

УДК 504.05+582.284

**АККУМУЛЯЦИЯ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ И МЫШЬЯКА
БАЗИДИОМАМИ МАКРОМИЦЕТОВ
РАЗЛИЧНЫХ ЭКОЛОГО-ТРОФИЧЕСКИХ
И ТАКСОНОМИЧЕСКИХ ГРУПП**

А.И. Иванов, А.А. Костычев, А.В. Скобанев

*Региональный центр государственного экологического контроля
и мониторинга по Пензенской области
Россия, 440014, Пенза, Конструкторская, 19
E-mail: rcgekim@mail.ru*

Поступила в редакцию 22.06.08 г.

Аккумуляция тяжелых металлов и мышьяка базидиомами макромицетов различных эколого-трофических и таксономических групп. – Иванов А.И., Костычев А.А., Скобанев А.В. – В результате исследований установлено, что представители сапротрофных базидиомицетов проявляют склонность к накоплению свинца, цинка и мышьяка, тогда как ксилотрофные макромицеты – к аккумуляции металлов переменной валентности (железо, марганец и хром), симбиотрофы – к биоабсорбции кобальта. Установлены статистически достоверные различия в содержании тяжелых металлов и мышьяка в плодовых телах базидиальных макромицетов, относящихся к разным порядкам. Способность к накоплению марганца выражена у представителей порядков Agaricales и Russulales, никеля – Russulales, цинка – Boletales, свинца – Agaricales.

Ключевые слова: базидиомицеты, тяжелые металлы, мышьяк, эколого-трофическая группа, Пензенская область.

Heavy metals and arsenic accumulation by the fruit bodies of mushrooms of various ecologo-trophic and taxonomic groups. – Ivanov A.I., Kostychev A.A., and Skobanov A.V. – Representatives of saprotrophic mushrooms have been found to intensively accumulate lead, zinc, and arsenic while wood decay fungi accumulate metals of variable valency (iron, manganese, and chromium), mycorrhizal fungi accumulate cobalt. Statistically significant differences in the content of heavy metals and arsenic in the fruit bodies of mushrooms of various orders have been determined. Representatives of the Agaricales and Russulales orders accumulate manganese, those of the order Russulales do nickel, representatives of the Boletales order do zinc, representatives of the Agaricales order accumulate lead.

Key words: mushrooms, heavy metals, arsenic, ecologo-trophic group, Penza region.

ВВЕДЕНИЕ

Одной из важнейших проблем современности и обозримого будущего является проблема загрязнения окружающей среды тяжелыми металлами. Соединения этих элементов в силу высокой токсичности, подвижности и способности к биоаккумуляции представляют опасность не только для человека, но и для всего живого на планете. Кроме того, в отличие от токсикантов органической природы, подвергающихся деструкции, однажды включившись в биогеохимические циклы, они могут сохранять свою биологическую активность практически бесконечно.

Общезвестным является тот факт, что среди живых организмов, населяющих природные экосистемы суши, способностью к активной биоабсорбции тяжелых

металлов обладают базидиальные макромицеты, благодаря чему они могут активно вовлекать названные токсиканты в биогеохимические циклы (Горленко, 1983; Денисова, 1999; Поддубный, Христофорова, 1999; Щеглов, 2002; Иванов, Блинохватов, 2003; Рязанов, 2003; Lodenius et al., 1981; Ingrao et al., 1992; Vetter, 1993; Barcan et al., 1998; Alonso et al., 2000; Demirbaş, 2001; Kalač et al., 2004; Svoboda et al., 2006; Tüzen et al., 2007; Yamaç et al., 2007). Величина биоабсорбции тяжелых металлов определяется биологическими особенностями представителей отдельных видов. Однако вопрос о характере накопления химических элементов представителями различных эколого-трофических и таксономических групп базидиальных макромицетов до сих пор остается дискуссионным. Так, в работах одних исследователей показано, что в базидиомах сапротрофных грибов химические элементы накапливаются в больших концентрациях, чем в плодовых телах грибов остальных эколого-трофических групп (Иванов, Блинохватов, 2003; Рязанов, 2003; Lodenius, Herranen, 1981; Alonso et al., 1996; García et al., 1998; Alonso et al., 2000). В других работах установлено, что способность к биоабсорбции тяжелых металлов и других токсичных элементов сильнее выражена у некоторых видов грибов-симбиотрофов (Щеглов, Цветнова, 2002; Зырянова, 2007; Vorošička et al., 2006). По мнению некоторых микологов, максимальные концентрации тяжелых металлов накапливаются в плодовых телах ксилотрофных грибов (Чураков и др., 2000, 2004).

В работах по изучению характера накопления тяжелых металлов плодовыми телами базидиальных макромицетов оценка влияния таксономической принадлежности, как правило, проводится на таксонах низкого ранга (род, семейство) и зачастую без учета трофической специализации. Кроме того, большая часть работ посвящена изучению накопления тяжелых металлов (в основном ртути, кадмия и свинца) и других токсичных элементов лишь некоторыми представителями съедобных грибов. Таким образом, сведения, касающиеся вопроса биоабсорбции различных химических элементов плодовыми телами базидиальных макромицетов, носят весьма отрывочный и противоречивый характер. В этой связи задачей настоящей работы явилось изучение особенностей накопления тяжелых металлов и мышьяка представителями различных эколого-трофических и таксономических групп.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектами исследования были различные виды агарикоидных, афиллофоридных и гастероидных базидиомицетов. Исследования выполнялись на базе кафедры биологии и экологии ФГОУ ВПО «Пензенская государственная сельскохозяйственная академия» и экоаналитической лаборатории Регионального центра государственного контроля и мониторинга по Пензенской области в течение трёх лет (2005 – 2008 гг.). Сбор образцов плодовых тел осуществлялся в лесных экосистемах Приволжской лесостепи в пределах Пензенской области, не испытывающих существенного техногенного загрязнения. Порядки и семейства приводятся по системе Dictionary of the Fungi (2007). Номенклатура грибов принята и сверена по Index Fungorum (Fungal Names, 2007). Всего было собрано 784 образца, относящихся к 111 видам. Для обеспечения точности и надежности полученных результатов по каждому виду отбиралось и анализировалось не менее 6 образцов в

двукратной аналитической повторности. Для объективной оценки связи трофической и таксономической принадлежностей и характера биоабсорбции тяжелых металлов и мышьяка базидиомами были отобраны образцы плодовых тел практически всех типичных для зоны исследований видов базидиальных макромицетов (Иванов, 1992). Кроме того, в стремлении к максимальному уменьшению влияния других факторов образцы базидиом отбирались в условиях однотипных экосистем, сформированных на почвах, близких по генезису, гранулометрическому и химическому составу. Способность к биоабсорбции изучаемых элементов оценивалась в условиях различных подтипов серых лесных почв. Среди них наиболее распространенными являются светло-серые лесные маломощные супесчаные почвы и светло-серые лесные среднемощные суглинистые, сформированные на песках, глинах и опоках. Они отличаются малым содержанием гумуса, что обуславливает их низкую сорбционную способность.

Анализ образцов плодовых тел грибов при оценке содержания тяжелых металлов и мышьяка осуществлялся рентгенофлуоресцентным методом на спектрометре «Спектроскан Макс-GF1E» по методике М.Л. Корвалло (Carvalho et al., 2005). Содержание валовых форм тяжелых металлов и мышьяка в почве определяли согласно методике выполнения измерений (ПНД Ф 16.1.42-04. Методика..., 2004). Подвижные формы тяжелых металлов и мышьяка в почвах определяли при помощи атомно-абсорбционного спектрометра «Квант-2А» согласно методическим указаниям (РД 52.18.289-90. Методика..., 1990).

Полученные в ходе исследований данные были подвергнуты математико-статистической обработке с помощью пакета для обработки и анализа статистической информации «Statistica 5.5A». Вычислялись следующие значения и параметры: среднее арифметическое, ошибка среднего и стандартное отклонение содержания изученных металлов и мышьяка в базидиомах. Для оценки достоверности влияния изученных факторов на величину биоабсорбции тяжелых металлов и мышьяка проводился дисперсионный анализ полученного массива данных (ANOVA) при уровне значимости 0.95.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В результате анализа образцов почв установлено, что содержание валовых и подвижных форм тяжелых металлов и мышьяка отличается слабой изменчивостью (табл. 1). Это позволило не учитывать влияние состава субстрата как фактора, определяющего величину накопления изученных элементов базидиомами макромицетов. С другой стороны, изучение содержания тяжелых металлов и мышьяка в плодовых телах базидиомицетов показало, что элементный состав базидиом грибов отличается сильной вариабельностью, что послужило основанием для исследований характера накопления тяжелых металлов и мышьяка плодовыми телами базидиомицетов различных эколого-трофических и таксономических групп. Оценка достоверности различий в накоплении химических элементов показала, что содержание железа, кобальта, марганца, никеля, свинца, цинка, хрома и мышьяка в плодовых телах базидиальных макромицетов – представителей различных эколого-трофических групп – статистически значимы (табл. 2).

АККУМУЛЯЦИЯ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ И МЫШЬЯКА

Таблица 1

Содержание тяжелых металлов и мышьяка в почвах района исследований

Элемент	Формы элементов	Величина	Среднее содержание, мг/кг воздушно-сухой массы
Железо	Валовые	M±SE	47280.4±35.8
		SD	845.2
		MM	41381.8–53427.2
	Подвижные	M±SE	165.7±1.2
		SD	31.7
		MM	129.9–227.4
Кобальт	Валовые	M±SE	13.5±0.08
		SD	1.8
		MM	10.1–17.3
	Подвижные	M±SE	2.89±0.06
		SD	1.40
		MM	0.97–3.47
Марганец	Валовые	M±SE	1476.1±4.5
		SD	105.5
		MM	1269.7–1611.5
	Подвижные	M±SE	75.8±0.5
		SD	12.7
		MM	57.3–81.1
Никель	Валовые	M±SE	24.3±0.10
		SD	2.3
		MM	20.7–25.9
	Подвижные	M±SE	0.41±0.01
		SD	0.22
		MM	0.26–0.55
Свинец	Валовые	M±SE	31.8±0.11
		SD	2.6
		MM	28.4–34.8
	Подвижные	M±SE	0.71±0.01
		SD	0.14
		MM	0.66–0.81
Цинк	Валовые	M±SE	78.2±0.63
		SD	14.9
		MM	66.5–86.9
	Подвижные	M±SE	2.91±0.05
		SD	1.21
		MM	2.10–3.86
Хром	Валовые	M±SE	98.6±0.32
		SD	7.6
		MM	84.5–109.2
	Подвижные	M±SE	0.16±0.01
		SD	0.03
		MM	0.12–0.25
Мышьяк	Валовые	M±SE	8.4±0.09
		SD	2.1
		MM	6.2–12.0
	Подвижные	M±SE	0.07±0.01
		SD	0.02
		MM	0.04–0.11

Примечание. M – среднее содержание, SE – ошибка среднего, SD – стандартное отклонение, MM – минимум – максимум.

Так, установлено, что способность к накоплению в плодовых телах железа, марганца и хрома сильнее выражена у ксилотрофных базидиомицетов. В плодовых телах представителей названной группы макромицетов среднее содержание железа более чем в 2 раза превышало таковое в базидиомах представителей других эколого-трофических групп. Максимальное содержание этого элемента было зафиксировано в плодовых телах дереворазрушающего гриба *Trichaptum abietinum* (Dicks.) Ryvardeen, 1972. Оно составило 1607.27 мг/кг, при среднем – 166.74 мг/кг. Еще большая разница в величинах накопления была зафиксирована при оценке биоабсорбции марганца. К видам-накопителям этого элемента можно отнести следующие ксилотрофные базидиомицеты: *Hymenochaete rubiginosa* (Dicks.) Lév., 1846, *Inonotus obliquus* (Ach. ex Pers.) Pilát, 1942 и *Phellinus tremulae* (Bondartsev) Bondartsev and P.N. Borisov, 1953. В плодовых телах этих макромицетов средняя концентрация марганца составила 152.47, 184.32 и 177.39 мг/кг соответственно, при средней для всех видов – 27.99 мг/кг. Вероятно, это связано с эволюционно сформировавшимися особенностями лигнин- и целлюлозолитического комплексов дереворазрушающих грибов.

Таблица 2

Среднее содержание некоторых тяжелых металлов и мышьяка в плодовых телах базидиомицетов различных эколого-трофических групп

Элемент	Величина	Гумусовые сапротрофы (Hu)	Микоризообразователи (Mr)	Ксилотрофы (Le)	Подстилочные сапротрофы (St)	Среднее
Железо	M±SE	117.62±18.76	129.83±12.07	274.01±54.59	143.03±19.35	166.74±19.24
	SD	45.95	98.09	322.99	38.69	202.68
	MM	67.91–182.5	44.11–561.52	30.23–1607.27	98.56–192.95	44.11–1607.27
Кобальт	M±SE	2.71±0.16	2.68±0.10	2.33±0.08	2.37±0.12	2.57±0.07
	SD	0.41	0.81	0.45	0.25	0.70
	MM	2.20–3.35	1.82–4.12	1.06–3.08	2.06–2.61	1.06–4.12
Марганец	M±SE	16.70±3.97	13.41±1.38	57.73±9.34	25.42±6.46	27.99±3.61
	SD	9.72	11.25	55.23	12.93	37.98
	MM	4.28–30.43	н/о–77.84	н/о–184.32	8.19–39.54	н/о–184.32
Никель	M±SE	3.08±0.38	2.97±0.10	3.17±0.11	2.53±0.03	3.02±0.07
	SD	0.94	0.83	0.65	0.08	0.77
	MM	2.25–4.55	2.09–7.24	2.39–5.00	2.46–2.62	2.09–7.24
Свинец	M±SE	9.62±2.65	1.88±0.21	5.62±0.60	2.05±0.85	3.49±0.34
	SD	6.49	1.71	3.52	1.71	3.56
	MM	2.48–17.54	н/о–4.75	н/о–15.34	н/о–10.55	н/о–17.54
Цинк	M±SE	114.30±15.21	82.35±2.95	59.57±5.07	74.16±3.76	76.60±2.80
	SD	37.26	23.98	30.02	7.52	29.55
	MM	77.34–159.10	51.80–138.25	24.11–167.33	66.52–84.50	24.11–167.33
Хром	M±SE	0.74±0.16	0.73±0.05	0.97±0.11	0.82±0.20	0.81±0.05
	SD	0.39	0.43	0.64	0.40	0.51
	MM	0.41–1.50	0.20–3.01	0.47–2.77	0.43–1.38	0.20–3.01
Мышьяк	M±SE	12.53±7.42	2.27±0.49	2.12±0.39	12.32±8.00	3.14±0.61
	SD	18.18	4.00	2.30	15.99	6.46
	MM	н/о–42.85	н/о–22.90	н/о–12.06	2.03–36.17	н/о–42.85

Примечание. М – среднее содержание, SE – ошибка среднего, SD – стандартное отклонение, MM – минимум – максимум, н/о – менее предела количественного обнаружения.

Общеизвестным является тот факт, что основные внеклеточные ферменты ксилотрофных грибов, осуществляющие разложение древесины, содержат металлы переменной валентности. Так, в состав лигнипероксидазы входит марганец, оксидоредуктаз, в зависимости от структурного типа могут входить железо и медь, лакказы – медь (Диксон, Уэбб, 1982; Кадималиев, 2003; Королева, 2006; Никитина, 2006; Blanchette et al., 1989; Baldrian et al., 2000; Hammel, 2002; Peters, 2004). Кроме того, есть сведения, что дереворазрушающие грибы продуцируют и секретируют в субстрат активные формы кислорода, которые наряду с ферментами участвуют в разрушении природных полимеров – лигнина и целлюлозы. Именно присутствие ионов металлов с переменной валентностью является необходимым фактором, обуславливающим эффективную генерацию активных форм кислорода (Hammel et al., 2002; Schützendübel, Polle, 2002; Choundry, Panda, 2004). В этой связи накопление металлов переменной валентности может рассматриваться как необходимый элемент механизма эффективного освоения субстрата. На этом фоне в характере биоабсорбции элементов с постоянной валентностью выявлены другие закономерности. Так, наиболее выраженной способностью к накоплению кобальта и цинка обладали представители гумусовых сапротрофов и симбиотрофов. Плодовые тела представителей данных эколого-трофических групп накапливали названные элементы в достоверно больших количествах. Так, среднее содержание цинка составило 76,6 мг/кг, тогда как в плодовых телах гумусового сапротрофа *Calvatia utriformis* (Bull.) Jaar, 1918 его концентрация составила 159.1 мг/кг. Максимальное содержание кобальта, составившее 7.92 мг/кг, зафиксировано в плодовых телах микроризообразующего макромицета *Chalciporus piperatus* (Bull.) Bataille, 1908, при среднем – 2.57 мг/кг.

Значимость эколого-трофической принадлежности также сильно прослеживается на примере биоабсорбции плодовыми телами макромицетов таких токсичных элементов, как свинец и мышьяк. Установлено, что представители эколого-трофической группы гумусовых сапротрофов накапливали максимальное количество свинца. Так, средняя концентрация названного элемента в базидиомах этой группы в 5.1 раза превышала таковую в плодовых телах симбиотрофов. Максимальное содержание свинца, зафиксированное в плодовых телах гумусового сапротрофа *C. utriformis*, составило 17.54 мг/кг, при среднем – 3.49 мг/кг. В то же время склонность к накоплению свинца отмечена для базидиом представителей дереворазрушающих грибов. Вероятно, это объясняется тем, что подавляющее большинство исследованных нами видов ксилотрофов формируют многолетние базидиомы. В условиях зоны исследований основным путем поступления техногенного свинца в экосистемы, вероятно, является аэральный перенос, поэтому этот фактор в характере накопления названного элемента базидиомами дереворазрушающих грибов может быть определяющим. С другой стороны, значимость аэральюного поступления свинца для представителей других эколого-трофических групп ставится под сомнение, поскольку продолжительность существования их плодовых тел измеряется днями и даже часами (Svoboda et al., 2000). Среднее содержание мышьяка в базидиомах гумусовых сапротрофов было в 5.9 раз выше, чем в плодовых телах дереворазрушающих грибов и в 5.5 раз больше, чем в базидиомах микоризообразующих видов. При этом значимой разницы в содержании

данного элемента в плодовых телах близких эколого-трофических групп-накопителей (гумусовые и подстилочные сапротрофы) не выявлено. Максимальное содержание мышьяка, зафиксированное в плодовых телах гумусового сапротрофа *Leucopaxillus giganteus* (Sowerby) Singer, 1939, составило 42.85 мг/кг, при среднем – 3.14 мг/кг. В характере накопления никеля достоверной разницы между трофическими группами не выявлено. Это связано с тем, что значительная внутривидовая вариабельность в накоплении данного элемента не позволяет оценить влияние стратегии питания.

Как показано выше, величина накопления отдельных химических элементов базидиомами разных видов макромицетов может значительно различаться. В связи с этим вероятно существование единых механизмов накопления, сформировавшихся в процессе длительной эволюции, у таксономически близких видов грибов. Для подтверждения или опровержения этого предположения была проведена оценка значимости таксономической принадлежности некоторых видов базидиальных макромицетов в плане аккумуляции изученных химических элементов. Поскольку, как было показано выше, трофическая специализация грибов достоверно оказывает влияние на содержание тяжелых металлов и мышьяка в их плодовых телах, для объективной оценки связи таксономической принадлежности и величины накопления были взяты виды-представители отдельных порядков, относящиеся к одной эколого-трофической группе симбиотрофов.

В результате исследований выявлены статистически достоверные различия в содержании тяжелых металлов и мышьяка в плодовых телах базидиальных макромицетов, относящихся к разным порядкам (табл. 3). Так, установлено, что представители порядков Agaricales и Russulales в сравнении с порядком Boletales накапливали достоверно большее количество марганца. Способность к накоплению свинца увеличивалась в ряду Agaricales – Russulales – Boletales. Важность таксономической принадлежности как фактора, способного оказывать влияние на элементный состав базидиом, хорошо просматривается при сравнении среднего содержания никеля и цинка в плодовых телах представителей порядков Boletales и Russulales. Так, установлено, что способность к биоабсорбции никеля выражена в большей мере для представителей порядка Russulales, тогда как цинка – для видов-представителей порядка Boletales. В то же время статистический анализ содержания железа, кобальта, хрома и мышьяка в плодовых телах базидиальных макромицетов, относящихся к разным порядкам, показал, что различия не достоверны и определяются другими факторами.

Таблица 3

Среднее содержание некоторых тяжелых металлов и мышьяка в плодовых телах представителей различных порядков

Элемент	Величина	Порядок		
		Agaricales, 19 видов	Boletales, 27 видов	Russulales, 20 видов
1	2	3	4	5
Железо	M±SE	157.32±17.33	111.45±18.92	128.54±25.55
	SD	75.53	98.31	114.25
	MM	44.03–379.93	44.11–561.52	46.99–557.90

АККУМУЛЯЦИЯ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ И МЫШЬЯКА

Окончание табл. 3

1	2	3	4	5
Кобальт	M±SE	2.52±0.12	2.90±0.21	2.54±0.13
	SD	0.53	1.06	0.58
	MM	1.82–4.12	2.13–7.92	0.78–3.56
Марганец	M±SE	17.52±3.72	8.32±1.28	16.37±1.73
	SD	16.23	6.63	7.74
	MM	н/о–111.83	н/о–27.68	н/о–154.69
Никель	M±SE	2.92±0.25	2.77±0.06	3.29±0.21
	SD	1.08	0.33	0.96
	MM	2.09–7.24	2.28–3.58	2.34–6.82
Свинец	M±SE	0.93±0.27	2.47±0.35	1.99±0.37
	SD	1.17	1.82	1.66
	MM	н/о–17.54	н/о–4.54	н/о–7.59
Цинк	M±SE	78.46±5.60	90.26±4.33	75.36±5.26
	SD	24.42	22.51	23.53
	MM	31.10–159.10	54.15–130.95	42.72–138.25
Хром	M±SE	0.70±0.09	0.71±0.10	0.73±0.08
	SD	0.37	0.52	0.36
	MM	0.23–1.50	0.20–3.01	0.25–1.59
Мышьяк	M±SE	3.71±1.46	1.82±0.39	1.50±0.63
	SD	6.36	2.02	2.81
	MM	н/о–42.85	н/о–6.99	н/о–12.31

Примечание. M – среднее содержание, SE – ошибка среднего, SD – стандартное отклонение, MM – минимум – максимум, н/о – менее предела количественного обнаружения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате исследований установлена значимость эколого-трофической специализации как фактора, способного влиять на элементный состав базидиомакромицетов. Так, установлено, что ксилотрофные базидиомицеты накапливают в своих плодовых телах железо, марганец и хром в больших концентрациях, чем представители других эколого-трофических групп. Сапротрофы проявляют склонность к накоплению цинка, свинца и мышьяка. Кобальт активно накапливают представители микоризообразующих базидиомицетов. Способность к накоплению химических элементов плодовыми телами выражена в разной степени во всех эколого-трофических группах и носит специфический характер. Также установлено, что биоабсорбция некоторых из изученных элементов плодовыми телами макромицетов может определяться таксономической принадлежностью последних. Этот факт подтверждает существование единых механизмов накопления, сформировавшихся в процессе длительной эволюции, у таксономически близких видов грибов.

Таким образом, сильная вариабельность содержания тяжелых металлов и мышьяка в плодовых телах базидиальных макромицетов, развивающихся в сходных экологических условиях, отчасти может быть объяснена эколого-трофическими особенностями и таксономической принадлежностью отдельных видов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Горленко Н.В. Грибы как источник пищевых белков // Микология и фитопатология. 1983. Т. 17, вып. 3. С. 177 – 181.

- Денисова Г. В. Влияние неорганических соединений селена на рост и развитие базидиальных макромицетов: Дис. ... канд. биол. наук. М., 1999. 130 с.
- Диксон М., Уэбб Э. Ферменты: В 3 т. Пер. с англ. М.: Мир, 1982. 960 с.
- Зырянова У.П. Влияние экологических факторов на содержание тяжелых металлов и Cs-137 в микобиоте лесных экосистем: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ульяновск, 2007. 26 с.
- Иванов А.И. Биота макромицетов лесостепи правобережного Поволжья: Дис. ... д-ра биол. наук. М., 1992. 289 с.
- Иванов А.И., Блиохватов А.Ф. О роли базидиальных макромицетов в трансформации ультрамикрорезлементов в экосистемах. I. Биоабсорбция селена // Микология и фитопатология. 2003. Т. 37, вып. 1. С. 70 – 75.
- Кадималиев Д.А., Ревин В.В., Атыкян Н.А. Влияние полимерных субстратов на биосинтез ферментов лигнинолитического комплекса грибов *P. tigrinus* // Вестн. Оренбург. гос. ун-та. 2003. Вып. 5. С. 134 – 136.
- Королева О. В. Лакказы базидиомицетов: свойства, структура, механизм действия и практическое применение: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2006. 24 с.
- Никитина О.В. Внеклеточные оксидоредуктазы лигнинолитического комплекса базидиального гриба *Trametes pubescens* (Shumach.) Pilat.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2006. 26 с.
- ПНД Ф 16.1.42-04. Методика выполнения измерений массовой доли металлов и оксидов металлов в порошковых пробах почв методом рентгенофлуоресцентного анализа / НПО «Спектрон». СПб., 2004. 16 с.
- Поддубный А.В., Христофорова Н.К. Оценка качества среды по содержанию тяжелых металлов в опенке осеннем *Armillaria mellea* // Микология и фитопатология. 1999. Т. 33, вып. 4. С. 271 – 275.
- РД 52.18.289-90. Методика выполнения измерений массовой доли подвижных форм металлов (меди, цинка, свинца, никеля, кадмия, кобальта, хрома, марганца) в пробах почвы атомно-абсорбционным анализом: Методические указания / НПО «Тайфун». М., 1990. 29 с.
- Рязанов А.П. Воздействие тяжелых металлов и мышьяка на базидиальные макромицеты: Дис. ... канд. биол. наук. М., 2003. 109 с.
- Чураков Б.П., Лисов Е.С., Евсеева Н.А., Божок Л.Л. Микоиндикация загрязнения лесных экосистем тяжелыми металлами // Микология и фитопатология. 2000. Т. 34, вып. 2. С. 57 – 61.
- Чураков Б.П., Зырянова У.П., Пантелеев С.В., Морозова Н.В. Тяжелые металлы в представителях различных эволюционных групп грибов // Микология и фитопатология. 2004. Т. 38, вып. 2. С. 68 – 77.
- Щеглов А.И., Цветнова О.Б. Грибы – биоиндикаторы техногенного загрязнения // Природа. 2002. № 11. С. 7 – 16.
- Alonso J., Salgado M.J., García M.A., Melgar M.J. Accumulation of mercury in edible macrofungi: influence of some factors // Archives of Environmental Contamination and Toxicology. 2000. Vol. 38, № 2. P. 158 – 162.
- Alonso J., Pérez M., Míguez B., Vázquez F., García M.A., Melgar M.J. Influence of some factor in cadmium accumulation in edible fungi in NW Spain // Toxicology Letters. 1996. Vol. 88. P. 80.
- Baldrian P., Wiesche C., Gabriel J., Nerud F., Zadražil F. Influence of cadmium and mercury on activities of ligninolytic enzymes and degradation of polycyclic aromatic hydrocarbons by *Pleurotus ostreatus* in soil // Applied and Environmental Microbiology. 2000. Vol. 66, № 6. P. 2471 – 2478.
- Barcan V.Sh., Kovnatsky E.F., Smetannikova M.S. Absorption of Heavy Metals in Wild Berries and Edible Mushrooms in an Area Affected by Smelter Emissions // Water, Air, and Soil Pollution. 1998. Vol. 103, №1 – 4. P. 73 – 195.
- Blanchette R.A., Abad A.R., Farrel R.L., Leathers T.D. Detection of lignin peroxidase and xylanase by immunocytochemical labeling in wood decayed by Basidiomycetes // Applied and Environmental Microbiology. 1989. Vol. 55, № 6. P. 1457 – 1465.

- Borovička J., Řanda Z., Jelinek E.* Gold content of ectomycorrhizal and saprobic macrofungi – an update // *J. Physics: Conference Series*. 2006. Vol. 41. P. 169 – 173.
- Carvalho M.L., Pimentel A.C., Fernandes B.* Study of heavy metals in wild mushrooms under different pollution condition by X-ray fluorescence spectrometry // *Analytical Science*. 2005. Vol. 21. P. 747 – 750.
- Choundry S., Panda S.K.* Induction of oxidative stress and ultrastructural changes in moss *Taxithelium nepalense* (Schwaegr.) Broth. under lead and arsenic phytotoxicity // *Current Science*. 2004. Vol. 87, № 3. P. 342 – 348.
- Demirbaş A.* Heavy metal bioaccumulation by mushrooms from artificially fortified soils // *Food Chemistry*. 2001. Vol. 74, № 3. P. 293 – 301.
- Dictionary of the Fungi // *CABI Databases*. Wallingford: CABI Bioscience [Electronic resource], 2007. Mode of access: <http://www.indexfungorum.org/Names/fundic.asp>. 30.07.2008.
- Fungal Names // *CABI Databases*. Wallingford: CABI Bioscience [Electronic resource], 2007. Mode of access: <http://www.indexfungorum.org/Names/Names.asp>. 30.07.2008.
- García M.A., Alonso J., Fernández M.I., Melgar M.J.* Lead Content in Edible Wild Mushrooms in Northwest Spain as Indicator of Environmental Contamination // *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*. 1998. Vol. 34, № 4. P. 330 – 335.
- Hammel K., Kapich A.N., Jensen K.A., Rayn Z.C.* Reactive oxygen species as agents of wood decay fungi // *Enzyme and Microbial Technology*. 2002. Vol. 30. P. 445 – 453.
- Ingrao G., Belloni P., Santaroni G.P.* Mushrooms as biological monitors of trace elements in the environment // *J. Radioanalytical and Nuclear Chemistry*. 1992. Vol. 161, № 1. P. 113 – 120.
- Kalač P., Svoboda L., Havlíčková B.* Content of detrimental metals mercury, cadmium and lead in wild growing edible mushrooms: a review // *Energy Education Science and Technology*. 2004. Vol. 13, № 1. P. 31 – 38.
- Lodenius M., Herranen M.* Influence of chlor-alkali plant on the mercury contents of fungi // *Chemosphere*. 1981. Vol. 10, № 3. P. 313–318.
- Lodenius M., Kuusi T., Laaksovirta K.* Lead, cadmium and mercury contents of fungi in Mikkeli, SE Finland // *Annal. Bot. Fennici*. 1981. Vol. 18. P. 183 – 186.
- Peters T.* Extrazelluläre Enzyme aus Basidiomyceten: Dissertation zur Erlangung des Grades Doktor der Naturwissenschaften. Universitaet Hannover, 2004. 152 S.
- Schützendübel A., Polle A.* Plant responses to abiotic stresses: heavy metal-induced oxidative stress and protection by mycorrhization. // *J. Experimental Botany*. 2002. Vol. 53. P. 1351–1365.
- Svoboda L., Zimmermannová K., Kalač P.* Concentrations of mercury, cadmium, lead and copper in fruiting bodies of edible mushrooms in an emission area of a copper smelter and a mercury smelter // *The Science of the Total Environment*. 2000. Vol. 246, № 1. P. 61 – 67.
- Svoboda L., Havlíčková B., Kalač P.* Contents of cadmium, mercury and lead in edible mushrooms growing in a historical silver-mining area // *Food Chemistry*. 2006. Vol. 96, № 4. P. 580 – 585.
- Tüzen M., Sesli E., Soylak M.* Trace element levels of mushroom species from East Black Sea region of Turkey // *Food Control*. 2007. Vol. 18, № 7. P. 806 – 810.
- Vetter J.* Toxic elements in certain higher fungi // *Food Chemistry*. 1993. Vol. 48, № 2. P. 207 – 208.
- Yamaç M., Yıldız D., Sarıkürkcü C., Çelikkollu M., Halil Solak M.* Heavy metals in some edible mushrooms from the Central Anatolia, Turkey // *Food Chemistry*. 2007. Vol. 103, № 2. P. 263 – 267.