Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова Биологический факультет Кафедра микологии и альгологии

МАТЕРИАЛЫ

Всероссийской конференции с международным участием «Микология и альгология России. XX – XXI век: смена парадигм»,

посвященной

100-летию кафедры микологии и альгологии биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова,

110-летию со дня рождения профессора Михаила Владимировича Горленко,

памяти профессора Юрия Таричановича Дьякова

17 – 19 ноября 2018 г.



УДК 582.26/27 + 582.28 (075.8) ББК 28.591я43 М34

М34 Материалы Всероссийской конференции с международным участием, «Микология и альгология России. XX - XXI век: смена парадигм», посвященной 100-летию кафедры микологии альгологии МГУ M.B. биологического факультета имени Ломоносова, 110-летию со дня рождения профессора Михаила Горленко, профессора Владимировича памяти Юрия **Таричановича Дьякова**. – Москва: Издательство «Перо», 2018 – 264 c.

ISBN 978-5-00122-742-7

В сборнике представлены обзорные доклады и результаты исследований по различным направлениям микологии, альгологии и фитопатологии, а также материалы по истории развития этих направлений в России. Многоплановый характер исследований может быть интересен широкому кругу специалистов и студентов биологических специальностей.

Конференция поддержана грантом РФФИ № 18-04-20093 г



Микромицеты в современных подходах к оценке экологического риска загрязнения окружающей среды

Терехова В.А.

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Российский научно-исследовательский медицинский университет им. Н.И. Пирогова vterekhova@gmail.com

Микромицеты — одна из наиболее обширных и разнообразных экологических групп организмов, обеспечивающих устойчивое функционирование природных экосистем, деструкцию органической биомассы и, в конечном счете, круговорот вещества и энергии на Земле. Привлечение структурно-функциональных параметров микобиоты к биодиагностике экологического качества природных сред — актуальная задача. Ее решение способствует совершенствованию системы оценок экологического риска химических и радиохимических загрязнений.

Необходимость использования микобиотических параметров в целях биодиагностики состояния биотопов, нормирования воздействий и оценки экологического риска загрязнений, подчеркивалась в целом ряде исследований (Gadd 1985; Ильин, 1991; Марфенина, 2005; Терехова, 2007а, б). Известно, что воздействие техногенного загрязнения на грибные сообщества проявляется в различных формах. Так, тяжелые металлы в больших концентрациях ингибируют процессы минерализации в почвах, подавляют дыхание, вызывают микостатический эффект и могут выступать как мутагенный фактор. Они существенным образом влияют на численность и видовой состав грибов, в частности, увеличивая долю видов, патогенных для растений, животных и человека. При радиоактивном загрязнении, как и в присутствии тяжелых металлов, растет доля устойчивых к стрессу меланизированных форм грибов (Zhdanova et al., 2005; Digton et al., 2008). В экспериментальных исследованиях не раз подтверждалась трансформация структуры грибных сообществ в почвенных образцах. Так, под влиянием меди и последующего внесения гуминового препарата флексом на основе методов математической статистики установлено, что при разных дозах поллютанта и ремедианта флексома проявляются существенные различия в видовом составе микромицетов. Все это явно свидетельствует о биоиндикационной значимости структурных параметров грибных сообществ (Терехова и др., 2016).

С одной стороны, учитывая все эти многократно описанные реакции микромицетов на изменение экологических факторов и значение грибов в обеспечении стабильного функционирования экосистем, микобиотические показатели, несомненно, должны быть включены в современные системы биоиндикационных параметров, пригодных оценки экологического риска. Вместе с тем, даже в наиболее привлекательных подходах, предлагающих рассматривать наборы биотических параметров в зависимости от типа экосистем и их зональногеографического положения (Воробейчик и др., 1994), требуется более детальное рассмотрение адекватности характеристик микобиоты. Такие показатели, как «число колониеобразующих единиц», «биомасса почвенных грибов» и «длина живого мицелия» не являются бесспорными при разных видах и уровнях техногенной нагрузки. Зачастую при разных видах загрязнений водных или наземных экосистем они имеют разнонаправленную динамику. Так, в условиях сильного загрязнения, органическими отходами вблизи казеинового завода грибную биомассу, многократно превышающую «фон», дает только один вид — Leptomitus lacteus, а высокую численность колониеобразующих единиц микромицетов в условиях аварийного загрязнения воды неочищенными стоками обеспечивает массовое развитие грибов рода *Phoma*. При увеличении нагрузки других видов поллютантов (нефтепродукты, тяжелые металлы) численность и биомасса грибов всех видов уменьшается до стадии полной репрессии. Это подводит нас к тому заключению, что списки микобиотических параметров, информативных для экологического нормирования, должны формироваться не только с учетом типов экосистем, но и видов загрязнений.

Как известно, одним из важных последствий антропогенного воздействия на природные комплексы может быть снижение видового разнообразия. Это многократно показано для сообществ растений, животных, почвенной микробиоты. Обеднение комплексов почвенных микромицетов, сопровождающее процессы деградации почв, продемонстрировано в работе О. Марфениной (1999). Упрощение структуры сообществ почвенной микобиоты при стрессовых антропогенных воздействиях может проявляться на разных экосистемных уровнях: локальном (как уменьшение мозаичности распределения видов в местообитании); региональном (когда на определенной территории в условиях антропогенного пресса снижается разнообразие грибных комплексов относительно фоновых, увеличивается число доминирующих видов); зональном (когда происходит потеря зональной специфики комплексов грибов, и в удаленных друг от друга регионах под влиянием одинаковых антропогенных воздействий формируются комплексы более сходные между собой, чем в аналогичных ненарушенных почвах).

В зависимости от уровня нагрузки, типа экосистем, а также сезонных и прочих экологических условий, динамика показателей разнообразия грибных сообществ различается. Как в холодные сезоны сглаживались структурные различия между комплексами грибов в водных биотопах, испытывающих разную техногенную нагрузку, так и в засушливые периоды могут выравниваться грибные комплексы по относительному обилию и составу видов.

В наших исследованиях индексы разнообразия микромицетов в почвах городских лесов (г. Тольятти) мало менялись и оказались низко информативными при зонировании территории в зависимости от уровня смешанного (транспортного и химического) загрязнения (табл. 1).

Таблица 1. Сравнение биоиндикационных показателей микробиоты в почвенных образцах, в разной степени загрязненных тяжелыми металлами

Микробный компонент	Номера площадок отбора и степень загрязненности							Среднее	Коэффи-
•	дерново-подзолистых почв тяжелыми металлами							1	циент d
	низ	кая	средняя			высокая			
	1	2	3	4	5	6	7		
Общее содержание	2300	1620	2010	2100	3110	1600	2740	2200	0,89
бактерий, млн/г	2300	1020	2010	2100	3110	1000	2740	2200	0,09
Длина актиноми-цетного	55	26	15	30	23	43	30	32	1,89
мицелия м/г	33	20	13	30	23	43	30	32	1,09
Число грибных спор тыс./г:									
прямой учет	500	300	500	300	400	200	400	371	0.83
по посеву (КОЕ)	73	120	30	40	210	90		94	2,17
Длина грибного мицелия м/г	355	283	300	202	440	369	200	307	1.37
Биомасса грибных гиф, мг/г:									
общая	1,38	1,10	1,17	0,79	1,72	1,44	1,1	1,24	1,41
темноокрашенного мицелия	0,38	0,18	0,64	0,30	0,78	0,95	0,53	0,56	2,17
светлоокрашенного мицелия	1,10	0,92	0,53	0,49	0,94	0,49	0,25	0,65	3,94
Биомасса темноокрашен-									
ного мицелия, %	22,3	16,3	54,3	38,10	54,50	65,80	67,70	52,00	86,54
Индекс Шеннона	0,99	1,19	1,40	1,39	1,29	1,37		1,25	3,38

d — коэффициент, характеризующий отношение внутривариантной и межвариантной дисперсий.

Экологический мониторинг, проведенный в рамках Региональной Программы Территориального Комплексного обследования окружающей среды, показал, что по некоторым фитоценотическим показателям, а главным образом по содержанию тяжелых металлов (свинца и др.) на обследуемой территории выделяются три зоны — высокой, средней и низкой степени загрязненности. Микробиологический мониторинг при этом включал определение общего содержания бактерий, длины актиномицетного и грибного мицелия, общую

численность микромицетов (двумя методами — по посеву и с помощью люминесцентной микроскопии), общую биомассу мицелия, структуру этой биомассы по долям темно-окрашенного и светлоокрашенного мицелия, а также видовое разнообразие по индексу Шеннона.

Индексы Шеннона на всех лесных участках исследованных почв были невысоки, что обусловлено засушливым периодом отбора образцов. По числу и обилию видов микромицетов различия внутри участков перекрывали различия между участками. Не выявлено существенных различий по содержанию актиномицетов и бактерий на исследованной территории. Наиболее эффективным в экологической оценке состояния лесных биоценозов оказался анализ структуры грибной биомассы. По содержанию мицелия темноцветных грибов, устойчивых к неблагоприятным воздействиям, выделены «зона стресса» (вблизи крупных автотрасс и промышленных комплексов) и «зона гомеостаза» (на охраняемой территории лесничества)

Проведя оценку уровня информативности исследованных показателей по отношению межвариантных (между участками разной степени загрязненности) и внутривариантных дисперсий, выяснили, что самой высокой информативностью в такой модели оценки риска загрязнений отличался показатель процентного содержания темноокрашенного мицелия — 86,54 в почвенных пробах. Для других структурных показателей она была ниже. В частности для индекса Шеннона — 3,38. Наименьшее значение для разделения зон воздействия имели значения общей численности микромицетов, определяемые по посеву — 0,83.

На этом примере хорошо заметна разница в информативной значимости основных микробиологических показателей. И очевидно, что с помощью такого статистического подхода можно ранжировать уровень информативности микологических показателей.

Так, при зонировании территории, прилегающей к Костомукшскому металлургическому комбинату в радиусе до 28 км, проведено сравнение некоторых микобиотических показателей и функционального состояния лесных подстилок в импактной, буферной и фоновой зонах. Оказалось, что скорость минерализации подстилок более информативна для разделения этих зон по сравнению, например, с видовым богатством микромицетов (соотношение межвариантных и внутривариантных дисперсий соответственно было 17,3 и 8,0) (Кудряшов и др., 2004).

В серии ранее опубликованных статей и монографии «Микромицеты в экологической оценке водных и наземных экосистем» (Терехова, 2007а) охарактеризован биоиндикационный потенциал микроскопических грибов на разных уровнях организации — на уровне сообществ, популяций и организмов. На основе обобщения известных в литературе подходов и собственного массива экспериментальных данных была разработана матрица информативности изученных микологических параметров (таблица 2).

Предложенная в виде такой матрицы генерализация банка данных о разных типах реакций грибов в условиях разных видов техногенной нагрузки в биотопах наземных и водных экосистем представляет собой удобный вариант свертывания разноплановой биологической информации и обобщения представлений о реакции микобиоты на техногенную нагрузку. Формировать систему микобиотических индикационных показателей, выбирать приоритетные и наиболее информативные в данных условиях следует с учетом значений коэффициентов вариации и сопоставляя величину дисперсий признаков на фоновых участках и в импактной зоне, либо на разных участках предполагаемого градиента воздействий (см. табл. 1).

Анализ содержания темноцветных микромицетов, проведенный в почвах городских лесов позволил осуществить зонирование территории. Наиболее отчетливо по группам доминирующих видов микромицетов различались зоны стресса вблизи крупных автотрасс и промышленных комплексов и зоны гомеостаза на территории охраняемого лесничества. В общем виде в качестве наиболее чувствительных к поллютантам в почвах урбоэкосистем на уровне сообществ нами выделены следующие: структура биомассы, таксономическое разнообразие, доля меланизированных форм (Терехова, 2007а).

Матрица информативности микологических параметров для характеристики разного состояния экосистем (вариант систематизации данных микодиагностики)

П Стрес с гв пурные	III Резистент -ность	IV Репресси я							
с пв пурные		_							
гв <i>пурные</i>	-ность	SI							
урные									
нальные									
нальные									
нальные									
нальные									
Интегральные функциональные									
углеродсодержащих субстратов									
Состав сообществ									
Популяционный уровень									
Организменный уровень									
	в	В							

Результаты экспериментальных исследований дают основания полагать, что в определенных условиях надежность индексов меланизированных форм для экологической оценки природных сред, и, прежде всего, почв, объясняется особым регуляторным механизмом. И, вероятнее всего, механизм этот связан с участием грибных меланинов в образовании гуминовых веществ. Известно, что устойчивость богатых гумусом почв выше, чем почв, менее обогащенных органическим веществом. Увеличение же доли меланизированных форм грибов при отдельных видах химического загрязнения следует рассматривать как компенсаторный механизм, позволяющий грибам, адаптированным к стрессовым условиям, продуцировать пигментированную (меланизированную) биомассу, и вносить вклад в гумификацию почв (Терехова, 2014).

Впервые было проведено сравнение структурно-функциональной организации сообществ микромицетов в двух средах — воде и почве, установлены специфические особенности распределения терригенных микромицетов в толще воды, донных отложениях и почве. Дан анализ реакции микроскопических грибов на воздействия природных и техногенных факторов в водных и конкретных почвенных экосистемах (Терехова, 2007а).

Очевидно, что эффективность применения показателей разного уровня организации микроскопических грибов (уровень сообществ, популяционный и организменный) для целей биоиндикации и биотестирования качества природных сред различается.

В прогностических целях и для обеспечения надежности экологического контроля неизбежно проводят оценку экологической токсичности объектов природной среды методами биотестирования.

Для сопоставления динамики химических, биологических, токсических характеристик и оценки экологического риска при загрязнении природных сред применяют известный в мировой литературе «триадный» подход (TRIAD approach). Он основан на методологии междисциплинарного уровня, поскольку учитывает данные химических, биоиндикационных и токсикологических анализов (Chapman et al., 2002; Rutgers et al., 2005; Dagnino et al., 2008; Semenzin et al., 2008). В набор биоиндикационных параметров неоднократно включались структурно-функциональные показатели грибных сообществ (Пукальчик, 2013; Terekhova et al., 2014). Эти данные получают как методами классической микологии при посеве на питательные среды, так и с применением липидных маркеров (методом ГХ-МС). Метод анализа липидных профилей почв как интегральный метод скрининга микробных сообществ привлекателен для микоиндикационных исследований. С его помощью, также в образцах разной степени химического загрязнения были получены данные, подтверждающие индикационную значимость доли меланизированных форм почвенных микромицетов как в условиях техногенного стресса, так и при оценке ремедиационных эффектов гуматов (Верховцева и др., 2015).

На основе «Триадного» подхода к интегрированной экологической оценке почв путем обобщения данных химического, токсикологического и биоиндикационного мониторинга получают формализованные индексы экологического состояния почв, позволяющие сравнивать участки, в разной степени подверженные негативному влиянию поллютантов (рис. 1а и б).

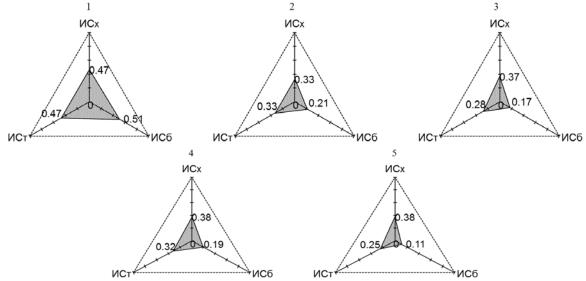


Рис. 1а. Графическое отображение результатов оценки экологического состояния урбаноземов с применением Triad approach (Значения по осям ИСх, ИСб, ИСт соответствуют индексам состояния почв, рассчитанным по химическим, биоиндикационным, включая микоиндикационные) и токсикологическим данным, соответственно; 1 – 5 номера пробных площадок; площадь темного треугольника отражает степень нарушенности почв; 0 — "фоновое" состояние).

Почвообитающие микромицеты довольно быстро реагируют на изменения физикохимических параметров окружающей среды, прежде всего, на изменение содержания органического вещества. В этой связи выступает на первый план важная задача по установлению закономерностей в изменениях микобиотических параметров в почвах разного гумусного статуса при сходных условиях техногенной нагрузки и последующего восстановления свойств, детоксикации с помощью углеродсодержащих ремедиантов.

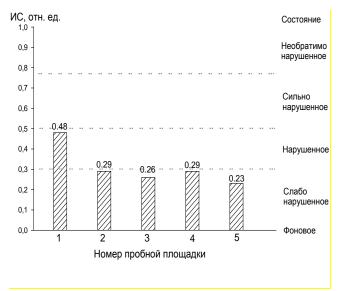


Рис.16. Соответствие интегрального индекса (ИС), рассчитанного с помощью Triad approach, и оценке экологического качества почв на пробных площадках (по Яковлев, Макаров, 2006).

Грибы за счет внеклеточной продукции неспецифических окислительных ферментов активно вовлечены в процессы синтеза, трансформации и минерализации гуминовых веществ (Lindahl et al. 2007; Zavarzina, et al., 2011). При этом у разных видов грибов отмечается неодинаковая способность к деградации гуминовых веществ и росту в их присутствии. Деградация лигнина и родственных соединений грибами из группы «белой гнили» происходит только в присутствии легко усваиваемого источника углерода, например, глюкозы (Zavarzina, et al., 2011). Некоторые виды микромицетов, такие как Trichoderma atroviride, могут расти на средах с гуминовыми кислотами или углями, используя их как единственный источник углерода (Gramss et al., 1999; Silva-Stenico et al., 2007). При этом гуминовые вещества почв оказывают прямое и опосредованное действие воздействие на живые почвенные системы, как правило, выражающееся в смягчающем действии экотоксикантов (Blondeau, 1989; Masciandaro and Ceccanti, 1999; Kirschner et al., 1999; Kulikova et al., 2005; Якименко, 2016). Комплексное загрязнение солями тяжелых металлов — типичный вид воздействий, приводящий к нарушению экологических функций («Функционирование почв в меняющихся условиях окружающей среды», 2015). Гуминовые вещества известные комплесообразователи с ионами тяжелых металлов, которые иммобилизуются в результате подобного взаимодействия. Таким образом, биодоступность и токсичность поллютантов при разном содержании органического вещества различается.

Важным представляется определение степени токсичности, которая повлияет на динамику микобиотических индексов, их информативность для оценки риска загрязнения.

Эффективным методом нормирования техногенных загрязнений на исследуемой территории является анализ встречаемости видов-индикаторов. Уменьшение обилия чувствительных к загрязнению отдельных таксонов и видового богатства изучаемого биоценоза при увеличении концентрации токсичного ингредиента или их смеси обычно описывается статистическими моделями распределения чувствительности видов типа SSD (англ. Species Sensitivity Distribution) (Newman et al., 2000; Posthuma et al., 2001).

На основе этой модели в соавторстве с известным российским специалистом по количественной экологии В. Шитиковым предложена методика обоснования экологического риска техногенного загрязнения почвы, сочетающая принципы микоиндикации сообществ микромицетов и чувствительности видов к токсическим агентам (Terekhova et al., 2017). Для построения модели и иллюстрации методики использованы результаты анализа токсичности образцов почвы с отвалов урановых шахт (пос. Каджи-Сай, Кыргызстан). В результате исследования образцов загрязненных радионуклидами (U-238, Ra-226) и тяжелыми металлами получены оценки критических значений шести показателей загрязнения почвы,

обеспечивающие заданную допустимую вероятность экологического риска для развития микромицетов.

В итоге, на данный момент можно заключить, что, несмотря на многочисленные примеры, демонстрирующие эколого-диагностическую значимость отдельных параметров культивируемой микобиоты, вопросы широкого использования микологических индексов продолжают оставаться дискуссионными. Определенное препятствие к практическому использованию грибов в оценках экологического риска обусловлено тем, что по сравнению с другими организмами они считаются довольно устойчивыми к действию токсических веществ. К тому же, при разных уровнях и видах воздействий нередко отмечается разнонаправленность изменений одних и тех же показателей. Тем не менее, для практической оценки экологического риска отдельных видов воздействий вполне могли бы быть полезными такие параметры микобиоты, как частота встречаемости видов-индикаторов, доля меланизированных форм, индексы разнообразия и некоторые другие. Однако для определенных условий ощущается недостаток экспериментальных обоснований для включения тех или иных методов микоиндикации в систему оценки экологического риска ввиду большого разнообразия типов почв, видов загрязнений как и разнообразных способов ремедиации нарушенных почв. Особую актуальность в этой связи приобретают микодиагностические исследования почв с различающими природными характеристиками, среди которых наиважнейшая в отношении снижения токсичности — насыщение гуминовыми веществами.

Современные методологические подходы и методы открывают возможности для проведения анализа грибных сообществ на новом уровне с привлечением биохимических маркеров реконструкции сообществ, позволяющих проводить массовый скрининг структуры сообществ (метагеномика, липидомика) и статистических моделей анализа распределения чувствительности видов, в частности, по типу SSD (Species Sensitivity Distribution. На примере результатов микоиндикации радиоактивного загрязнения почв отвалов урановых шахт (пос. Каджи-Сай, Кыргызстан) в итоге наших исследований даны предварительные оценки критических значений шести показателей загрязнения почвы, обеспечивающие заданную допустимую вероятность экологического риска (Терехова и др., 2017). Таким образом, на основе модели SSD предложена оригинальная методика обоснования экологического риска техногенного загрязнения почвы.

Работа поддерживается РФФИ, грант 18-04-01218 а «Исследование особенностей распределения встречаемости видов микромицетов для оценки экологического риска загрязненных почв до и после ремедиации».

Литература

- **Верховцева Н.В., Терехова В.А., Пукальчик М.А., Водолазов И.Р., Шитиков В.К.** (2015) Структура сообществ микроорганизмов в урбаноземах, реконструированная по липидным маркерам. *Пробл. агрохим. экол.* **3:** 45 53.
- **Воробейчик Е.Л., Садыков О.Ф., Фарафонтов М.Г.** (1994) Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем (локальный уровень). Наука, Екатеринбург.
- Ильин В.Б. (1991) Тяжелые металлы в системе почва растение. Наука, Новосибирск.
- **Кудряшов С.В., Яковлев А.С., Терехова В.А.** (2004) Экологическое нормирование состояния почв в окрестностях горно-обогатительного комбината «Костомукшский». В сб. *Почвы национальное достояние России: Мат. IV съезда Докуч. Об-ва почвоведов.* Наука-Центр, Новосибирск, **Кн. 1.** С. 112.
- **Марфенина О.Е.** (1999). Антропогенные изменения комплексов микроскопических грибов в почвах. Автореф. докт. дис., МГУ, М.
- **Марфенина О.Е.** (2005). Антропогенная экология почвенных грибов. Медицина для всех, М. **Пукальчик М.А.** (2013) Экологическая оценка городских почв (на примере г. Кирова). Автореф. Канд. дис., МГУ, М.

- **Терехова В.А.** (2007а) Микромицеты в экологической оценке водных и наземных экосистем. Наука, М.
- **Терехова В.А.** (2007б) Значение микологических исследований для контроля качества почв. *Почвоведение*. **5:** 643 648.
- **Терехова В.А.** (2014) Динамика структуры и физиологические особенности меланизированных микромицетов в условиях разного гумусного статуса сред и химического загрязнения. В сб. Экология и биология почв. ЮФУ, Ростов на Дону, С. 587 590.
- **Терехова В.А.** (2015) Грибные сообщества в мониторинге почв. В кн. Функционирование почв в меняющихся условиях окружающей среды. ГЕОС, М, С. 50 54.
- **Терехова В.А., Иванова А.Е., Акулова М.И., Пукальчик М.А., Федосеева Е.В., Якименко О.С., Шитиков В.К.** (2016) Динамика структуры сообществ микроскопических грибов в почвах при химическом загрязнении и внесении гуминовых веществ. *Агрохимия.* **4:** 85 91.
- **Терехова В.А., Пукальчик М.А., Яковлев А.С.** (2015) Интегральная оценка городских почв и эффекта гуматной ремедиации. В кн.: Функционирование почв в меняющихся условиях окружающей среды. ГЕОС, М. С. 134 143.
- **Терехова В.А., Шоба С.А.** (ред.) (2015) Функционирование почв в меняющихся условиях окружающей среды. ГЕОС, М.
- **Якименко О.С.** (2016) Применение гуминовых продуктов в РФ: результаты полевых опытов (обзор литературы), электронный журнал "Живые и биокосные системы" № 18 (http://www.jbks.ru).
- **Яковлев А.С., Макаров О.А.** (2006) Экологическая оценка, экологическое нормирование и рекультивация земель: основные термины и определения. *Использование и охрана природных ресурсов в России.* **3 (87):** 64 70.
- **Blondeau R.** (1989) Biodegradation of natural and synthetic humic acids by the white rot fungus *Phanerochaete chrysosporium. Appl. Environ. Microbiol.* **55:** 1282 1285.
- **Chapman P.A.** (2002) Decision making framework for sediment assessment developed for the Great Lakes. *Hum. Ecol.l Risk. Assess.* **8** (7): 1641 1655.
- **Dagnino A., Sforzini S., Dondero F., Fenoglio S., Bona E., Jensen J., Viarengo A.** (2008) A "Weight-of-Evidence" approach for the integration of environmental "Triad" data to assess ecological risk and biological vulnerability. *Integr. Environ. Assess. Manage.* **4:** 314 326.
- **Dighton J., Tugay T., Zhdanova N.** (2008) Fungi and ionizing radiation from radionuclides. *FEMS Microbiol. Lett.* **281:** 109 120.
- **Frostegard A., Tunlid A., Baath E.** (1991) Microbial biomass measured as total lipid phosphate in soils of different organic content . *J. Microbiol. methods.* **14** (3): 151 163.
- **Gadd G.M.** (1985) Fungal response towards heavy metals. In *Microbes in Extreme Environments* (Gadd G.M., Herbert R.A eds.). Academic Press, London, 83 110.
- **Gramss G., Ziegenhagen D., Sorge S.** (1999) Degradation of soil humic extract by wood- and soilassociated fungi, bacteria, and commercial enzymes. *Microbiol. Ecol.* **37:** 140 151.
- **Kirschner R.A.Jr., Parker B.C. Falkinham J.O.III.** (1999) Humic and fulvic acids stimulate the growth of Mycobacterium avium. *FEMS Microbiol. Ecol.* **30:** 327 332.
- **Kulikova N.A., Stepanova E.V., Koroleva O.V.** (2005) Mitigating activity of humic substances: direct influence on biota, in Use of Humic Substances to Remediate Polluted Environments: from Theory to Practice. Springer, Dordrecht, p. 285 309.
- **Lindahl B.D., Ihrmark K., Boberg J., Trumbore S.E., Hogberg P., Stenlid J., Finlay R.D.** (2007) Spatial separation of litter decomposition and mycorrhizal nitrogen uptake in a boreal forest. *New Phytol.* **173:** 611 620.
- **Masciandaro G., Ceccanti B.** (1999) Assessing soil quality in different agro-ecosystems through biochemical and chemico-structural properties of humic substances. *Soil Tillage Res.* **51:** 129 –137.

- Newman M.C., Ownby D.R., Mezin, L.C.A. et al. (2000) Applying species-sensitivity distributions in ecological risk assessment: assumptions of distribution type and sufficient numbers of species. *Environ. Toxicol. Chem.* 19 (2): 508 515.
- **Posthuma L., Suter G.W.H., Traas T.P.** (2001) Species Sensitivity Distributions in Ecotoxicology. CRC Press.
- **Rutgers M., Den Besten P.** (2005) Approach to legislation in a global context, B. The Netherlands perspective soils and sediments. In *Environmental toxicity testing*. (K.C. Thompson, K. Wadhia, A.P. Loibner, Eds.). Blackwell Publishing CRC Press, Oxford, p. 269 289.
- **Semenzin E., Critto A., Rutgers M., Marcomini A.** (2008) Integration of bioavailability, ecology and ecotoxicology by three lines of evidence into ecological risk indexes for contaminated soil assessment. *Sci. Total Environ.* **389:** 71 86.
- **Terekhova V.A.** (2011) Soil bioassay: Problems and approaches. *Eurasian Soil Sci.* **44** (2): 173 179.
- **Terekhova V.A., Pukalchik M.A., Yakovlev A.S.** (2014) The triad approach to ecological assessment of urban soils. *Eurasian Soil Sci.* **47** (9): 952 958.
- **Terekhova V.A., Shitikov V.K., Ivanova A.E, Kydralieva K.A.** (2017) Assessment of the ecological risk of technogenic soil pollution on the basis of the statistical distribution of the occurrence of micromycete species. *Russ. J. Ecol.* **48** (5): 417 424.
- **Zavarzina A.G., Lisov A.A., Zavarzin A.A., Leontievsky A.A.** (2011) Fungal Oxidoreductases and Humification in Forest Soils. In Soil Enzymology, Soil Biology (G. Shukla, A. Varma, eds.), **22:** 207 229.
- **Zhdanova N.N., Zakharchenko V.A. Haselwandter K.** (2005) Radionuclides and fungal communities. The Fungal Community: In Organization and Role in the Ecosystem (Dighton J., White J.F., Oudemans P., eds), CRC Press, Baton Rouge, 759 768.