

Проведено порівняння вмісту 11 елементів (Al, Ca, Cd, Cu, Fe, Mg, Mn, Ni, Pb, Si, Zn) в плодових тілах 9 видів нивальних міксоміцетів та їх субстратах, зібраних в італійських та французьких Альпах. Виявлена здатність нивальних видів акумулювати високотоксичні важкі метали Cd та Pb, а також Zn і Cu

Ключові слова: важкі метали, міксоміцети, нивальні види, біоаккумуляція, моніторинг, екологічна безпека, паспортизація

Проведено сравнение содержания 11 элементов (Al, Ca, Cd, Cu, Fe, Mg, Mn, Ni, Pb, Si, Zn) в плодовых телах 9 видов нивальных миксомицетов и их субстратах, собранных в итальянских и французских Альпах. Обнаружена способность нивальных видов аккумулировать высокотоксичные тяжелые металлы Cd и Pb, а также Cu и Zn

Ключевые слова: тяжелые металлы, миксомицеты, нивальные виды, биоаккумуляция, мониторинг, экологическая безопасность, паспортизация

УДК 504.064.2

DOI: 10.15587/1729-4061.2016.79440

АНАЛІЗ БІОТРАНСФОРМАЦІЇ МЕТАЛІВ АЛЬПІЙСЬКИМИ НІВАЛЬНИМИ МІКСОМІЦЕТАМИ ВІДНОСНО ЇХ СУБСТРАТІВ

Т. І. Кривомаз

Кандидат біологічних наук, доцент*

E-mail: ecol@i.ua

О. С. Волошкіна

Доктор технічних наук, професор*

E-mail: e.voloshki@gmail.com

А. Мішо

Громадська організація «Всеукраїнське екологічне товариство»

вул. Олегівська, 39, м. Київ, Україна, 04071

E-mail: alainm@i.ua

І. М. Андрусішина

Кандидат біологічних наук, старший науковий співробітник

Лабораторія аналітичної хімії і моніторингу токсичних сполук

ДУ «Інститут медицини праці НАМН України»

вул. Саксаганського, 75, м. Київ, Україна, 01033

E-mail: irina_andrei@voliacable.com

*Кафедра охорони праці та навколишнього середовища
Київський національний університет будівництва та архітектури
пр. Повітрофлотський, 31, м. Київ, Україна, 03680

1. Вступ

В останнє десятиріччя активно розвивається металоміка – аналітична наукова галузь, що досліджує вміст та функції металів в біологічних системах [1]. Металоміка долає міждисциплінарні бар'єри між хімією, біологією, фізикою, медициною та екологією, розкриваючи особливості накопичення, транспортування, метаболізму та токсичності іонів металів. Важливість металів для життєдіяльності живих організмів ні у кого не викликає сумнівів, проте їх роль у функціонуванні біосистем все ще залишається не до кінця вивченою. У сфері екологічної безпеки проводились дослідження накопичення важких металів рослинами [2], тваринами [3], грибами [4] та мікробіологічними об'єктами [5], проте дуже мало відомо про біоаккумулятивні властивості міксоміцетів [6]. При цьому міксоміцети є загальноновизнаними зручними об'єктами для різноманітних досліджень, оскільки поєднують в собі властивості грибів та протистів. На вегетативній стадії життєвого циклу плазмодії міксоміцетів активно поглинають бактерії, гіфи та окремі клітини грибів, а також органічні та неорганічні частки з ґрунту та субстратів, акумулюючи елементи в різних формах і відіграючи роль природних біоконцентраторів. Генеративна стадія міксоміцетів представлена нерухомими спорофорами, аналіз яких може дати оцінку стану навколишнього середовища, адже всі накопичені елементи були зібрані міксоміцетом з його безпосередньо-

го оточення. Крім біоіндикаторного та біоремедіального потенціалу, міксоміцети можуть допомогти у розкритті механізмів стійкості до несприятливих умов оточуючого середовища, особливо це стосується нивальних міксоміцетів. Ця екологічна група приурочена до альпійської, субальпійської та арктичної зони, де нивальні міксоміцети утворюють спороношення на відкритих гірських схилах навесні на рослинних субстратах, поруч з танучим снігом. Нивальні види здатні виживати в умовах різких перепадів температур та інтенсивної інсоляції, тому їх вивчення допоможе розкрити механізми пристосування живих біосистем до нестабільних умов навколишнього середовища. Дослідження вмісту елементів у плодових тілах нивальних міксоміцетів стане внеском у вивчення біогеохімічного кругообігу елементів та допоможе з'ясувати шляхи трансформації хімічних елементів в трофічних ланцюгах екосистем. Для сфери екологічної безпеки особливо актуально з'ясувати шляхи трансформації важких металів у навколишньому середовищі, а міксоміцети, в силу своїх біологічних особливостей та широкого поширення, є дуже вдалим об'єктом для реалізації цих завдань.

2. Аналіз літературних даних і постановка проблеми

Незважаючи на актуальність досліджень трансформації важких металів в екосистемах та потен-

ційну здатність міксоміцетів до їх біоаккумуляції, інформація про концентрації елементів в польових зразках міксоміцетів представлена всього в кількох публікаціях. В роботі [7] на території Фінляндії визначались концентрації алюмінію, заліза, цинку, міді, ртуті та кадмію у плодових тілах семи міксоміцетів: *Fuligo septica*, *Lycogala epidendrum*, *Tubifera ferruginosa*, *Symphytocarpus flaccidus*, *Amaurochaete atra*, *Ceratiomyxa fruticulosa*, *Stemonitis* sp., а також в двох плазмодіях невизначеної видової приналежності. Було відмічено значний вміст металів в цілому та аномально високу концентрацію цинку (2200–20000 мг/кг) у гербарних та польових зразках *F. septica*. Показники в середньому у 240 разів перевищували вміст цинку у листках чорниці (9,7–160 мг/кг), зібраних поруч з міксоміцетами для з'ясування фоновому рівня забруднення досліджених територій. Крім того, всі досліджені міксоміцети, крім *Stemonitis* sp., продемонстрували здатність до накопичення Cd, причому в окремих зразках *Symphytocarpus flaccidus* вміст цього елементу (11 мг/кг) перевищував фоновий (0,034 мг/кг) більш ніж у 300 разів.

Наступного разу до теми дослідження елементів у міксоміцетах звернулись тільки через 10 років [8]. Гербарні зразки *Fuligo septica*, *Reticularia splendens*, *R. lycoperdon*, *Tubifera ferruginosa* та *Lycogala epidendrum*, отримані з Австралії, Канади, США та Швейцарії, були проаналізовані на вміст 60 елементів. Однак для 50 з них, включаючи рідкоземельні метали, а також As, Sb та Se, концентрації виявились настільки незначними, що ці дані не увійшли до публікації. Підтвердилась надзвичайна здатність *F. septica* до акумуляції цинку і встановлено, що цей вид також накопичує кальцій, залізо, барій, кадмій, стронцій та марганець. У порівнянні з іншими дослідженими зразками, *Tubifera ferruginosa* не вирізнялась особливими акумуляційними властивостями, проте містила дещо підвищені концентрації важких металів заліза, цинку та магнію. У *Reticularia lycoperdon* виявилась підвищена кількість рідкісного металу вісмуту (20 мг/кг) у порівнянні з іншими міксоміцетами (<0,05 мг/кг). З'ясувалось, що *Lycogala epidendrum* притаманна схильність до акумуляції Sn, в той час, як у інших живих організмів цей елемент наявний тільки в слідових кількостях. Крім того у *L. epidendrum* виявлена тенденція до накопичення міді (52–84 мг/кг), а інші чотири види не акумулювали цей метал (3–14 мг/кг). З огляду на те, що обидві попередні роботи акцентували увагу на надзвичайних властивостях *F. septica*, не викликає здивування, що наступне дослідження також було присвячено акумуляції цинку цим видом. Порівнювався вміст цинку у субстратах та у 19 зразках *F. septica*, зібраних на території Росії, Литви, Узбекистану, Киргизії, Таджикистану та Північної Кореї [9]. Середнє значення концентрації цинку у субстратах виявилось 555,75 мг/кг, а у міксоміцетах у 25 разів вище (14234,38 мг/кг), причому у деяких випадках це співвідношення досягало 72. Феноменальній здатності *F. septica* до гіперакумуляції Zn невдовзі знайшлося пояснення. Польські дослідники з'ясували, що здатність протистояти цинку та дії інших важких металів пов'язана з синтезом жовтого пігменту фулігорубіну А, який утворює хелатні комплекси з Zn, переводячи його в неактивну форму [10]. Після цього американські дослідники розширили коло експериментальних об'єктів та застосували комбінова-

ні методи [11]. За допомогою електронної мікроскопії та рентгенівського мікроаналізу було досліджено розподіл металів по морфологічним структурам міксоміцетів. Крім *F. septica* були задіяні представники родів *Physarum*, *Hemitrichia*, *Trichia* та *Stemonitis*. Кількісний вміст елементів визначався у трьох видів міксоміцетів, причому для п'яти металів Fe, Mn, Cu, Zn та Al використовували метод емісійної спектроскопії з індуктивно-зв'язаною плазмою, а для Pb – метод атомно-абсорбційної спектроскопії. Найбільша концентрація Pb, Mn та Zn виявлена у *F. septica*, у порівнянні з *Trichia favoginea* та *Stemonitis splendens*.

Остання робота на Філіппінах показала, що вміст Cr та Mn в спорофорах *Arcyria cinerea*, *Physarum album* та *Ph. pusillum*, перевищував концентрацію цих металів в листяних субстратах міксоміцетів [12]. Порівнюючи з лабораторними експериментами у стерильному водному агарі, автори дійшли до висновку, що біоабсорбція *Physarum album*, *Ph. cinereum* та *Ph. melleum* пов'язана з бактеріями, які поглинаються плазмодіями міксоміцетів шляхом фагоцитозу в природних умовах. Філіппінські дослідники переконані, що «мікробні коктейлі» міксоміцетів з великими плазмодіями в комбінації з бактеріальними ізолятами можуть використовуватись для біоремедіації забруднених територій. В інших згаданих працях також підкреслюється доцільність використання міксоміцетів для дослідження впливу токсичних металів на екосистеми [10]. Оскільки міксоміцети є убіквістами і акумулюють речовини безпосередньо з середовища їх існування, вони можуть використовуватись для біомоніторингу забруднення важкими металами [11]. Висловлюються сподівання, що після виявлення генів, пов'язаних з гіперакумуляцією токсичних елементів у міксоміцетів, стане можливим їх клонування та імплантація в організми з більшою біомасою для ремедіації забруднених територій [9].

В жодному з вищезгаданих досліджень не були задіяні нівальні міксоміцети, попри те, що особливості їх фізіології можуть бути пов'язані з біоабсорбцією елементів з навколишнього середовища. Невипадково, що нівальні види практично неможливо культивувати в лабораторії, адже вони потребують специфічних умов, які наявні тільки в їх природньому оточенні. Крім факторів температурного режиму, вологості та інсоляції, можливо не останню роль у розвитку нівальних відіграють метали, що містяться у ґрунті та у субстратах. У зв'язку з цим, було розпочато дослідження закономірностей трансформації елементів нівальними міксоміцетами в українських Карпатах [13]. Були отримані дані про накопичення Ca, Mn, Mg, Al, Ni, а також токсичних елементів Pb та Cd в плодових тілах *Diderma globosum*, *D. meyeriae*, *D. niveum*, *Didymium dubium*, *Lamproderma splendens*, *L. ovoideoechinulatum*, *L. spinulosporum*, *Meriderma echinulatum*, *Physarum albescens* та *Ph. alpestre*, проте не було здійснено порівняння з вмістом цих елементів у субстратах. Нове дослідження проходило в італійських та французьких Альпах і аналіз елементів проводився не тільки в міксоміцетах, але й в їх субстратах.

3. Мета і завдання дослідження

Метою дослідження є виявлення закономірностей накопичення елементів альпійськими нівальними

міксоміцетами у порівнянні з їх субстратами для з'ясування біоаккумуляційних їх спроможностей і шляхів трансформації важких металів.

Для досягнення сформульованої мети були поставлені такі завдання:

- дослідити розподіл 11 елементів в плодових тілах 9 видів міксоміцетів та їх субстратах та вирахувати коефіцієнти переходу для виявлення видів з найбільшими біоаккумуляційними властивостями;
- визначити здатність досліджених нівальних міксоміцетів до накопичення важких і токсичних металів;
- порівняти зразки однакових видів з різних країн для встановлення кореляції концентрації елементів у міксоміцетах від умов оточуючого середовища;
- з'ясувати можливість наявності зв'язку між співвідношенням елементів в субстраті та міксоміцетах з особливостями життєдіяльності їх плазмодіїв.

4. Матеріали та методи дослідження вмісту елементів в плодових тілах міксоміцетів та їх субстратах

4.1. Матеріали для дослідження, відбір проб та визначення зразків

Для дослідження вмісту важких металів та інших елементів весною 2014–2015 р. на межі танучого снігу в Альпах було відібрано 10 зразків дев'яти видів міксоміцетів. Зразки міксоміцетів були виявлені в наступних локалітетах:

1) *Trichia decipiens* (Pers.) T. Macbr. – Франція, Альпи, поблизу населеного пункту Анджа, біля м. Гренобль, в ялиновому лісі, на висоті 1350 м, на деревині вкритого мохом поваленого стовбура *Picea abies* (L.) H. Karst., 03.11.2014;

2) *Diderma fallax* (Rostaf.) Lado разом з *Lamproderma echinosporum* Meyl. – там же, на відкритих альпійських галявинах, на висоті 1100 м, на живих гілочках терену *Prunus spinosa* L., 13.03.2015;

3) *L. pseudomaculatum* Mar. Mey. & Poulain – там же, на опалих гілочках, 17.03.2015;

4) *Lamproderma arcyrrioides* (Sommerf.) Rostaf. – там же, на узліссі букового лісу, на живій гілочці *Fagus sylvatica* L., 23.03.2015;

5) *Physarum venum* Sommerf. – там же, на сухому листку *Fagus sylvatica* L., 23.03.2015;

6) *Diderma alpinum* (Meyl.) Meyl. разом з *Physarum alpestre* Mitchel, S.W. Chapm. & M. L. Farr – Італія, Альпи, поблизу Баньи ді Вінадіо, провінція Кунео, на висоті 1305 м, на гілочках живого куща вільхи *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., 29.04.2015;

7) *Diderma globosum* Pers. – там же, на сухому опаді трави, 29.04.2015;

8) *Lamproderma pseudomaculatum* Mar. Mey. & Poulain – там же, на сухих опалих гілочках, 29.04.2015.

Зразки разом з фрагментами субстратів зберігались в окремих картонних коробочках. Для видової ідентифікації міксоміцетів використовувався визначник «Les Mухомycètes» [14]. Визначення здійснювалось на основі характерних особливостей перидію, капіліцію, спор та загальної будови плодового тіла міксоміцетів. Мікроскопічні ознаки досліджувались за допомогою світлового мікроскопу Carl Zeiss AxioStar з лінзами Zeiss Acroplan 40x, 100x, 400x та 630x.

4.2. Визначення вмісту елементів в зразках міксоміцетів

Всі зразки міксоміцетів та їх субстрати були проаналізовані на вміст 11 елементів: Al, Ca, Cd, Cu, Fe, Mg, Mn, Ni, Pb, Si та Zn. Для визначення елементів у плодових тілах міксоміцетів використовуються методи емісійної спектроскопії з індуктивно-зв'язаною плазмою, атомно-абсорбційної спектроскопії, електронної мікроскопії та рентгенівський мікроаналіз [8, 11]. Перший метод використовується найчастіше, оскільки дозволяє визначити точні концентрації більшості елементів. Тому вимірювання вмісту елементів в плодових тілах міксоміцетів та субстратах проводились методом атомно-емісійної спектроскопії з індуктивно-зв'язаною плазмою (АЕС-ІЗП) в лабораторії аналітичної хімії та моніторингу токсичних сполук ДУ «Інститут медицини праці НАМН України». Підготовка зразків здійснювалась згідно сучасним методам аналітичної хімії, а вимірювання проводились приладом Optima 210 DV фірми Perkin Elmer (США). Для підготовки проби брали 0,1 г зразка, додавали 2,0 мл концентрованої HNO_3 (Merck), а після певного часу піддавали мінералізації закритим способом в мікрохвильовій печі MWS-2 фірми Berghof. Отриманий прозорий мінералізатор розчиняли в деіонізованій воді (18Ω) до об'єму 10 мл для подальшого аналізу методом АЕС-ІЗП. Optima 2100 DV представляє собою оптичний спектрометр з напівпровідниковим твердотільним детектором з індуктивно-зв'язаною плазмою в якості джерела збудження. У спектрометрі реалізується спектральна корекція фону за допомогою алгоритму мультиспектральної фільтрації (MSF і IEC). Керування та контроль роботи спектрометра здійснюється програмним забезпеченням WinLab32 в операційній системі Windows XP prof. Отримані дані математично оброблюються приладом і виводяться на монітор в потрібному форматі [15].

4.3. Розрахунок коефіцієнтів та графічне представлення результатів

Співвідношення вмісту елементів у плодових тілах досліджених міксоміцетів та субстратів, на яких вони утворювали спороношення, розраховувались за формулою:

$$K_{\Pi} = C_{\text{м}} / C_{\text{с}},$$

де K_{Π} – коефіцієнт переходу елементів в системі «субстрат-міксоміцет», $C_{\text{м}}$ – вміст елементу в плодових тілах міксоміцетів, $C_{\text{с}}$ – вміст елементу в субстраті. Такий коефіцієнт називають коефіцієнтом біологічного поглинання [2] або фактором біоконцентрації (bioconcentration factor – BCF) [12]. Оскільки немає прямих доказів, що абсорбція елементів відбувалась саме з субстратів, в даній роботі це співвідношення називається коефіцієнт переходу елементів в системі «субстрат – міксоміцет» (K_{Π}).

Отримані результати оброблялись за допомогою програми Excel та представлялись у вигляді графіків і таблиць. Дослідження проводились на базі лабораторії кафедри охорони праці та навколишнього середовища факультету інженерних систем та екології Київського національного університету будівництва і архітектури (Україна).

5. Результати аналізу вмісту елементів в нівальних міксоміцетах та їх субстратах

Проаналізовані 9 видів міксоміцетів належать до 4 родів родин Physaraceae, Stemonitaceae та Trichiaceae, порядків Physarales, Stemonitales та Trichiales класу Мухомуцетес надцарства Амобозоа. Вісім видів належать до екологічної групи нівальних міксоміцетів, які утворюють спороношення на межі снігу, що тане навесні на відкритих високогірних територіях. Крім того, для порівняння досліджувалась *Trichia decipiens*, яка хоча і не належить до нівальних видів, проте також була зібрана у високогірному регіоні Альп. Чотири зразки (*Diderma alpinum*, *D. globosum*, *Lamproderma pseudomaculatum* та *Physarum alpestre*) були відібрані в італійських Альпах, а шість (*Diderma fallax*, *Lamproderma arcyrioides*, *L. echinosporum*, *L. pseudomaculatum*, *Physarum vernum* та *Trichia decipiens*) – у французькому альпійському високогір'ї, причому тільки *Lamproderma pseudomaculatum* була спільним видом для обох територій.

5. 1. Вміст елементів у плодових тілах та субстратах міксоміцетів

Найвища концентрація була виявлена для Ca: 5494,71 мкг/г в сухих гілочках субстрату *Lamproderma pseudomaculatum* з Франції. І цей же субстрат того ж виду міксоміцети з Італії продемонстрував мінімальну серед досліджених зразків концентрацію для Cd – 0,004 мкг/г. Загалом в субстратах за середнім значенням концентрації елементи утворили наступний ряд: Ca (3693,13) > Mg (471,08) > Al (55,49) > Fe (43,15) > Mn (35,8) > Si (29,08) > Zn (14,91) > Pb (2,93) > Cu (0,42) > Ni (0,28) > Cd (0,05 мкг/г). Цікаво що аналогічний ряд для плодових тіл досліджених міксоміцетів має дещо іншу послідовність: Ca (1692,38) > Mg (1338,87) > Fe (996,1) > Al (199,59) > Si (125,29) > Mn (50,47) > Cu (17,32) > Pb (13,22) > Ni (2,63) > Cd (1,7) > Zn (0,04 мкг/г). У відповідності до отриманих середніх значень концентрацій елементів, коефіцієнт переходу з субстрату у плодове тіло досліджених міксоміцетів зменшуються у наступному напрямку: Cu (41,24) > Cd (34) > Fe (23,08) > Ni (9,39) > Pb (4,51) > Si (4,31) > Al (3,59) > Mg (2,84) > Mn (1,41) > Ca (0,46) > Zn (0,003). Проте слід враховувати, що концентрація кожного з елементів може суттєво відрізнятися від середнього значення, в залежності від зразків міксоміцетів та їх субстратів. Найвища концентрація у порівнянні з іншими елементами виявилась для Ca: 5033,33 мкг/г у *Diderma alpinum* та 4790 мкг/г у *D. globosum*. У більшості досліджених міксоміцетів вміст кальцію в субстраті перевищував його концентрацію в міксоміцетах (рис. 1).

Якщо для представників роду *Lamproderma* та для *Trichia decipiens* це очікуване явище, то для представників роду *Physarum* тенденція зменшення концентрації кальцію порівняно з їх субстратами викликає подив. Адже саме представники порядку Physarales характеризуються накопиченням вапна у своїх морфологічних структурах. А от види роду *Diderma*, що також належать до порядку Physarales, підтвердили факт концентрації вапняних включень, проте коефіцієнти переходу Ca все ж таки не продемонстрували вражаючі перепади.

Найвищим вмістом магнію вирізняється *Lamproderma echinosporum* – 3024,5 мкг/г і дещо відстає від

неї *L. pseudomaculatum*: у спорангіях цього виду з Італії було виявлено 2452,51 мкг/г, а у зразків з Франції – 2245,2 мкг/г Mg. Натомість в плодових тілах *Physarum alpestre* концентрація магнію (146,07 мкг/г) виявилась меншою, ніж у субстраті (580,33 мкг/г), на якому було знайдено цей вид. Таким чином, незважаючи на загальний високий вміст Mg у спорофорах міксоміцетів, невеликі значення K_p (від 0,25 до 9,72) можуть ставити під сумнів здатність досліджених видів до акумуляції цього елемента (рис. 2).

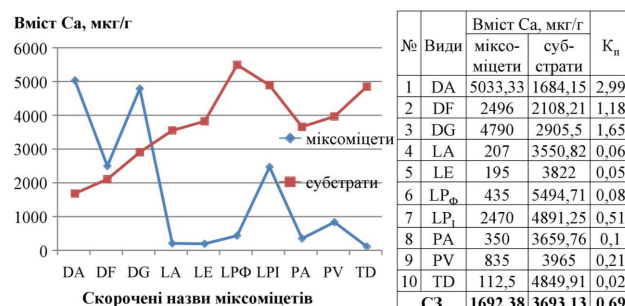


Рис. 1. Вміст кальцію в плодових тілах та субстратах міксоміцетів: DA – *Diderma alpinum*, DF – *D. fallax*, DG – *D. globosum*, LA – *Lamproderma arcyrioides*, LE – *L. echinosporum*, LP – *L. pseudomaculatum* (LP_ф – зразок з Франції, LP_і – зразок з Італії), PA – *Physarum alpestre*, PV – *Ph. vernum*, TD – *Trichia decipiens*, C3 – середнє значення, K_p – коефіцієнт переходу

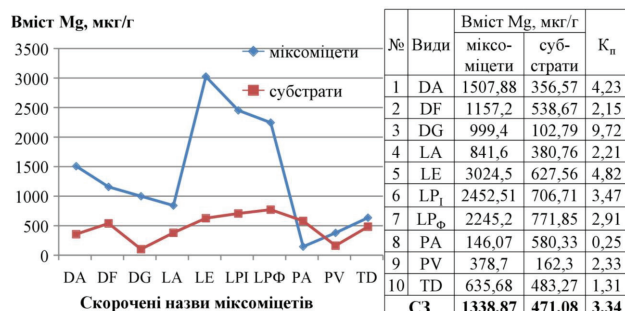


Рис. 2. Вміст магнію в плодових тілах та субстратах міксоміцетів (скорочення як на рис. 1)

З поміж усіх досліджених зразків міксоміцетів найвищим вмістом заліза кардинально відрізняється *Lamproderma echinosporum* – 4337,53 мкг/г. Цікаво що зразок *L. pseudomaculatum* з Італії характеризується найменшим вмістом Fe (0,6 мкг/г), навіть порівняно із зразком з Франції (384 мкг/г) того ж виду на подібному субстраті. Також менший вміст Fe (60 мкг/г), ніж у субстраті (96 мкг/г) відмічено для *Trichia decipiens*. Слід зазначити, що для ряду міксоміцетів зареєстровані досить високі показники коефіцієнтів переходу заліза з субстратів в міксоміцети: *Diderma alpinum* – 28,2, *D. globosum* – 23,15, *Lamproderma pseudomaculatum* з Франції – 20,92, *D. fallax* – 20,79, *L. arcyrioides* – 16,78 (рис. 3).

Найбільший вміст алюмінію виявлено в зразках *Lamproderma pseudomaculatum* з Франції 368,68 мкг/г, а найменший – у плодових тілах *Physarum alpestre* – 30,49 мкг/г (рис. 4).

Найменшими значеннями K_p для Al характеризуються види *Physarum vernum* (1,81) та *Trichia decipiens* (1,03), а найбільшими – *Lamproderma pseudomaculatum* з Іта-

лії (9,96) та Франції (8,78). Наразі особливої здатності до накопичення алюмінію дослідженими міксоміцетами не відмічено, з огляду на невеликі значення коефіцієнтів переходу цього елемента з субстрату в міксоміцети.

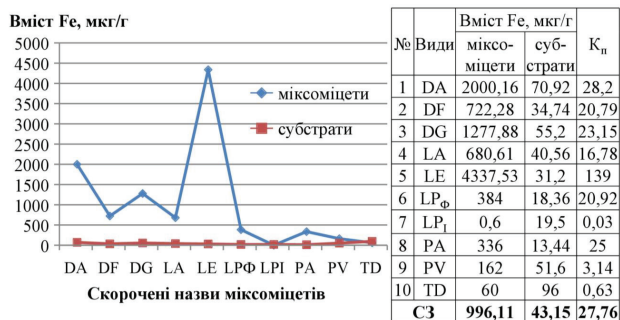


Рис. 3. Вміст заліза в плодкових тілах та субстратах міксоміцетів (скорочення як на рис. 1)

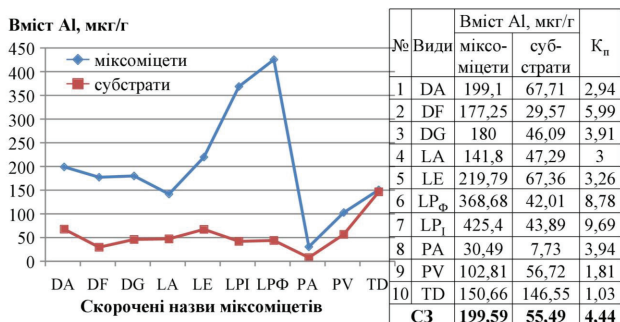


Рис. 4. Вміст алюмінію в плодкових тілах та субстратах міксоміцетів (скорочення як на рис. 1)

Найбільший вміст кремнію зареєстровано в плодкових тілах *Diderma globosum* (496,92 мкг/г), а найменший – у *Trichia decipiens* (5,45 мкг/г). В зразках *Physarum vernum* (13,64 мкг/г) та *Lamproderma echinosporum* (63,63 мкг/г) концентрація Si менша, ніж у їх субстратів – 44,42 та 78,78 мкг/г відповідно. Проте деякі види характеризуються досить високими K_p , а саме *Lamproderma pseudomaculatum* з Франції (19,78) та *Diderma globosum* (12,62) (рис. 5).

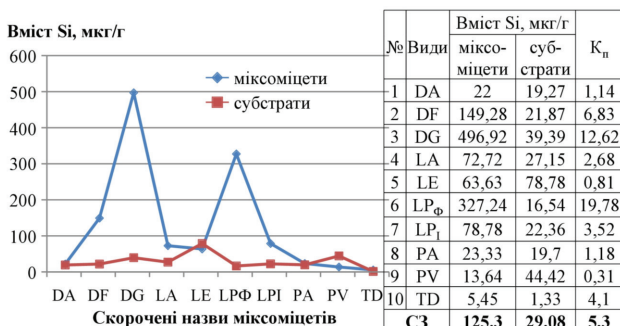


Рис. 5. Вміст кремнію в плодкових тілах та субстратах міксоміцетів (скорочення як на рис. 1)

Концентрація марганцю відрізняється значними коливаннями величин, як у міксоміцетах, так і їх плодкових тілах. У чотирьох випадках вміст марганцю в субстраті перевищує концентрацію цього елемента у спорофорах міксоміцетів: *Lamproderma arcyrrioides*,

обидва зразки *L. pseudomaculatum* та *Physarum vernum*. Причому в останньому прикладі різниця концентрацій суттєва (рис. 6). Максимальна концентрація Mn у *Diderma fallax* – 150 мкг/г, а мінімальна – у *Lamproderma pseudomaculatum* з Італії (5,88 мкг/г). Низький вміст Mn у субстраті (1,91 мкг/г) разом з великою концентрацією цього елемента в *Physarum alpestre* обумовив високе значення коефіцієнту переходу ($K_p=63,9$).

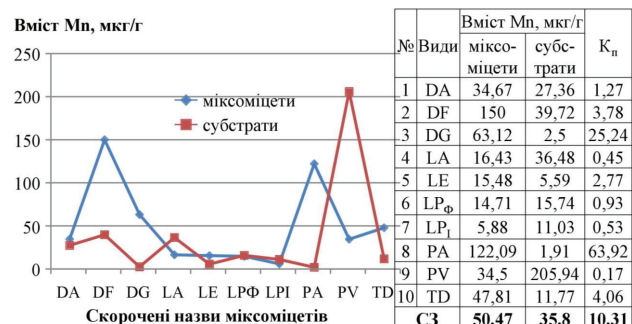


Рис. 6. Вміст марганцю в плодкових тілах та субстратах міксоміцетів (скорочення як на рис. 1)

У деяких видів міксоміцетів прослідковується тенденція до накопичення міді, оскільки в усіх без винятку досліджених зразках вміст Cu перевищував концентрацію цього елемента в субстраті (рис. 7).

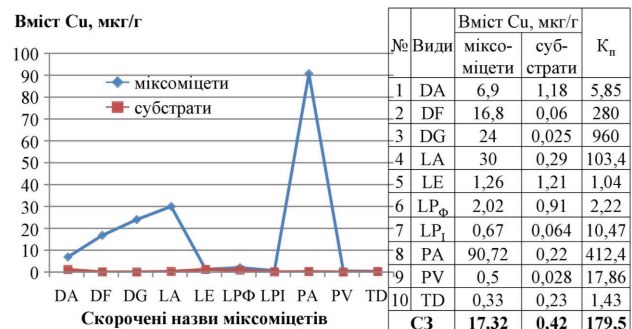


Рис. 7. Вміст міді в плодкових тілах та субстратах міксоміцетів (скорочення як на рис. 1)

Насамперед це стосується *Diderma globosum* ($K_p=960$), *Physarum alpestre* ($K_p=412,4$), *D. fallax* ($K_p=280$) та *Lamproderma arcyrrioides* ($K_p=103,4$). Всі субстрати характеризувались дуже низьким вмістом Cu, що знаходився у діапазоні від 0,025 до 1,21 мкг/г. Найбільше міді виявилось у *Physarum alpestre* – 90,72 мкг/г, а найменше – у *Trichia decipiens* (0,33 мкг/г).

Свинець посідає п'яте місце у ряду середніх значень коефіцієнтів переходу ($K_p=4,51$ мкг/г). Вміст свинцю у субстратах стабільно менше, ніж у плодкових тілах міксоміцетів, коливаючись від 0,12 до 3,96 мкг/г, за винятком *Trichia decipiens*, де концентрація Pb в деревині *Picea abies* (14,63 мкг/г) вдвічі більша, ніж у спорагміях міксоміцета (6,6 мкг/г). Здатність до акумуляції Pb демонструє *Diderma fallax*, судячи з високого значення $K_p=190,7$. Максимальна кількість свинцю зареєстрована у трьох видів міксоміцетів: *Diderma globosum* – 27,9, *Lamproderma arcyrrioides* – 27 та вищезгадана *D. fallax* – 26,7 мкг/г. Найменше Pb виявлено у *Lamproderma pseudomaculatum* з Італії – 2,53 та *Physarum alpestre* – 3,3 мкг/г (рис. 8).

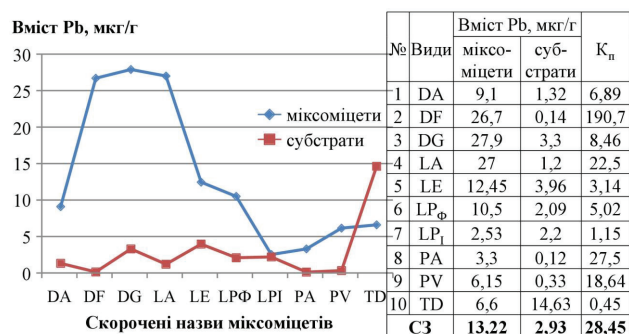


Рис. 8. Вміст свинцю в плодових тілах та субстратах міксоміцетів (скорочення як на рис. 1)

Вміст нікелю у субстратах стабільно низький і знаходиться у межах 0,02–0,72 мкг/г. Натомість коефіцієнт переходу цього елементу з субстрату у плодове тіло *Diderma globosum* досягає 153,8. Також у цього виду була відмічена досить висока концентрація нікелю – 6 мкг/г, така сама, як у *Lamproderma arcyrioides*, але найвищий вміст Ni був відмічений у *Diderma fallax* – 7,8 мкг/г (рис. 9).

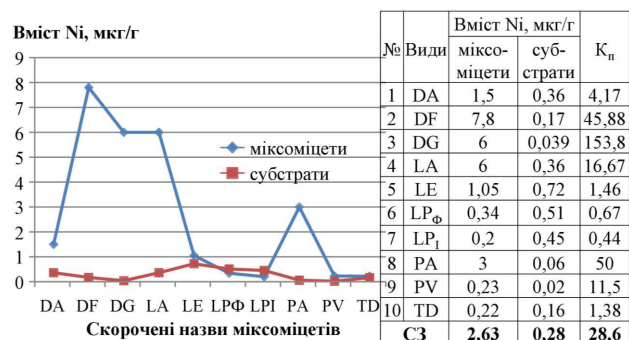


Рис. 9. Вміст нікелю в плодових тілах та субстратах міксоміцетів (скорочення як на рис. 1)

Субстрати продемонстрували стабільно низький рівень вмісту Cd, що коливався у межах від 0,004 до 0,19 мкг/г (рис. 10).

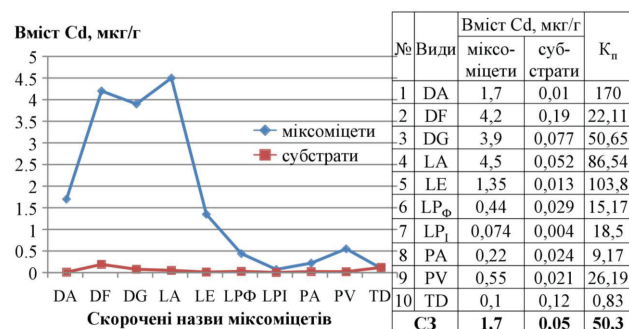


Рис. 10. Вміст кадмію в плодових тілах та субстратах міксоміцетів (скорочення як на рис. 1)

А от міксоміцети виявили здатність до накопичення цього елементу, судячи із величин коефіцієнтів переходу: 170 для *Diderma alpinum*, 103 для *Lamproderma echinosporum*, 86,54 для *L. arcyrioides* та 50,65 для *D. globosum*. Максимальний вміст Cd виявлено у трьох видів міксоміцетів: *Lamproderma arcyrioides* – 4,5,

Diderma fallax – 4,2 та *D. globosum* – 3,9 мкг/г. Мінімальний вміст Cd виявився в зразках *Lamproderma pseudomaculatum* з Італії – 0,047 мкг/г. Для Cd отримано друге за величиною значення середнього коефіцієнту переходу з субстрату в міксоміцети, що дорівнює 34.

З поміж інших досліджених зразків набагато вищим вмістом цинку відрізняється *Diderma alpinum* – 231,06 мкг/г, а мінімальна кількість була зареєстрована у зразку *Lamproderma pseudomaculatum* з Італії – 0,36 мкг/г. У останнього виду вміст Zn у спорангіях був менше, ніж у субстратах, що позначилося на величині коефіцієнту переходу: $K_p=0,04$ для зразку з Італії та 0,71 – для зразку з Франції. Така сама тенденція характерна ще для двох видів: $K_p=0,85$ для *Lamproderma echinosporum* та 0,69 – для *Physarum alpestre*. Натомість, найбільші значення коефіцієнту переходу Zn з субстрату в міксоміцети були зареєстровані для всіх трьох досліджених представників роду *Diderma*: у *D. alpinum* $K_p=57,05$, у *D. fallax* – 40,09, у *D. globosum* – 33,69 (рис. 11). Це може свідчити про здатність певних видів роду *Diderma* до біоаккумуляції цинку. Проте слід зазначити, що цинк займає останнє місце у градації середніх значень коефіцієнту переходу – $K_p=0,003$.

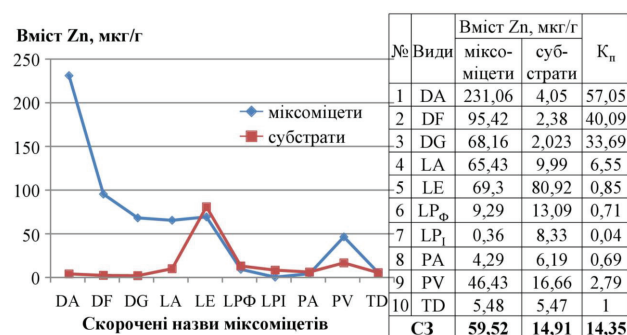


Рис. 11. Вміст цинку в плодових тілах та субстратах міксоміцетів (скорочення як на рис. 1)

Загалом, найбільший вміст елементів був виявлений для трьох елементів у плодових тілах п'яти видів міксоміцетів: Ca – 5033,33 мкг/г у *Diderma alpinum*, у *D. globosum* – 4790, у *D. fallax* – 2496 та у *Lamproderma pseudomaculatum* з Італії – 2470; Fe – 4337,53 у *L. echinosporum*, 2000,16 – у *D. alpinum* та 1277,88 – у *D. globosum*; Mg – 3024,5 у *L. echinosporum*, 2452,51 – у *L. pseudomaculatum* з Італії, 2245,2 – у *L. pseudomaculatum* з Франції, 1507,88 – у *D. alpinum* та 1157,2 – у *D. fallax*. При цьому коефіцієнт переходу елементів з субстрату в міксоміцети тільки у 8 % проб перевищував 100 одиниць: для Cu – 960 у *D. globosum*, 412,4 – у *Physarum alpestre*, 280 – у *D. fallax* та 103,4 – у *Lamproderma arcyrioides*; для Pb – 190,7 у *D. fallax*; для Cd – 170 у *D. alpinum* та 103,8 у *L. echinosporum*; для Ni – 153,8 у *D. globosum* та для Fe 139 – у *L. echinosporum*. У 25 % проб K_p мав значення від 10 до 100, у 45 % – від 1 до 10 і у 22 % K_p був менше одиниці.

5. 2. Зв'язок концентрації елементів в міксоміцетах з типами субстратів та місцезнаходженням зразків

Про вплив місцевості на елементарний склад можна судити з порівняння двох зразків одного й того ж виду *Lamproderma pseudomaculatum* з різних країн, знайдених на однакових субстратах. Вміст елементів

в субстратах практично однаковий і тільки вміст Cu в опалих гілках з Франції в 14 разів перевищує концентрацію цього елементу в такому ж субстраті з Італії, а вміст Fe в плодових тілах *L. pseudomaculatum* з Франції в 640 вищий ніж у представників цього виду з Італії. Саме це обумовило різницю майже в 700 разів коефіцієнтів переходу для заліза: $K_{\text{п}}(\text{Fe})_{\text{І}}=0,03$ та $K_{\text{п}}(\text{Fe})_{\text{Ф}}=20,92$. Серед коефіцієнтів для інших елементів слід відмітити $K_{\text{п}}(\text{Si})_{\text{Ф}}=19,78$, $K_{\text{п}}(\text{Cd})_{\text{І}}=18,5$, $K_{\text{п}}(\text{Cd})_{\text{Ф}}=15,17$ та $K_{\text{п}}(\text{Cu})_{\text{І}}=10,5$. Загалом для Si, Fe, Cu та Pb наявні суттєві відмінності концентрацій в *L. pseudomaculatum* з Франції та Італії, що свідчить про вплив на вміст елементів факторів навколишнього середовища.

Коефіцієнти переходу елементів з субстрату в плодові тіла не тільки свідчать про здатність міксоміцетів до біоаккумуляції, але й наочно демонструють характер зв'язку «міксоміцет-субстрат». Як правило, суха трава є одним найпоширеніших субстратів для нівальних міксоміцетів, проте у даних дослідженнях всього один зразок був знайдений на трав'яному опаді – *Diderma globosum*. І саме цей вид продемонстрував високі значення коефіцієнтів переходу для багатьох елементів: Cu – 960, Ni – 154, Cd – 51, Zn – 34, Mn – 25, Fe – 23, Si – 13. Дане дослідження продемонструвало найміцніший зв'язок між *Trichia decipiens* та деревиною *Picea abies*, про що свідчать найменші значення $K_{\text{п}}$. Тобто вміст сполук приблизно однаковий для Al, Cd, Cu, Mg, Ni та Zn, або концентрація елементів у субстраті дещо менша, ніж у спорангіях міксоміцетів, як у випадку з Ca, Fe, Pb та Si. Причому *T. decipiens* – це єдиний з досліджених видів, який належить до екологічної групи ксилофільних міксоміцетів. Саме цим можна пояснити феномен подібності концентрації елементів в субстратах і спорофорах. Дані дослідження доводять припущення, що на стадії плазмодія *T. decipiens* мешкає всередині поваленого стовбура, де активно живиться мікроорганізмами та органічними залишками, тому її елементарний склад наближається до складу субстрату. Спостерігати за плазмодієм, коли він знаходиться в такому стані, в природі практично неможливо, а порівняння елементарного складу субстрату та міксоміцету стало фактичним підтвердженням, що не тільки утворення спорофорів, але й вся життєдіяльність плазмодію ксилофільних міксоміцетів пов'язані з деревиною. Натомість, у представників екологічної групи нівальних міксоміцетів, до яких належать всі інші досліджені зразки, виявлені кардинальні відмінності елементарних концентрацій в системі «субстрат – міксоміцет». Це можна пояснити тим, що більшу частину життєвого циклу нівальні міксоміцети проводять у вигляді плазмодію, що пересувається у ґрунті та рослинних залишках під снігом, вибірково накопичуючи різні елементи. Субстрат, на якому були виявлені нівальні види, служить для них в першу чергу засобом для розміщення спорофорів у пошуках сухого місця з достатньою інсоляцією. Саме тому не виявлено закономірних кореляцій $K_{\text{п}}$ в залежності від типів субстратів для досліджених нівальних зразків. Таким чином, аналіз елементарного складу міксоміцетів відкривають можливості для дослідження скритих процесів життєдіяльності плазмодію в польових умовах.

6. Обговорення результатів дослідження біоаккумуляційних властивостей нівальних міксоміцетів

З позицій екобезпеки, з 11 проаналізованих елементів, особливе значення мають високотоксичні важкі метали Cd, Pb, Zn. Отримані дані дозволяють припустити наявність у нівальних міксоміцетів здатності до акумуляції кадмію та помірно вираженої схильності до накопичення свинцю, натомість цинк займає останнє місце у градації середніх значень коефіцієнту переходу. Помірно токсичними важкими металами вважаються Cu та Ni, причому Cu очолює рейтинг накопичення елементів у даному дослідженні, а Ni опинився на третьому місці. Здатність міксоміцетів до акумуляції міді наочно демонструється надзвичайно високими значеннями $K_{\text{п}}$ для чотирьох видів міксоміцетів, а також тотальним перевищенням вмісту цього елементу у всіх міксоміцетів, у порівнянні з субстратами. Марганець відносять до групи низькотоксичних важких металів і для нього в даному дослідженні не виявлено чітких тенденцій біоаккумуляції міксоміцетами. Загалом акумулятивні властивості міксоміцетів відкривають перспективи для їх біоремедіаційного використання.

Як і інші міксоміцети, нівальні види та їх субстрати містили найбільшу кількість кальцію. Це закономірно з огляду на важливу роль, яку відіграє цей елемент у широкому спектрі процесів життєдіяльності всіх живих організмів. Проте Ca був єдиним елементом, концентрація якого в субстратах в більшості випадків перевищувала його вміст в плодових тілах міксоміцетів. Друге місце по величині концентрації посідає Fe із стабільно вищим вмістом, ніж в усіх проаналізованих субстратах, що свідчить про помірно виражену здатність до біоаккумуляції заліза міксоміцетами. Крім того, високий вміст у спорофорах виявлений для Mg, проте невеликі значення $K_{\text{п}}$ спростовують припущення про здатність досліджених видів міксоміцетів до виняткової біоаккумуляції цих елементів. Розподіл Al та єдиного неметалічного елементу Si носить видоспецифічний характер, але не демонструє виражених тенденцій.

З огляду на те, що концентрація кожного з елементів досить суттєво змінюється в залежності від зразків міксоміцетів та їх субстратів, було особливо цікаво проаналізувати зразки одного виду *Lamproderma pseudomaculatum* з різних країн, знайдених на однакових субстратах. Схожий вміст елементів в плодових тілах підтверджує залежність біоаккумуляції від специфічних морфолого-фізіологічних характеристик, притаманних кожному виду міксоміцетів. Проте для Si, Fe, Cu та Pb наявні суттєві відмінності концентрацій, що свідчить про залежність концентрацій елементів в міксоміцетах та навколишньому середовищі. І цей факт створює передумови для біоіндикативного використання міксоміцетів.

Порівняння елементарного складу міксоміцетів та їх субстратів відкриває нові аспекти кругообігу речовин в природі. Але для комплексного аналізу трансформації важких металів та інших елементів в екосистемах необхідно визначати вміст елементів не тільки в міксоміцетах та їх субстратах, але й у ґрунті, що заплановано в подальших дослідженнях. Вияв-

лення здатності до накопичення токсичних елементів розкриває потенціал міксоміцетів, як нових об'єктів біоіндикації та біоремедіації для очищення навколишнього середовища.

7. Висновки

1. В екосистемах міксоміцети відіграють роль біоконцентраторів, про що свідчить порівняльний аналіз вмісту 11 елементів в плодових тілах 9 видів міксоміцетів та їх субстратах. Найбільший вміст елементів був виявлений для Ca, Fe і Mg в плодових тілах п'яти видів міксоміцетів: *Diderma alpinum*, *D. globosum*, *D. fallax*, *Lamproderma echinosporum* та *L. pseudomaculatum*, а коефіцієнти переходу виявились найвищими для Cu, Cd, Fe, Ni та Pb. Коефіцієнт переходу елементів з субстрату в міксоміцети у 8 % проб перевищував 100 одиниць, у 25 % проб K_p мав значення від 10 до 100, у 45 % – від 1 до 10, а у 22 % зразків K_p був менше одиниці.

2. У більшості з проаналізованих видів нівальних міксоміцетів виявлена здатність до акумуляції високотоксичних важких металів Cd та Pb, зокрема – у *Diderma fallax*. Крім того, для *D. alpinum*, *D. fallax* і

D. globosum характерна біоаккумуляція цинку. Відмічена тенденція до накопичення міді, про що свідчить тотальне перевищення вмісту цього помірно токсичного важкого металу у всіх міксоміцетах порівняно з субстратами. Зокрема до біоаккумуляторів Cu можна віднести *Diderma globosum*, *D. fallax*, *Physarum alpestre* та *Lamproderma arcyrioides*.

3. Аналіз двох зразків *Lamproderma pseudomaculatum* з різних країн, знайдених на однакових субстратах, виявив схожий вміст елементів в плодових тілах, що свідчить про кореляцію здатності до біоаккумуляції з специфічними характеристиками, притаманними кожному виду міксоміцетів. А суттєві відмінності концентрацій Si, Fe, Cu та Pb свідчить про залежність вмісту елементів в міксоміцетах від особливостей навколишнього середовища, що створює передумови для використання їх у якості біоіндикаторів.

4. Порівняння елементарного складу спорифорів та субстратів міксоміцетів свідчать про те, що накопичення елементів відбувається на стадії плазмодію: у ксилофільних міксоміцетів вміст елементів в плодових тілах відповідає їх концентрації в субстраті, а у випадку нівальних видів таке співвідношення не прослідковується, оскільки їх плазмодій живе і живиться у ґрунті.

Література

1. Maret, W. Metallomics: whence and whither [Text] / W. Maret, M. Copsey // Metallomics. – 2012. – Vol. 4, Issue 10. – P. 1017–1019. doi: 10.1039/c2mt90041f
2. Цикало, А. Л. Експериментальне дослідження накопичення важких металів рослинами та перспективи використання рослин для попередження забруднення довкілля урбанізованих територій [Текст] / А. Л. Цикало, А. М. Космачова, В. М. Смирнов // Холодильна техніка та технологія. – 2015. – № 51 (6). – С. 78–82. doi: 10.15673/0453-8307.6/2015.56743
3. Лисанчук, Ю. Вплив важких металів на гематологічні показники тварин [Текст] / Ю. Лисанчук // Вісник Львівського національного аграрного університету. Серія: Агрономія. – 2014. – № 18. – С. 252–255.
4. Harms, H. Untapped potential: exploiting fungi in bioremediation of hazardous chemicals [Text] / H. Harms, D. Schlosser, L. Y. Wick // Nature Reviews Microbiology. – 2011. – Vol. 9, Issue 3. – P. 177–192. doi: 10.1038/nrmicro2519
5. Lee, K-Y. Use of metal-reducing bacteria for bioremediation of soil contaminated with mixed organic and inorganic pollutants [Text] / K-Y. Lee, J. Bosch, R. U. Meckenstock // Environmental Geochemistry and Health. – 2012. – Vol. 34, Issue S1. – P. 135–142. doi: 10.1007/s10653-011-9406-2
6. Keller, H. W. Importance of Myxomycetes in Biological Research and Teaching [Text] / H. W. Keller, S. E. Everhart // Fungi. – 2010. – Vol. 3, Issue 1. – P. 13–27.
7. Setälä, A. High metal contents found in *Fuligo septica* L. Wiggers and some other slime molds (Myxomycetes) [Text] / A. Setälä, P. Nuorteva // Karstenia. – 1989. – Vol. 29, Issue 1. – P. 37–44.
8. Stijve, T. Accumulation of various metals by *Fuligo septica* (L.) Wiggers and by some other slime molds (myxomycetes) [Text] / T. Stijve, D. Andrey // Australasian Mycologist. – 1999. – Vol. 18, Issue 2. – P. 23–26.
9. Zhulidov, D. A. Zinc Accumulation by the Slime Mold *Fuligo septica* (L.) Wiggers in the Former Soviet Union and North Korea [Text] / D. A. Zhulidov, R. D. Robarts, A. V. Zhulidov, O. V. Zhulidova, D. A. Markelov, V. A. Rusanov, J. V. Headley // Journal of Environmental Quality. – 2002. – Vol. 31, Issue 3. – P. 1038–1042. doi: 10.2134/jeq2002.1038
10. Latowski, D. *Fuligo septica*, as a new model organism in studies on interaction between metal ions and living cells [Text] / D. Latowski, A. Lesiak, E. Jarosz-Krzeminska, K. Strzalka // Metal Ions in Biology and Medicine and Medicine. – 2008. – Vol. 10. – P. 204–209.
11. McQuattie, C. J. Use of analytical methods to determine heavy metal concentration or location in fruiting structures of slime molds (Myxomycetes) [Text] / C. J. McQuattie, S. L. Stephenson // In Proc. of the 11th Annual International Conference on Heavy Metals in the Environment, 2000.
12. Rea-Maminta, M. A. D. Comparative diversity and heavy metal biosorption of myxomycetes from forest patches on ultramafic and volcanic soils [Text] / M. A. D. Rea-Maminta, N. H. A. Dagamac, F. Z. Huyp, R. A. Wahab, T. E. E. dela Cruz // Chemistry and Ecology. – 2015. – Vol. 31, Issue 8. – P. 741–753. doi: 10.1080/02757540.2015.1091884
13. Кривомаз, Т. І. Перший аналіз вмісту важких металів та інших елементів в плодових тілах нівальних міксоміцетів Карпат [Текст] / Т. І. Кривомаз, І. М. Андрусишина // Екологічна безпека та природокористування. – 2015. – № 4. – С. 20–31.
14. Poulain, M. Les Myxomycètes [Text] / M. Poulain, M. Meyer, J. Bozonnet. – Del mont: FMBDS, 2011. – 1119 p.
15. Tüzen, M. Determination of heavy metals in soil, mushroom and plant samples by atomic absorption spectrometry [Text] / M. Tüzen // Microchemical Journal. – 2003. – Vol. 74, Issue 3. – P. 289–297. doi: 10.1016/s0026-265x(03)00035-3