогенов постоянно расширяется за счёт перехода многих сапротрофных микроорганизмов к факультативному или облигатному паразитизму [24]. Этому во многом способствует выведение высокопродуктивных сортов растений, требующих строгого соблюдения агротехники, которые на малейшее ухудшение условий питания, водоснабжения, освещения отвечают ослаблением иммунитета. Подрывается иммунитет растений и в результате загрязнения окружающей среды, что также открывает «ворота» инфекциям.

В настоящее время в защите растений большие надежды возлагают на использование биопрепаратов, содержащих микробы-антагонисты. Среди отселектированных штаммов, обладающих сверхсинтезом антибиотиков, известны микромицеты, граммотрицательные и грамположительные бактерии, включая особые мицелиальные формы –

актиномицеты. Особенно успешно применение комплексных, искусственно сконструированных микробных консорциумов, в которых агрономически полезные свойства одних микробов дополняются антагонистической, ростстимулирующей, гидролитической активностью других микроорганизмов. Однако по-прежнему наиболее остро стоят вопросы поиска среди антагонистических штаммов наиболее ранних колонизаторов ризопланов, которые бы становились первопоселенцами на корнях, опережая патогенов [25]. В этом плане фототрофы практически не привлекают внимания разработчиков биопрепаратов. Одна из причин состоит в том, что в ризосфере культурных растений фототрофы и, в частности, ЦБ находятся в таком малом количестве (десятки тысяч клеток/г), что не могут реально оказывать ингибирующий эффект на вредные микроорганизмы. Пик их размножения всегда приурочен к поверхности почвы в периоды «цветения», и территориально они удалены и от стеблей, и от корней растений. В то же время многочисленные лабораторные испытания показывают, что в ряду антагонистов они могут занять лидирующие позиции по сравнению с сапротрофами, выделяя активные бактерицидные и фунгицидные соединения. Более того, при воздействии на здоровое растение ЦБ оказывают стимулирующее влияние [4, 9, 26, 27]. Именно ЦБ принадлежит особое место среди микроорганизмов, так они выделяют в окружающую среду широчайший спектр биологически активных веществ. В многокомпонентной системе этих соединений идентифицированы производные алифатических терпенов, терпеновые спирты, эфиры, эфирные масла, альдегиды, летучие кислоты, фенолы, ауксины, антибиотики, алкалоиды, сапонины, фитогормоны [7, 14, 28 – 40].

Наиболее последовательные и длительные исследования антагонистической активности почвенных ЦБ проводятся на кафедре ботаники, физиологии растений и микробиологии им. Э.А. Штиной Вятской государственной сельскохозяйственной академии. В частности, в сериях лабораторных, вегетационных и полевых опытов показано, что многие штаммы альгологически чистых культур ЦБ вызывают резкое угнетение популяций особо опасных фитопатогенных грибов р. *Fusarium*. Так, при культивировании на искусственных питательных средах происходит замедление роста, усыхание и лизис мицелия

*Fusarium culmorum*, *F. nivale* и *F. oxysporum* [9, 41]. Столь же велика антифузариозная активность ЦБ при совместном развитии популяций в почве, лишённой высших растений, т. е. в период, когда фузариоз находится на стадии сапрофитного существования. Под влиянием *Nostoc paludosum*, *N. linckia* и *Microchaeta tenera* через неделю экспозиции в почве прекращается развитие мицелия гриба, хотя в контрольном варианте этот показатель превышает 5 м/см<sup>2</sup> почвы. Сильный фунгицидный эффект отмечен у ЦБ на фоне провокационного заражения семян злаков и бобовых культур при проведении вегетационных опытов [41 – 44].

Серия полевых испытаний убедительно доказала результативность цианобактериальной обработки семян хвойных в условиях лесопитомников [45 – 48]. Искусственные древостои, к которым относятся и лесные питомники, изначально являются неустойчивыми экосистемами и вследствие этого разрушаются грибами биотрофного комплекса сильнее, чем естественные лесные сообщества. Фитопатогенные грибы в лесопитомниках, поражающие живые саженцы, способны к быстрому накоплению биомассы, формированию высокой патогенности и агрессивности и, как следствие, к масштабному поражению сеянцев с формированием очагов распространения, усыхания и накопления патогенов [49]. В течение нескольких лет в Кировской области массовая гибель сеянцев ели была отмечена в лесопитомнике Слободского лесхоза, а сосны – в Юмском лесопитомнике Свечинского лесхоза. Обработка однолетних сеянцев ели полужидкой (0,5% агаризованная среда) культурой *Nostoc paludosum* с титром 800 тыс. кл./мл увеличила годовой прирост сеянцев на 44%, количество здоровых растений возросло на 17,1% [44, 46]. При высаживании сеянцев на лесокультурные площади с цианобактериальной обработкой корневой системы их приживаемость увеличилась на 10%. В полевом опыте для сохранения сеянцев сосны использовали различные методики применения ЦБ: предварительное замачивание семян в чистых и смешанных культурах ЦБ; полив инокулятом после посева семян; обработку корневой системы двухлетних саженцев [44, 48]. Использование тройной смеси культур (*N. paludosum* + *N. linckia* + *Microchaete tenera*) было наиболее эффективным, вызвало увеличение прироста сеянцев на 45%, а саженцев – на 200% по сравнению с контролем.

В городских экосистемах особенно чувствительны к болезням цветочные культуры, так как происходит наложение патогенного фона на химическое загрязнение урбаноэмов. Красота городов во многом определяется степенью их озеленения и декоративного убранства. Постоянно растёт площадь городских цветников не только в парках, скверах и дворах, но непосредственно на улицах, возле торговых, учебных и офисных зданий. Пестицидная обработка семян и рассады в условиях города совершенно не желательна. Поэтому и в данном случае наиболее приемлемы биометоды защиты растений. Была проведена серия опытов с различными сортами астр, в ходе которых установили защитное действие чистых культур ЦБ и при выращивании рассады, и при посадке растений в открытый грунт [50 – 52]. При этом эффективность применения ЦБ *Nostoc paludosum* была выше, чем таких сертифицированных препаратов, как Гамаир, Алирин Б, Байкал-ЭМ1.

Все описанные выше исследования проведены с альгологически чистыми культурами ЦБ, т. е. штаммы очищены от фототрофов (водорослей и других ЦБ), но в своих чехлах содержат бактерии-спутники. Их видовой состав и численность чрезвычайно разнообразны: аммонификаторы, олигонитрофилы, денитрификаторы, актиномицеты [53] меняются в зависимости от изменяющихся условий. Вероятно, клетки фототрофа «рекрутируют» в сообщество бактерии, помогающие ему выжить в конкретных условиях, ограничивая доступ других, то есть регулируют их состав [10]. Партнёры цианобактериальных комплексов взаимосвязаны так, что конечные продукты жизнедеятельности одного вида служат ресурсом для другого, а изъятие этих ресурсов – необходимое условие поддержания разницы концентраций субстрата и продукта. Разнообразие биохимических и физиологических реакций, осуществляемых ЦБ, приводит к неоднозначным последствиям для организмов, проживающих в совместных с ЦБ местообитаниях. Часть выделяемых соединений используется другими организмами для биосинтетических и энергетических нужд. Другие соединения могут выступать в качестве специфических химических раздражителей – биостимуляторов или биоцидов. Исследования, проведённые в последние годы, свидетельствуют о том, что при замене аборигенной микрофлоры бактерий-спутников ЦБ на агрономически полезные штаммы бактерий можно

получить цианобактериальные консорциумы, обладающие высоким агробиотехнологическим потенциалом [42, 44, 54 – 57]. С этой целью выделяют из коллекции ЦБ наиболее эффективные по накоплению биомассы и технологичности культивирования штаммы; проверяют наличие у них антагонистического и ризогенного эффекта; разрабатывают систему получения аксеничных культур; «подсаживают» в слизь аксеничных культур определённые полезные штаммы азотфиксирующих бактерий или бактерий-антагонистов. Гомеостатическое состояние консорциума достигается при заражении ЦБ, находящихся в логарифмической стадии роста и при титре каждого бактериального партнёра не выше 10<sup>6</sup> кл./мл культуральной среды. При этом гетеротрофные партнёры занимают место естественных бактерий-спутников, капсулируясь в слизи ЦБ. Создание би- и трёхкомпонентных консорциумов ЦБ и хемотрофных бактерий (штаммы различных видов *Rhizobium*, *Agrobacterium radiobacter*, *Pseudomonas fluorescens*, *Arthrobacter mysorens*) показало, что искусственные консорциумы могут длительное время расти и сохраняться в течение нескольких лет на чисто минеральных безазотистых средах, при этом хемотрофные партнёры существуют за счёт прижизненных экссудатов ЦБ и веществ их слизи. ЦБ не элиминируют подсаживаемых бактериальных спутников, не отмечено антагонизма между ЦБ и «вселенцами». Защитная роль ЦБ для сапротрофных партнёров сохраняется и при их интродукции в почву. Введение в почву инокулюма через семена или путём поверхностной обработки почвы сопровождается изменением микробиологического статуса почвы в сторону, полезную для высших растений: увеличивается высота растений, количество листьев, содержание сухого вещества, длина и объём корневой системы, урожайность, ингибируется развитие фитопатогенов. Таким образом, цианобактериальные консорциумы с программируемым составом (для них предлагается название агроциан) являются перспективными и действенными биопрепаратами на современном уровне развития сельского хозяйства.

#### Детоксикационные возможности цианобактерий

Второй практически значимой способностью ЦБ является их способность к обез-

вреживанию токсикантов. Перечень поллютантов, попадающих в почву в результате деятельности человека, чрезвычайно велик и включает вещества естественного происхождения и искусственно синтезированные. К числу приоритетных загрязнителей биосферы относятся нефть и нефтепродукты, соли тяжёлых металлов (ТМ), радионуклиды, пестициды. Степень их стойкости и скорость деградации различны и во многом определяются наличием организмов, способных их усваивать, детоксифицировать, гидролизовать, обезвреживать. Механизмы трансформации ксенобиотиков различны у разных организмов и могут быть обусловлены морфологическими и физиологическими особенностями [58]. В круге организмов-биоремедиаторов ЦБ выделяются многообразием путей обезвреживания поллютантов.

В первую очередь адаптация ЦБ к неблагоприятным внешним воздействиям обусловлена интенсивным выделением внеклеточной слизи. Доля этих веществ в общем балансе клетки весьма существенна и составляет примерно 30% связываемого за сутки углерода или 40% чистой суточной продукции фотосинтеза [59]. При этом указанные объёмы могут значительно колебаться как в сторону уменьшения, так и в сторону увеличения в зависимости от вида, физиологического состояния и функциональной активности клеток и условий окружающей среды [60].

Образование гелеподобных слизистых частиц (полисахаридных или полипептидных) многофункционально. Для структурно-функциональной организации микробных популяций в виде биоплёнок межклеточный слизистый матрикс рассматривается как элемент структуры колоний, играющий роль интегрирующего компонента в обеспечении жизнеспособности и нормального функционирования популяций, представляющих собой полиморфные многоклеточные системы [61 – 63]. Биоплёнки являются одним из видов микробных консорциумов, играющих важнейшую роль в биосферных геохимических процессах. В их развитии чрезвычайно важна межклеточная коммуникация посредством ауторегуляторов, например, галогенофуранов [64]. Эти структурированные сообщества являются способом защиты клеток от стрессовых условий [65]. Предполагается, что в случае биоплёнок затруднено проникновение действующего токсического начала в глубинные слои. Удалённые

от поверхности клетки успевают перейти в устойчиво-адаптационное состояние, если для этого требуется меньше времени, чем проникновение и действие антимикробного агента [66]. Например, установлено, что чувствительность ЦБ *Nostoc paludosum* к ионам свинца резко возрастает при разрушении биоплёнки этой ЦБ и снижении титра клеток, количество погибших клеток ностока повышается при этом в 8 раз [67].

Гликокаликс (выделяемая ЦБ слизь) может рассматриваться как иммобилизованная вода в матриксе полимера с очень высокой механической плотностью сообщества, соответствующей примерно 1–2% агаризованной среды. Экзополимеры в подобных сообществах удерживают организмы внутри локального пространства и обеспечивают макростабильность по отношению к физическим факторам (вымыванию), обеспечивают макроструктуру сообщества с оптимальными диффузными расстояниями, создают транспортные «коллоиды» для проникновения питательных веществ, ограничивают проникновение вредных факторов как химической природы, так и мелких хищников – протист [1]. Поэтому биоплёнки нельзя рассматривать только как простую сумму составляющих их клеток: они представляют собой качественно новый тип сообществ, которые можно рассматривать как «города микробов» [68]. Способность к гиперсинтезу экзоцеллюлярных слизей у ЦБ нашла, в частности, практическое применение при мелиорировании почв. Разработаны методы и аппаратура для приготовления и рассеивания ЦБ инокулянтов по почвенной поверхности. После контакта с водой ЦБ переходят из состояния покоя в активную стадию и начинают связывать частички мелиорируемой почвы, образуя почвенные агрегаты и содействуя структурированию почвы [69]. Скорость перехода из покоя к быстрой активации процессов жизнедеятельности (фотосинтез, азотфиксация, деление клеток) при регидратации у ЦБ очень высока и составляет 10 – 20 мин. [4, 70, 71].

Экссудация слизи приводит к проявлению у ЦБ сорбционных свойств, способствующих внеклеточной детоксикации поллютантов [72 – 75]. Чем большее количество слизи выделяется, тем полнее связываются поллютанты из раствора [76]. Связывание ТМ осуществляется как полисахаридами, так и липофильной фракцией клеток [77]. Более того, возможна дистанционная детоксикация, при которой система защиты

ЦБ от ТМ включает связывание металла не только клеточными структурами, слизистой оболочкой, но и экзополисахаридами в культуральной среде [78]. Различные ЦБ обладают разной сорбционной способностью. Так, обнаружено, что поглощение свинца из жидкой среды составляет у *N. paludosum* около 80%, у *N. muscorum* – 91,3% от изначальной концентрации [79]. Сорбционная ёмкость различных штаммов ЦБ р. *Phormidium* колебалась (в мг металла/г сорбента) от 5 до 150 для меди, от 5 до 400 для свинца, от 5 до 340 для урана [80]. При этом биомасса ЦБ может многократно использоваться в циклах сорбции-десорбции металла без снижения эффективности его удаления, что уже применяется в специальных установках по очистке сточных вод [81].

Существуют и другие адаптационные механизмы, позволяющие ЦБ выживать в условиях сильного загрязнения. В частности, экспериментально доказано, что внутри клетки большую роль в связывании ионов ТМ имеет глутатион и ферменты глутатионпероксидазы и глутатионредуктазы, поддерживающие его окислительно-восстановительное состояние. Предполагают, что глутатионовая система может служить первой линией обороны в системе защиты клеток от ТМ в период, предшествующий формированию такого важного инструмента защиты, как металлсвязывающие белки [82]. Образование внутри клеток нерастворимых сульфидов – также один из способов детоксикации ТМ, обнаруженный у *Nostoc muscorum* и *Plectonema boryanum* [83, 84]. У ряда ЦБ в загрязнённых средах наблюдается увеличение числа гранул гликогена и образование полифосфатных гранул, которые захватывают ионы ТМ, находящиеся в избытке [85]. Предлагается использование в качестве биоремедиационного агента ЦБ *Phormidium valderianum*, которая активно разлагает фенол за счёт наличия ферментов полифенолоксидаза и лакказы [86].

В детоксикации поллютантов важную роль играют гетеротрофные спутники ЦБ, биомасса которых в зависимости от фазы роста фототрофного партнёра составляет 3,36 – 12,26% по отношению к биомассе цианопрокариот [87]. Например, гетеротрофные спутники участвуют в синтезе сульфидов ТМ в слизи ЦБ [88].

Особенно детально изучены бактериальные консорциумы ЦБ, обитающих в нефтезагрязнённых почвах [89 – 95]. Установлено, что в чехлах ЦБ, способных расти в присутствии

неочищенной нефти и разлагать её компоненты, живут бактерии, окисляющие углеводороды, относящиеся к альфа, бета и гамма подклассам *Proteobacteria*, а также группе *Cytophaga/Flavobacterium/Bacteroides*. Отмечено присутствие азотфиксаторов, близких к *Rhizobium* и *Agrobacterium*. Это означает, что, по крайней мере, некоторые бактерии консорциума осуществляют азотфиксацию и разложение углеводов в чехле ЦБ, в то время, как ЦБ снабжают их «жилльём» и продуктами фотосинтеза – кислородом и органическим веществом. Цианобактериальный компонент данных консорциумов представлен такими видами, как *Nostoc commune*, *Microcoleus chthonoplastes*, *Phormidium tenuissimum*, *Synechocystis minuscula*, *Synechococcus elongates*, *Oscillatoria spp.* Выделенные из нефтезагрязнённых обитаний цианобактериальные сообщества способны не только адаптироваться к нефти, но и активизировать процесс очистки от нефти как водных, так и почвенных экосистем. Было обнаружено, что при внесении в загрязнённую почву наращенной биомассы осцилляториевого сообщества эффективность очистки почвы от нефтепродуктов за 30 – 90 дней доходила до 100% в зависимости от концентрации нефтепродукта. Активизация деятельности сообщества и интенсификация процессов деструкции загрязнителя зависела не от внесённой биомассы, а от числа внесённых отрезков нитей ЦБ, так как из любого отрезка образуется одна зона зарастания, распространение которой не зависит от изначальной биомассы [96].

Доказано снижение токсичности такого специфического загрязнителя, как метилфосфоновая кислота, в тех случаях, когда в среде выращивания семян пшеницы, пелюшки и горчицы присутствовали природные плёнки *Nostoc commune* [97], а также при внесении в почву суспензии *Nostoc paludosum* [98].

Таким образом, краткий обзор экологических возможностей ЦБ показывает, что эти организмы в виде монокультур, искусственно сконструированных цианобактериальных консорциумов или природных биоплёнок, являются перспективными объектами для разработки новых методов и приёмов реабилитации почв, фитотоксичных вследствие химического или биологического (накопление фитопатогенов и фитотоксинов) загрязнения. При этом использование ЦБ позволяет решить одну из основных задач почвенной биотехнологии – повышение скорости вос-

становительных процессов при абсолютной экологической безопасности применяемых интродуцентов.

### Литература

1. Заварзин Г.А. Лекции по природоведческой микробиологии. М.: Наука, 2003. 348 с.
2. Штина Э.А., Голлербах М.М. Экология почвенных водорослей. М.: Наука, 1976. 143 с.
3. Гусев М.В., Никитина К.А. Цианобактерии (физиология и метаболизм). М.: Наука, 1979. 228 с.
4. Панкратова Е.М. Роль азотфиксирующих синезелёных водорослей (цианобактерий) в накоплении азота и повышении плодородия почвы: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М. 1981. 39 с.
5. Заварзин Г. А., Крылов Н.Н. Цианобактериальные сообщества – колодец в прошлое // Природа. 1983. №3. С. 59-68.
6. Панкратова Е.М. Участие цианобактерий в круговороте азота в почве и создании её плодородия // Успехи микробиологии. М.: Наука, 1987. Т. 21. С. 212-242.
7. Андреюк Е.И., Коптева Ж.П., Занина В.В. Цианобактерии. Киев: Наукова думка, 1990. 200 с.
8. Панкратова Е.М. Почвенные цианобактерии в прошлом Земли и их экологическая роль в настоящем и возможная в будущем // Экология и почвы. Пущино. 2001. С. 84-104.
9. Домрачева Л.И. «Цветение» почвы и закономерности его развития. Сыктывкар. 2005. 336 с.
10. Панкратова Е.М., Трефилова Л.В. Симбиоз как основа существования цианобактерий в естественных условиях и в конструируемых системах // Теоретическая и прикладная экология. 2007. № 1. С. 4-14.
11. Вернадский В.И. Химическое строение биосферы Земли и её окружения. М.: Наука, 1965. 523 с.
12. Сиренко Л.А. Физиологические основы размножения синезелёных водорослей в водохранилищах. Киев: Наукова думка, 1972. 203 с.
13. Кульский Л.А., Сиренко Л.А., Шкавро Э.Н. Фитопланктон и вода. Киев: Наукова думка, 1986. 134 с.
14. Сиренко Л.А., Козицкая В.Н. Биологически активные вещества водорослей и качество воды. Киев: Наукова думка, 1988. 256 с.
15. Маркова Г.И. Динамика развития синезелёной водоросли *Microcoleus vaginatus* (Vauch.) Com. в группировке шибляка (миндальника эфемерно-ячменного) // Ботанический журнал. 1976. №3. С. 369-373.
16. Шушуева М.Г. Формирование водорослевых группировок на отвалах угольных разработок в Кузбассе: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 1977. 24 с.
17. Belnap J., Gardner J. Soil microstructure in soils of the Colorado plateau: the role of the cyanobacterium *Microcoleus vaginatus* // Great Basil Natur. 1993. V. 53. №1. P. 40-47.

18. Danin A., Bar-Or Y., Dor I., Yisraeli I. The role of cyanobacteria in stabilization of sand dunes in Southern Israel // *Ecol. Mediter.* 1989. V. 15. № 1-2. P. 55-64.
19. Носкова Т.С. Сообщества водорослей некоторых почв Кировской области: Дис. ... канд. биол. наук. Киров. 1968. 286 с.
20. Дубовик И.Е. Водоросли эродированных почв и альгологическая оценка почвозащитных мероприятий. Уфа: Изд-во Башк. ун-та, 1995. 156 с.
21. Закирова З.Р. Синезелёные водоросли (цианобактерии) антропогенно-нарушенных почв и их консортивные связи: Дис. ... канд. биол. наук. Уфа. 2006. 208 с.
22. Домрачева Л.И., Кондакова Л.В., Пегушина О. А., Фокина А.И. Биоплёнки *Nostoc commune* – особая микробная сфера // Теоретическая и прикладная экология. 2007. № 1. С. 15-19.
23. Морарь С.Н. Особенности развития водорослей на рисовых полях Кубани: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Краснодар. 1973. 24 с.
24. Монастырский О.А. Факторы эволюции высокотоксикогенных штаммов рода *Fusarium* в агроценозе // С.-х. биология. Сер. Биология растений. 1998. № 1. С. 28-34.
25. Кураков А.В. Грибы в круговороте азота в почвах: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Москва. 2003. 50 с.
26. Калинин А.А. Цианобактерии как возможные компоненты диазотрофных микробных ассоциаций и их влияние на растения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва. 1995. 23 с.
27. Панкратова Е.М., Зяблых Р.Ю., Ковина А.Л., Трефилова Л.В., Устюжанин И.А. Исследование формирования и эффективность в агробиотехнологии цианобактериальных консорциумов // 60 лет высш. аграр. образ. Северо-Востока Нечерноземья: Матер. 1 Всерос. науч.-практ. конф. Киров. 2004. С. 161 – 163.
28. Кирпенко Ю.А., Сиренко Л.А., Орловский В.М. Лукина Л.Ф. Токсины синезелёных водорослей и организм животного. Киев: Наукова думка, 1977. 250 с.
29. Сакевич А.И. Экзометаболиты пресноводных водорослей. Киев: Наукова думка, 1985. 199 с.
30. Бершова О.И., Коптева Ж.П., Танцюренко Е.В. Взаимоотношения синезелёных водорослей – возбудителей «цветения» воды с бактериями // «Цветение» воды. Киев: Наукова думка, 1982. С. 334-345.
31. Горюнова С.В., Ржанова Г.Н., Орлеанский В.К. Синезелёные водоросли (биохимия, физиология, роль в практике). М.: Наука, 1969. 228 с.
32. Silvey J.K., Wyatt J.T. The interrelationship between fresh-water bacterial, algae and actinomycetes in south bewestern reservoirs // Structure and function fresh-water microlidae communit. Blacksburg: Cambridge, 1973. 249 p.
33. Kajiyuma S., Kanzaki Y., Kawazu K., Kobayashi A. Nostofungicide, an antifungal lipopeptide from the fieldgrown terrestrial blue-green alga *Nostoc commune* // *Tetrahedron Lett.* 1998. V. 39(22). P. 3737-3740.
34. Кадырова Г.Х. Продукция ауксинов цианобактериями // *Узб. биол. ж.* 2004. № 4. С. 9-13.
35. Орлеанский В.К., Герасименко Л.М., Миходюк О. С., Зеленков В. Н. Теромофильные цианобактерии (синезелёные водоросли) – перспективный источник нетрадиционного сырья // Актуальные проблемы инноваций с нетрадиционными природными ресурсами и создания функциональных продуктов: Матер. 3-й Рос. науч.-практ. конф. М. 2005. С. 20-22.
36. Scholz B., Liebezeit G. Chemical screening for bioactive substances in culture media of microalgae and cyanobacterial from marine and brackish water habitats: First results // *Pharm. Biol.* 2006. V. 44. № 7. P. 544-549.
37. Sergeeva E., Liamer A., Beryman B. Evidence for production of the phytohormone indole-3-acetic acid by cyanobacteria // *Planta.* 2002. V. 215. № 2. P. 229-238.
38. Vardi A., Schatz D., Beeri K., Levine A., Kaplan A. Cyanobacterium-dinoflagellate cross-talk, may determine the dynamics and composition of the phytoplankton assemblage // 5 European Workshop on the Molecular Biology of cyanobacteria. Stocholm. 2002. P. 10.
39. Volk R.-B. Screening of microalgal culture media for presense of algicidal compouds and isolation and identification of two bioactive metabolites, excreted by the cyanobacteria *Nostoc insulare* and *Nodularia harveyana* // *J. Appl. Phycol.* 2005. V. 17. № 4. P. 339-347.
40. Asthana R.K., Strivastava a., Singh A.P. Identification of an antimicrobial entity from the cyanobacterium *Fischerella sp.*, isolated from bark *Azadirachta india (Neem)* // *J. Appl. Phycol.* 2006. V. 18. № 1. P. 33-39.
41. Домрачева Л.И., Трефилова Л.В., Ветлужских И.Л. Цианобактериальное ингибирование фузариозных инфекций // Вопросы экологии и природопользования в аграрном секторе. М.: АНК, 2003. С. 236-240.
42. Калинин А.А., Домрачева Л.И., Третьякова А.Н., Трефилова Л.В. Антагонистическое действие почвенных цианобактерий на фитопатогенный гриб *Fusarium culmorum* и перспективы их использования для биологической защиты растений от заболеваний // Здоровье – Питание – Биологические ресурсы: Матер. Междунар. науч.-практ. конф., посв. 125-летию со дня рожд. акад. Н.В. Рудницкого. Киров. 2002. Т.1. С. 377-383.
43. Домрачева Л.И., Трефилова Л.В., Ветлужских И.Л. Цианобактериальный контроль за развитием фитопатогенных грибов // Актуальные проблемы регионального экологического мониторинга: теория, методика, практика: Матер. Всерос. науч. шк. Киров. 2003. С. 242-245.
44. Трефилова Л.В. Использование цианобактерий в агробиотехнологии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов. 2008. 25 с.
45. Третьякова А.Н., Трефилова Л.В., Домрачева Л.И., Гребнева О.И. Потенциал цианобактерий в борьбе



с патогенными грибами ели // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства: Матер. Междунар. науч.-практ. конф., посв. 80-летию ВНИИОЗ. Киров, 2002. С. 517-518.

46. Домрачева Л.И., Трефилова Л.В. Использование почвенных цианобактерий при выращивании посадочного материала ели и сосны // Почвы – национальной достояние России: Матер. IV съезда Докучаевского общества почвоведов. Новосибирск. 2004. Кн. 2. С. 330.

47. Панкратова Е.М., Трефилова Л.В., Домрачева Л.И., Третьякова А.Н. Подавление микопаразитов ели и грибных заболеваний сельскохозяйственных культур с помощью цианобактерий // Проблемы лесной фитопатологии и микологии: Матер. междунар. конгресса. М. 2002. С. 172-175.

48. Домрачева Л.И., Трефилова Л.В., Третьякова А.Н., Гребнева О.И., Дудолова Г.М. Биологическая защита семян от болезней в питомниках // Леса Кировской области. / Под ред. Видякина А.И., Ашихминой Т.Я., Новосёлова С.Д. Киров: ОАО «Кировская областная типография», 2008. С. 292-299.

49. Стороженко В.Г. Стратегии и функции грибных сообществ лесных экосистем // Грибные сообщества лесных экосистем. М.-Петрозаводск. 2000. С. 37-41.

50. Ковина А.Л., Попов Л.Б., Домрачева Л.И., Ковин Д.А. Перспективы применения биопрепаратов при выращивании декоративных культур // Проблемы региональной экологии в условиях устойчивого развития: Матер. Всерос. науч.-практ. конф. Ч. 2. Киров. 2007. С. 83-85.

51. Ковина А.Л., Домрачева Л.И., Попов Л.Б., Калинин А.А., Елькина Т.С. Защитное действие биопрепаратов при выращивании рассады декоративных культур // Региональные и муниципальные проблемы природопользования: Матер. 10-й Всерос. науч.-практ. конф. Киров. 2008. С. 104-105.

52. Ковина А.Л., Попов Л.Б., Домрачева Л.И., Елькина Т.С., Ковин Д.А. Применение биопрепаратов при выращивании астр в городской среде // Проблемы региональной экологии в условиях устойчивого развития: Матер. VI-й Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участ. Ч. 2. Киров: Изд-во «О-Краткое», 2008. С. 279-281.

53. Штина Э.А., Панкратова Е.М. Взаимодействие азотфиксирующих синезелёных водорослей с микроорганизмами-спутниками // Актуальные проблемы биологии синезелёных водорослей. М. 1974. С. 61-78.

54. Ковина А.Л. Микробные агроконсорциумы на основе цианобактерий: Автореф. ... дис. канд. биол. наук. Москва. 2001. 23 с.

55. Панкратова Е.М., Зяблых Р.Ю., Калинин А.А., Ковина А.Л., Трефилова Л.В. Конструирование микробных культур на основе синезелёной водоросли *Nostoc paludosum* Kütz. // Альгология. 2004. Т.14. № 4. С. 445-458.

56. Панкратова Е.М., Трефилова Л.В., Зяблых Р.Ю., Устюжанин И. А. Цианобактерия *Nostoc paludosum* Kütz как основа для создания агрономически полезных микробных ассоциаций на примере бактерий р. *Rhizobium* // Микробиология. 2008. Т. 77. № 2. С. 266-272.

57. Зяблых Р.Ю. Консорциумы микроорганизмов на основе почвенных азотфиксирующих цианобактерий и их агробиотехнологический потенциал: Автореф. ... канд. биол. наук. Ставрополь. 2008. 18 с.

58. Фокина А.И., Домрачева Л.И., Широких И.Г., Кондакова Л.В., Огородникова С.Ю. Микробная детоксикация тяжёлых металлов (обзор) // Теоретическая и прикладная экология. 2008. № 1. С. 4-10.

59. Fogg G.E. Nalewaiko Cr., Watt W.D. Extracellular products of phytoplankton photosynthesis // Pro. Roy. Soc. Ser. Biol. Sci. 1965. V. 162. № 989. P. 517-534.

60. Moore B.G., Tischer R.G. Biosynthesis of extra cellular polysaccharides by the blue-green alga *Anabaena flos-aquae* // Can. J. Microbiol. 1965. V. 11. № 6. P. 877-885.

61. Azam F., Fonda U.S., Funari E. Significance of bacteria in the mucilage phenomenon in the northern Adriatic sea // Ann. Ist. Super. Sanita. 1999. V. 35. № 3. P. 411-419.

62. Surette M.G. Interaction and communication in mixed microbial communities // Bacterial neural net works: Euresco conf. 2002. P. 14.

63. Sutherland I.W. A natural terrestrial biofilms // J. Ind. Microbiol. Biotechnol. 1996. V. 17 (3/4). P. 185-189.

64. Николаев Ю.А., Плакунов В.К. Биоплёнка – «город микробов» или аналог многоклеточного организма? // Микробиология. 2007. Т. 76. № 2. С. 149-163.

65. Jefferson K.K. What drives bacteria to produce a biofilm // FEMS Microbiol. Lett. 2004. V. 236. P. 163-173.

66. Szomolay B., Klapper I., Ockery J., Stewart P.S. Adaptive responses to antimicrobial agents in biofilms // Environ. Microbiol. 2005. V. 7. № 8. P. 1186-1191.

67. Домрачева Л.И., Кондакова Л.В., Ашихмина Т.Я., Огородникова С.Ю., Олькова А.С., Фокина А.И. Применение тетразольно-топографического метода определения дегидрогеназной активности цианобактерий в загрязнённых средах // Теоретическая и прикладная экология. 2008. № 2. С. 23-28.

68. Watnick P., Kolter R. Biofilm, city of microbes // J. Bacteriol. 2000. V. 182. P. 2675-2679.

69. Riley M.A. Orr M.J. Johansen J.R. Cyanobacterial inoculants for land reclamation // Engineering Technology, Inc. № 09/245032; Pat. USA 6228136, 08.05.01.

70. Kazuhiko S., Manabu H., Junko N., Takaharu Y., Hiroyuki K. Recovery of photosynthetic systems during rewetting is quite rapid in a terrestrial cyanobacterium *Nostoc commune* // Plant and Cell Physiol. 2002. № 2. P. 170-176.

71. Harel Y., Ohad I., Kaplan A. Activation of photosynthesis and resistance to photoinhibition in cyanobacteria within biological desert crust // *Plant Physiol.* 2004. V. 136. № 2. P. 3070-3079.
72. Дмитриева А.Г. Влияние ионов металлических руд и концентратов на рост и развитие *Microcystis aeruginosa* Kütz. Emend. Elenk. в культуре // «Цветение» воды. Вып. 2. Киев: Наукова думка, 1969. С. 207-215.
73. Шнюкова Е.И. Аккумуляция ионов металлов экзополисахаридами *Nostoc linckia* (Roth) Born. et Flach. (Cyanophyta) // *Альгология.* 2005. Т.15. № 2. С. 172-180.
74. Parker D.L., Michalick J.E., 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 flos-aquae strain C 3-40* // *J. Appl. Phycol.* 2000. V. 12. № 3. P. 219-224.
75. Бреховских А.А. Защитные механизмы автотрофной цианобактерии *Nostoc muscorum* от токсического воздействия ионов кадмия: Автореф. ... дис. канд. биол. наук. Москва, 2006. 26 с.
76. 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.
77. Лябушева О.А. Накопление элементов клетками цианобактерий: Автореф. ... дис. канд. биол. наук. М.: МГУ, 2004. 21 с.
78. Бекасова О.Д., Бреховских А.А., Москвина М.И. О механизме детоксикации ионов кадмия цианобактерией *Nostoc muscorum* при участии её внеклеточных полисахаридов // *Биофизика.* 2002. № 3. С. 515-523.
79. Фокина А.И. Влияние свинца на структуру фототрофных микробных комплексов почвы: Автореф. ... дис. канд. биол. наук. Сыктывкар, 2008. 23 с.
80. Кузякина Т.И. Экология и геохимическая деятельность микроорганизмов на активных вулканах и в гидротермах. Владивосток: Дальнаука, 2004. 251 с.
81. Paperi R., Michaletti E., Philippis R. Optimization of copper sorbing-desorbing cycles with confined cultures of the exopolysaccharide-producing cyanobacterium *Cyanospira capsulate* // *J. Appl. Microbiol.* 2006. V. 101. № 6. P. 1351-1356.
82. 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.
83. Бекасова О.Д., Орлеанский В.К., Никандров В.В. Аккумуляция кадмия и алюминия цианобактерией *Nostoc muscorum* // *Микробиология.* 1999. Т. 68. С. 851-859.
84. Lengke M.F., Ravel B., Fleet M.E., Wanyer G., Gordon R.A., Southam G. Mechanisms of gold bioaccumulation by filamentous cyanobacteria from gold (III) – chloride complex // *Environ. Sci. and Technol.* 2006. V. 40. № 20. P. 6304-6309.
85. Andrade L., Keim C.N., Farina M., Pfeiffer W.C. Zinc detoxification by cyanobacterium from a metal contaminated by Brazil // *Braz. Arch. Biol. and Technol.* 2004. V. 47. № 1. P. 147-152.
86. Shashirekha S., Uma L., Subramaniam G. Phenol degradation by the marine cyanobacterium *Phormidium valderianum* // *J. Ind. Microbiol. Biotechnol.* 1997. V. 19. № 2. P. 130-133.
87. Тиберкевич Н.Я., Сакевич А.И. Бактерии-спутники в культурах цианопрокариот и зелёных водорослей // *Гидробиол. ж.* 2001. Т. 37. № 1. С. 54-63.
88. 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.
89. Неганова Л.Б., Казакова Е.Н., Штина Э.А. Роль почвенных синезелёных водорослей в стимуляции углерододокисляющих микроорганизмов // *Актуальные проблемы современной альгологии. Тез. докл. 1-й Всесоюз. конф.* Киев: Наукова думка, 1987. С. 171.
90. Киреева Н.А. Микробиологические процессы в нефтезагрязнённых почвах. Уфа: БашГУ, 1994. 172 с.
91. Киреева Н.А., Кузяхметов Г.Г., Мифтахова А.М., Водопьянов В.В. Фитотоксичность антропогенно загрязнённых почв. Уфа: Гилем, 2003. 266 с.
92. Sanchez O., Diestra E., Esteve L., Mas J. Molecular characterization of an oil-degrading cyanobacterial consortium // *Microbial. Ecol.* 2005. V. 50. № 4. P. 580-588.
93. Сопрунова О.Б. Функционирование цианобактериальных сообществ в условиях техногенных экосистем // *Вестн. МГУ. Сер. 16.* 2006. № 2. С. 24-29.
94. Закирова З.Р. Синезелёные водоросли (цианобактерии) антропогенно-нарушенных почв и их консортивные связи: Дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 2006. 208 с.
95. Киреева Н.А., Дубовик И.Е., Закирова З.Р. Консортивные связи цианобактерий типичного чернозёма при загрязнении нефтью // *Почвоведение.* 2007. № 6. С. 749-755.
96. Шадрина О.И. Циано-бактериальные сообщества в практике рекультивации техногенных экосистем // 8-й съезд Гидробиол. о-ва РАН: тез. докл. Т. 3. Калининград, 2001. С. 89-90.
97. Огородникова С.Ю., Кондакова Л.В., Домрачева Л.И., Фокина А.И., Ашихмина Т.Я., Олькова А.С. Защитная роль *Nostoc commune* для семян сельскохозяйственных культур при действии токсикантов (модельные опыты) // *Проблемы региональной экологии.* 2008. №2. С. 96-100.
98. Скугорева С.Г., Огородникова С.Ю., Головки Т.К., Ашихмина Т.Я. Фитотоксичность фосфорорганических соединений и ртути. Екатеринбург: УрО РАН, 2008. 152 с.