

Антагонистическая и сорбционная активность моно-, бинарных и трёхвидовых биоплёнок почвенных цианобактерий

© 2020. А. И. Фокина¹, к. б. н., доцент, С. Г. Скугорева², к. б. н., н. с.,
Л. И. Домрачева^{2, 3}, д. б. н., профессор, в. н. с., А. Л. Ковина³, к. б. н., доцент,

¹Вятский государственный университет,
610000, Россия, г. Киров, ул. Московская, д. 36,

²Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН,
167982, Россия, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28,

³Вятская государственная сельскохозяйственная академия,
610017, Россия, г. Киров, Октябрьский проспект, д. 133,
e-mail: annushka-fokina@mail.ru

Целью данной работы было изучение интенсивности развития *Fischerella muscicola* в моно-, бинарных и трёхвидовых цианобактериальных плёнках, а также определение её антифузариозной и сорбционной активности. Использовали цианобактерии (ЦБ) *Fischerella muscicola* (Thur.) Gom 300, *Nostoc muscorum* (Ag.) Elenk 21 и *N. paludosum* (Kütz.) Elenk 18, а также микромицет *Fusarium culmorum*. Модельный опыт по выявлению характера взаимодействия различных видов ЦБ друг с другом проводили в микрокосмах со стерильным кварцевым песком в чашках Петри. Доказано, что ЦБ *F. muscicola*, как в монокультуре, так и в ассоциациях с другими ЦБ имеет потенциал биопротектора в условиях повышенного содержания в окружающей среде соединений меди, а также в присутствии фузариотоксинов. Мощным противофузариозным действием обладает тройная ассоциация цианобактерий, что отражается в меньшем количестве (в 3,7 раза) пропагул и длине мицелия (в 12,7 раза) гриба, по сравнению с контролем; биомасса ЦБ *F. muscicola* и биоплёнок с её участием обладают высоким биосорбционным потенциалом. Между содержанием гликанов и цитокининов в субстрате и численностью/длиной нитей ЦБ установлена высокая положительная корреляционная связь ($r = 0,84-0,93$), что указывает на роль данных соединений в процессах формирования биоплёнок.

Ключевые слова: цианобактерии, биоплёнки, биосорбция, антагонизм, фитопатогены.

Antagonistic and sorption activity of mono-, binary, and three-species biofilms of soil cyanobacteria

© 2020. A. I. Fokina¹ ORCID: 0000-0001-8265-8882, S. G. Skugoreva² ORCID: 0000-0003-2371-4949

L. I. Domracheva^{2, 3} ORCID: 0000-0002-7104-3337, A. L. Kovina³ ORCID: 0000-0003-0503-3402

¹Vyatka State University,

36, Moskovskaya St., Kirov, Russia, 610000,

²Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of RAS,
28, Kommunisticheskaya St., Syktyvkar, Russia, 167982,

³Vyatka State Agricultural Academy,
133, Oktyabrskiy Prospekt, Kirov, Russia, 610017,
e-mail: annushka-fokina@mail.ru

The aim of this work was to study the intensity of development of *Fischerella muscicola* mono-, binary, and three-species cyanobacterial films, as well as to determine its antifusarium and sorption activity. The cyanobacteria *Fischerella muscicola* (Thur.) Gom 300, *Nostoc muscorum* (Ag.) Elenk 21 and *N. paludosum* (Kütz.) Elenk 18, as well as *Fusarium culmorum* micromycetes were used. A model experiment to identify the nature of the interaction of various types of cyanobacteria with each other was carried out in microcosms with sterile quartz sand in Petri dishes. It has been proved that the *F. muscicola* CB, both in monoculture and in associations with other CBs, has a bioprotective potential under conditions of high levels of copper and fusariotoxin compounds in the environment. A triple association of cyanobacteria has a powerful antifusarium effect, which is reflected in a smaller number (3.7 times) of propagules and the length of the mycelium (12.7 times) of the fungus compared to the control; the biomass of the CB *F. muscicola* and biofilms with its participation has a high biosorption potential; between the content of glycans and cytokinins in the substrate and the

number/length of CB strands, a high positive correlation was established ($r = 0.84-0.93$), which indicates the role of these compounds in the processes of biofilm formation.

Keywords: cyanobacteria, biofilms, biosorption, antagonism, phytopathogens.

Цианобактерии (ЦБ) – организмы, эволюционно приспособленные к существованию в коллаборациях с другими представителями микробиоты как сапротрофного, так и фототрофного блоков [1]. Цианобактериальные биооплётки (ЦБП) и поверхностные разрастания ЦБ постоянно встречаются в различных типах почв во всех регионах планеты [2]. Значительное количество литературных источников посвящено механизму формирования ЦБП [3], экологической и медицинской значимости ЦБ и их экзометаболических [4], а также практическому использованию моно- и поливидовых ЦБП в биотехнологии [5], в процессах биомониторинга, ремедиации химически и биологически загрязнённой почвы [6, 7] и биосорбционных процессах [2]. В настоящее время ЦБ рассматриваются в качестве потенциальных агентов биоконтроля, поскольку они проявляют антагонистическое действие против многих фитопатогенных микроорганизмов (МО). Антимикробные соединения ЦБ могут подавлять патогенные МО через разрушение цитоплазматической мембраны, ингибирование синтеза белка, активность гидролитических ферментов и т. д. Это, в частности, обеспечивается способностью ЦБ вегетировать в ризосфере при их интродукции в почву и колонизировать части растений [8].

В последние годы возрос интерес исследователей к ЦБ *Fischerella muscicola*, для которой доказана повышенная скорость роста в культуре, высокая антагонистическая активность и способность к синтезу разнообразных биологически активных веществ [9–11].

Целью данной работы было изучение интенсивности развития *Fischerella muscicola* в моно-, бинарных и трёхвидовых цианобактериальных плёнках, а также определение её фузариозной и сорбционной активности.

Материалы и методы

Объекты исследования. В работе использованы альгологически чистые культуры ЦБ: *Fischerella muscicola*, *Nostoc muscorum* и *N. paludosum*, а также микромицет *Fusarium culmorum*, обладающий ярко выраженной патогенной активностью по отношению к злаковым культурам [12], выделенный из почвы транспортной зоны г. Кирова.

Методика постановки и проведения опыта. Модельный опыт по выявлению характера взаимодействия различных видов ЦБ друг с другом проводили в микрокосмах со стерильным кварцевым песком в чашках Петри.

Исследование антагонистической активности цианобактерий по отношению к микромицету *F. culmorum*. Антагонистическую активность тройных смесей ЦБ проверяли на фитопатогенном грибе *F. culmorum* методом совместного выращивания в микрокосмах. Об антагонистической активности ЦБ судили по снижению длины мицелия и количеству пропагул изучаемого гриба. Для искусственного создания БП использовали гомогенизированные культуры ЦБ, выращенные в течение 30 дней в жидкой питательной среде Громова № 6 без азота [13] с титром (кл./см³): *F. muscicola* – $(8,4 \pm 0,3) \cdot 10^7$; *N. muscorum* – $(1,8 \pm 0,2) \cdot 10^7$; *N. paludosum* – $(2,0 \pm 0,6) \cdot 10^7$. Культивирование гриба *F. culmorum* проводили на агаризованной среде Чапека [13], в песок засевали его конидии, полученные смывом с газонов гриба, с титром 10^6 конидий/см³ – 10 см³ на чашку. Далее вносили по 30 см³ жидкости, содержащей ЦБ: в монокультурах объёмное соотношение суспензии ЦБ и среды Громова № 6 без азота 1:2; в бинарных культурах – 1:1:1; в тройных – по 10 см³ суспензии каждого вида ЦБ.

Схема опыта по формированию БП включала следующие варианты: *Fischerella muscicola*; *F. muscicola* + *Nostoc muscorum*; *F. muscicola* + *Nostoc paludosum*; *F. muscicola* + *N. muscorum* + *N. paludosum*; *Fusarium culmorum*; *F. culmorum* + тройная ассоциация ЦБ (*F. muscicola* + *N. paludosum* + *N. muscorum*).

В ходе опыта чашки Петри экспонировали в течение 30 сут до достижения в одном из вариантов 100% покрытия песка плёнками ЦБ. В БП определяли численность клеток ЦБ и пропагул гриба методом прямого счёта на мазках в 9-кратной повторности [14]. В этих же вариантах определяли состав экзометаболических в субстрате их произрастания и способность образовавшихся БП сорбировать ионы Cu^{2+} из раствора нитрата меди (II).

Изучение кинетики сорбции ионов Cu^{2+} биооплётками. Перед проведением эксперимента биомассу БП извлекали из чашек Петри, отмывали от песка и питательной среды

дистиллированной водой, высушивали до постоянной массы и измельчали. Измерение содержания Cu^{2+} в растворе проводили потенциометрическим методом на иономере «Эксперт-001» с ионоселективным электродом, чувствительным к концентрации ионов Cu^{2+} . В химический стакан вносили 50 см^3 раствора нитрата меди(II) с концентрацией $1 \cdot 10^{-4} \text{ М}$, 10 см^3 1 М KNO_3 (раствор с высокой ионной силой), опускали в раствор ионоселективный электрод, рН-электрод и двухключевой электрод сравнения, магнит и вносили навески высушенных и измельчённых БП [15].

Для приёма и обработки данных с иономера «Эксперт-001» использовали программу EXR2PR (ООО «ЭКОНИКС-ЭКСПЕРТ»). При описании сорбции применяли наиболее распространённые модели кинетики: модель псевдо-первого и псевдо-второго порядков, модифицированную модель второго порядка и модель Еловича [15–17]. Значения параметров кинетических моделей сорбции были найдены методом наименьших квадратов при помощи надстройки «Поиск решения» программного пакета Microsoft Office Excel. При подборе модели кинетики сорбции рассчитывали коэффициент детерминации r^2 по формуле:

$$r^2 = 1 - \frac{D_1}{D_2},$$

где D_1 – дисперсия разности экспериментальных и расчётных данных; D_2 – дисперсия экспериментальных данных.

Исследование состава экзометаболитов микроорганизмов в субстрате. Для определения качественного и количественного состава экзометаболитов МО в субстрате произрастания готовили водные вытяжки из песка под выросшими ЦБ в массовом соотношении песок:вода, равном 1:5. Экстракцию осуществляли в течение 20 ч, при температуре $4 \text{ }^\circ\text{C}$.

Далее песок отделяли от экстракта центрифугированием. В центрифугате методом высокоэффективной жидкостной хроматографии определяли качественный и количественный состав экзометаболитов на хроматографе Shimadzu LC-20 серии Prominence с диодно-матричным детектором (Япония). За результат анализа брали среднее двух параллельных измерений, разница между которыми не превышала 5%.

Результаты и обсуждение

Антагонистическая активность ЦБ по отношению к *Fusarium culmorum*. Цианобактерии – микроорганизмы, обладающие высокой скоростью размножения в благоприятных условиях. Совмещение в одном организме способности к оксигенному фотосинтезу и азотфиксации делает их уникальными автотрофами по углероду и азоту и позволяет размножаться на бедных питательными элементами субстратах. Внесение жидких ЦБ культур в такие субстраты, как почва и песок, всегда сопровождается их массовым развитием на поверхности в виде визуально различимых налётов, корочек или БП. Как правило, интенсивность размножения ЦБ на поверхности субстрата после их инокуляции зависит и от первоначального титра клеток и внешних условий (влажность, температура, освещение, кислотность и т. д.).

Результаты эксперимента по формированию БП на кварцевом песке показали, что при снятии опыта численность ЦБ различна при внесении моно-, бинарных и тройных культур, хотя в любом случае достигает очень высоких показателей – в пределах от десятков миллионов до миллиардов клеток ЦБ на 1 см^2 (табл. 1). Однако при этом плотность цианобактериальных популяций в бинарных и тройных ассоциациях намного выше, чем в моновидовой БП фишереллы. Ранее было установлено,

Таблица 1 / Table 1

Особенности развития цианобактерий в биоплёнках
Features of the development of cyanobacteria in biofilms

Вариант / Option	Численность, $\cdot 10^7$ кл./ см^2 Number, $\cdot 10^7$ cells/ cm^2	Длина нитей, м/ см^2 Thread length, m/ cm^2
<i>Fischerella muscicola</i>	$4,1 \pm 0,7$	$283,5 \pm 8,6$
<i>F. muscicola</i> + <i>Nostoc muscorum</i>	$18,3 \pm 1,5^*$	$732,4 \pm 58,4^*$
<i>F. muscicola</i> + <i>N. paludosum</i>	$10,7 \pm 1,5$	$429,2 \pm 59,2$
<i>F. muscicola</i> + <i>N. muscorum</i> + <i>N. paludosum</i>	$16,3 \pm 4,0^*$	$650,0 \pm 16,8^*$
<i>F. muscicola</i> + <i>N. muscorum</i> + <i>N. paludosum</i> + <i>F. culmorum</i>	$16,7 \pm 0,6^*$	$668,0 \pm 7,2^*$

Примечание / Note: * – максимальные показатели численности клеток ЦБ / * – the maximum numbers of CB cells.

Таблица 2 / Table 2

Влияние цианобактерий на развитие *Fusarium culmorum*
The influence of cyanobacteria on the development of *Fusarium culmorum*

Вариант / Option	Количество пропагул/см ² , · 10 ⁷ The number of propagules/cm ² , · 10 ⁷	Длина мицелия, м/см ² The length of the mycelium, m/cm ²
<i>F. culmorum</i>	0,41±0,04	787,2±99,0
<i>F. culmorum</i> + <i>F. muscicola</i> + <i>N. muscorum</i> + <i>N. paludosum</i>	0,11±0,01	62,0 ±7,0

Таблица 3 / Table 3

Коэффициенты детерминации (r^2) между экспериментальными и расчётными данными для различных кинетических моделей сорбции Cu²⁺ / Determination coefficients (r^2) between experimental and calculated data for various kinetic models of Cu²⁺ sorption

Биоплёнка-сорбент Cu ²⁺ Biofilm-sorbent Cu ²⁺	Коэффициенты детерминации для моделей			
	псевдо-первого порядка pseudo- first order	псевдо-второго порядка pseudo-second order	модифицированной модели второго порядка / second- order modified	Еловича Elovich
<i>F. muscicola</i>	0,91	0,990*	0,991**	0,92
<i>F. culmorum</i>	0,95	0,995*	0,998**	0,989
<i>F. muscicola</i> + <i>N. muscorum</i>	0,96	0,98	0,985*	0,994**
<i>F. muscicola</i> + <i>N. paludosum</i>	0,91	0,98	0,990*	0,995**
<i>F. muscicola</i> + <i>N. paludosum</i> + <i>N. muscorum</i>	0,95	0,994*	0,998**	0,986
<i>F. culmorum</i> + <i>F. muscicola</i> + <i>N. paludosum</i> + <i>N. muscorum</i>	0,988	0,9987*	0,999**	0,990

Примечание: * – высокие значения, ** – максимальные значения.
Note: * – high values, ** – maximum values.

что в процессе формирования БП наиболее интенсивное размножение *F. muscicola* с плотностью популяций свыше 50 млн клеток/см² отмечалось в варианте с тройной ассоциацией, где партнерами фишереллы были мицелиальные эукариотный (микромизет *F. avenaieum*) и прокариотный (актиномицет *Streptomyces wedmorensis*) МО [3].

Использование тройной ассоциации ЦБ не только приводит к интенсификации их размножения, но и служит мощным противофузариозным агентом. При этом количество пропагул фузариума в варианте с тройной ассоциацией ЦБ меньше в 3,7 раза, а суммарная длина мицелия данного фитопатогена – в 12,7 раза, по сравнению с вариантом без ЦБ (табл. 2).

Характеристика сорбционной способности биоплёнок по отношению к ионам Cu²⁺. Для установления модели, оптимально описывающей сорбцию Cu²⁺ БП, сравнивали коэффициенты детерминации r^2 , рассчитанные для разных кинетических моделей (табл. 3).

Максимальные и высокие значения ($r^2 = 0,985–0,999$) коэффициента детерминации были определены для модифицированной

модели второго порядка. Ранее [13] было показано, что кинетику сорбции ТМ сухим мицелием *F. culmorum* хорошо описывает именно эта модель.

Модифицированная модель второго порядка предполагает, что химическая реакция обмена лимитирует процесс сорбции [17]. Основные параметры данной модели – кинетический коэффициент (k_2) и равновесная удельная масса сорбата (a_e). Чем выше k_2 и a_e , тем выше скорость сорбции и сорбционная ёмкость соответственно.

Максимальным значением кинетического коэффициента, а значит, наибольшей скоростью сорбции Cu²⁺, характеризовалась моновидовая БП *F. muscicola* (рис.). Для биоплёнки *F. culmorum* скорость сорбции была в 3,7 раза ниже, по сравнению с *F. muscicola*. При использовании двух- и трёхкомпонентных БП скорость сорбции была ниже в 4,7–14,0 раз, по сравнению с однокомпонентной плёнкой.

Равновесная удельная масса сорбата варьировала в пределах от 1,99 до 5,76 мг Cu²⁺/г сорбента (рис.). Высокие значения a_e , а значит, и сорбционной ёмкости, были рассчитаны

для БП на основе микромицета *F. culmorum* (5,76 мг/г). Сорбционная ёмкость *F. muscicola* (2,48 мг/г) была в 2,3 раза меньше, чем *F. culmorum*. Двухкомпонентные БП обладали более низкой сорбционной ёмкостью по сравнению с *F. muscicola* (на 15–25%). Для трёхкомпонентных БП значения равновесных удельных масс были выше на 23–42%, чем для *F. muscicola*.

Таким образом, сухая биомасса ЦБ *F. muscicola*, обладая высокой скоростью сорбции по отношению к ионам Cu^{2+} , может быть весьма перспективным сорбентом для их удаления из загрязнённых сточных вод и почв. Кроме того, данный вид ЦБ может быть использован для создания многовидовых БП, обладающих большой сорбционной ёмкостью к ионам Cu^{2+} и другим поллютантам.

Содержание экзометаболитов микроорганизмов в субстрате. Образование двух- и трёхвидовых БП сопровождается увеличением количества гликанов в среде их произрастания (табл. 4), что объяснимо с точки зрения участия последних в механизме формирования матрикса плёнок [18]. Внесение в песок микромицета не влияет на количество гликанов.

Следует отметить, что формирование БП, состоящих из нескольких видов ЦБ, при-

водит к снижению экскреции глутатиона в среду произрастания. Появление в субстрате микромицета *Fusarium culmorum* приводит к возрастанию содержания трипептида, выделяемого МО в субстрат. Вполне вероятно, что выработка глутатиона – ответная реакция ЦБ на окислительный стресс, вызываемый токсинами микромицета.

Образование бинарных и трёхвидовых БП приводит к повышению в субстрате количества гибберелинов (общих), гетероауксинов, цитокининов, по сравнению с содержанием данных веществ в субстрате моновидовых БП. Возможно, что существует связь между накоплением вышеуказанных фитогормонов в субстрате и механизмами воздействия партнеров друг на друга в процессе формирования ЦБП. Образование абсцизовой кислоты снижается. Обнаружены незначительные количества сакситоксина в вариантах, содержащих *N. muscorum*.

Между содержанием гликанов и цитокининов в субстрате и численностью/длиной нитей ЦБ установлена достаточно высокая корреляционная связь ($r = 0,84–0,93$), т. е. чем больше клеток ЦБ, тем больше они вырабатывают данных веществ. Для других экзометаболитов корреляционная связь была статистически не значимой (при $P = 0,95$).

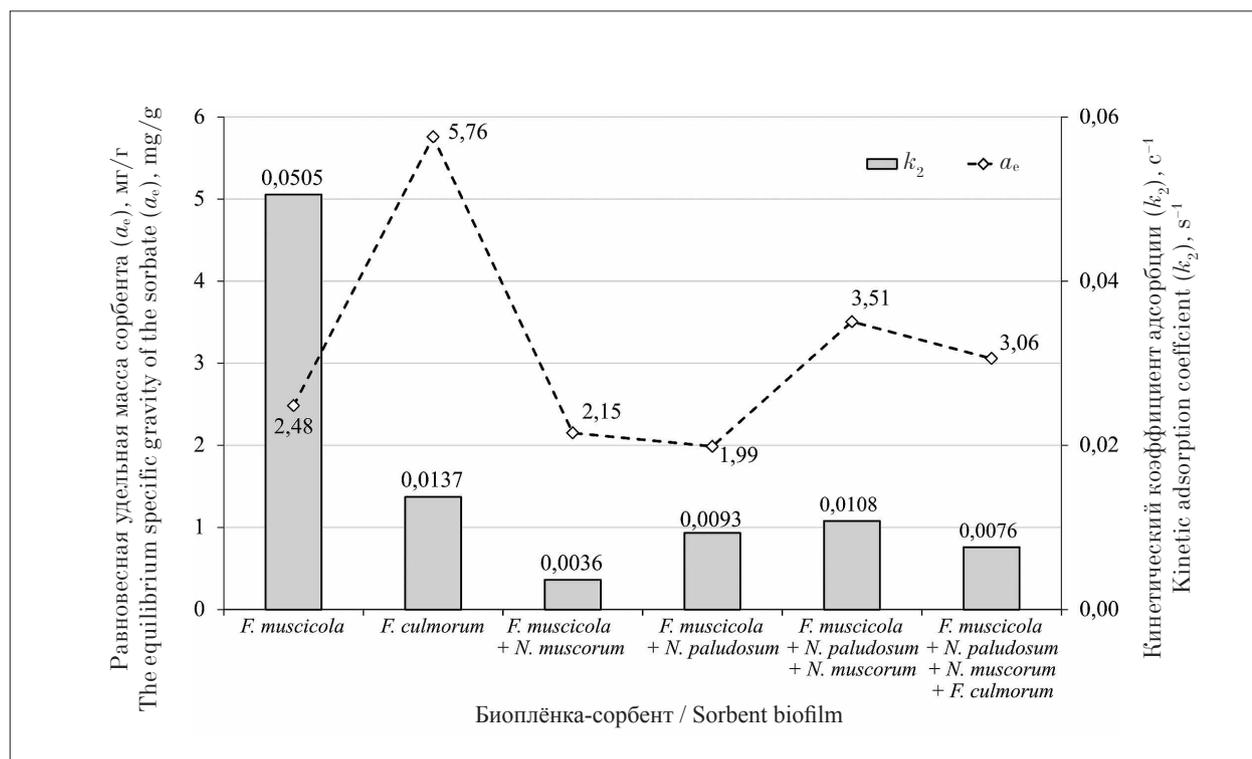


Рис. Параметры модифицированной модели второго порядка для описания сорбции Cu^{2+} биоплёнками-сорбентами
Fig. Parameters of the modified second-order model to describe the sorption of Cu^{2+} by biofilm sorbents

Таблица 4 / Table 4

Концентрация некоторых веществ в водной вытяжке из субстрата произрастания биоплёнок, мкг/см³ ($n = 3, P = 0,95, \delta = \pm 5\%$) и коэффициенты корреляции между концентрацией веществ и показателями состояния цианобактериальной популяции (численность ЦБ и длина их нитей)
 The concentration of some substances in the water extract from the biofilm growth substrate, $\mu\text{g}/\text{cm}^3$ ($n = 3, P = 0,95, \delta = \pm 5\%$) and the correlation coefficients between the concentration of substances and indicators of the state of the cyanobacterial population (the number of CB and the length of their threads)

Соединение или группа соединений Compound or compound group	Вариант / Option					r (a/b)	
	<i>F. m.</i>	<i>F. m.</i> + <i>N. p.</i>	<i>F. m.</i> + <i>N. m.</i> <i>N. p.</i>	тройная ассоциация ЦБ triple association of CB	тройная ассоциация ЦБ + <i>F. culmorum</i> triple association of CB + <i>F. culmorum</i>	численность ЦБ the number of CB	длина нитей ЦБ filament length
							b
Гликаны общие Glycans	2,07	<u>2,69*</u> 2,14	<u>3,60*</u> 2,00	4,00*	4,07*	0,93*	0,93*
Глутатион Glutathione	0,62	<u>0,10</u> 0,50	<u>0,07</u> 0,39	0,11	0,44	-0,63	-0,56
Цитокинины Cytokinins	0,019	<u>0,18</u> 0,09	<u>0,72</u> 0,11	0,69	0,28	0,84*	0,85*
Гибберелины Gibberelins	0,66	<u>0,83</u> 0,70	<u>1,26</u> 0,62	1,30	1,06	0,57	0,57
Абсцизовая кислота Abscisic acid	1,40	<u>0,61</u> 0,89	<u>1,04</u> 1,00	1,08	1,20	-0,22	-0,10
Гетероауксин Heteroauxin	0,032	<u>0,31</u> 0,15	<u>0,19</u> 0,17	0,29	0,21	0,59	0,48
Сакситоксин Saxitoxin	н/о n/a	н/о n/a	0,001	0,001	0,001	–	–

Примечание: в числителе приведены значения концентраций веществ в вариантах с *F. m.* (*Fischerella muscicola*); в знаменателе – без данной ЦБ; *N. p.* – *Nostoc paludosum*; *N. m.* – *Nostoc muscorum*; н/о – вещество не обнаружено, так как его концентрация менее предела обнаружения метода; * – высокие значения; r (a/b) – коэффициенты корреляции между концентрацией веществ (a) и показателями состояния цианобактериальной популяции (b – численность ЦБ и длина их нитей).

Note: the numerator shows the concentrations of substances in variants with *F. m.* (*Fischerella muscicola*); in the denominator – without this CB; *N. p.* – *Nostoc paludosum*; *N. m.* – *Nostoc muscorum*; n/a – the substance was not detected, since its concentration is less than the detection limit of the method; * – high values; r (a/b) – correlation coefficients between the concentration of substances (a) and indicators of the state of the cyanobacterial population (b – the number of CB and the length of their threads).

Выводы

1. Цианобактерия *F. muscicola* как в монокультуре, так и в ассоциациях с другими ЦБ, имеет потенциал биопротектора в условиях загрязнения окружающей среды соединениями меди и фузариотоксинами. Мощным противofузариозным действием обладает тройная ассоциация ЦБ *F. muscicola* + *N. paludosum* + *N. muscorum*, что отражается в меньших значениях показателей количества (в 3,7 раза) пропагул и длины мицелия (в 12,7 раза) гриба по сравнению с контролем.

2. Наибольшей скоростью сорбции ионов Cu^{2+} характеризовалась моновидовая БП на основе *F. muscicola*. Введение в БП других ЦБ

и фузариума уменьшает скорость сорбции до 14 раз. Однако по сравнению с *F. muscicola*, в трёхкомпонентных БП увеличивается такой важнейший параметр сорбции, как её ёмкость. Таким образом, сухая биомасса ЦБ *F. muscicola* и БП с её участием являются эффективными биосорбентами ионов Cu^{2+} , характеризующимися высокими значениями параметров сорбции: скоростью и ёмкостью.

3. Образование двух- и трёхвидовых БП сопровождается увеличением количества гликанов в среде их произрастания. Между содержанием гликанов и цитокининов в субстрате и численностью/длиной нитей ЦБ установлена высокая положительная корреляционная связь ($r = 0,84-0,93$). Об-

разование цианобактериальных БП приводит к повышению в субстрате количества гибберелинов (общих), гетероауксинов и цитокининов.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института биологии Коми НЦ УрО РАН по теме «Оценка и прогноз отсроченного техногенного воздействия на природные и трансформированные экосистемы подзоны южной тайги» № 0414-2018-0003.

References

1. Pankratova E.M. Formation of the functional features of cyanobacteria along the paths of their conjugate evolution with the biosphere // Theoretical and Applied Ecology. 2010. No. 3. P. 4–11 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2010-3-004-011
2. Patova E.N., Sivkov M.D., Getsen M.V. Metal accumulation by the soil nitrogen-fixing alga *Nostoc commune* in the conditions of the East European tundra // Algologiya. 2000. V. 10. No. 3. P. 250–256 (in Russian).
3. Domracheva L.I., Shirokikh I.G., Tovstik E.V., Skugoreva S.G., Reznik E.N. Formation and assessment of the phyto regulatory potential of multispecies biofilms based on *Fischerella muscicola* // Theoretical and Applied Ecology. 2018. No. 2. P. 117–124 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2018-2-117-124
4. Domracheva L.I., Fokina A.I., Kovina A.L., Ashikhmina T.Ya. Exometabolites of soil cyanobacteria as a survival strategy in natural and technologically disturbed ecosystems // Theoretical and Applied Ecology. 2019. No. 4. P. 15–23 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2019-4-015-023
5. Chakdar H., Jadhav S., Dhar D., Pabbi S. Potential applications of blue green algae // Journal of Scientific and Industrial Research. January. 2012. V. 71. P. 13–20.
6. Kumar B.N.P., Manaboobi S., Satyam S. Cyanobacteria: a potential natural source for drug discovery and bioremediation // Jr. of Industrial Pollution Control. 2016. No. 32 (2). P. 508–517.
7. Lakhan K., Navneeta B. Enzymatic bioremediation: a smart tool to fight environmental pollutants // Smart Bioremediation Technologies Microbial Enzymes. 2019. P. 99–118. doi: 10.1016/B978-0-12-818307-6.00006-8
8. Swain S.S., Paidasetty S.K., Padhy R.N. Antibacterial antifungal and antimycobacterial compounds from cyanobacteria // Biomed. Pharmacother. 2017. V. 90. P. 760–776. doi: 10.1016/j.biopha.2017.04.030
9. Ahmed B.E., Badaw M.H., Mostafa S.S., Higazy A.M. Human anticancer and antidiabetic activities of the cyanobacterium *Fischerella* sp. BS1-EG isolated from River Nile, Egypt // Int. J. Curr. Microbiol. App. Sci. 2018. V. 7. No. 1. P. 3473–3485. doi: 10.20546/ijemas.2018.701.409
10. Singh J., Mishra S.K., Dwivedi N., Agrawal N.K. Antibacterial activity of *Fischerella muscicola* NDUPC001 // Journal of Biotechnology and Biochemistry. 2017. V. 3. P. 87–90.
11. Soltani N., Zarrini G., Ghasemi Y., Shokravi S., Baftehchi L. Characterization of a soil cyanobacterium *Fischerella* sp. FS18 under NaCl stress // J. of Biological Sciences. 2007. V. 7. No. 6. P. 934–936.
12. Domracheva L., Trefilova L., Fokina A. *Fusarium*: biological control, sorption capabilities. Germany: Lap Lambert, 2013. 182 p. (in Russian).
13. Workshop on microbiology: Workshop on Microbiology: Textbook manual / Ed. A.I. Netrusov. Moskva: “Akademiya”, 2005. 608 p. (in Russian).
14. Domracheva L.I. “Flowering” of the soil and patterns of its development. Syktyvkar, 2005. 336 p. (in Russian).
15. Skugoreva S.G., Kantor G.Ya., Domracheva L.I., Kutyavina T.I. Comparative analysis of the effectiveness of the use of sorbents of various nature in relation to copper(II) ions // Theoretical and Applied Ecology. 2018. No. 3. P. 12–18 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2018-3-012-018
16. Cheung W.H., Ng J.C.Y., McKay G. Kinetic analysis of the sorption of copper(II) ions on chitosan // J. Chem. Technol. Biotechnol. 2003. V. 78. No. 5. P. 562–571. doi: 10.1002/jctb.836
17. Ho Y.S., Ng J.C.Y., McKay G. Kinetics of pollutant sorption by biosorbents: review // Separ. Purif. Methods. 2000. V. 29. No. 2. P. 189–232. doi: 10.1018/SPM-100100009
18. Pinevich A.V., Kozhenkova E.V., Averina S.G. Biofilms and other prokaryotic consortia. Sankt-Peterburg: KhIMIZDAT, 2018. 264 p. (in Russian).