

СОЛЕУСТОЙЧИВОСТЬ ГРИБОВ И ПЕРСПЕКТИВЫ МИКОДИАГНОСТИКИ ЗАГРЯЗНЕНИЯ ЗАСОЛЕННЫХ ПОЧВ (ОБЗОР)

© 2024 г. Е. В. Федосеева^{а, *}, В. А. Терехова^б

^аИнститут проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Ленинский пр-т, 33 Москва, 119071 Россия

^бМГУ им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы, 1, Москва, 119991 Россия

*e-mail: elenfedoseeva@gmail.com

Поступила в редакцию 30.06.2023 г.

После доработки 28.10.2023 г.

Принята к публикации 30.10.2023 г.

Проведен анализ особенностей солеустойчивых грибов с целью выявления возможности их применения для индикации химического загрязнения засоленных почв и поиска потенциальных тест-видов для лабораторного микотестирования. Приводится перечень представителей галофильных и галотолерантных родов микромицетов, которые могут служить индикаторами загрязнения тяжелыми металлами, нефтепродуктами и другими токсикантами на фоне повышенного засоления почвенных субстратов. Для биотестирования почв со средним уровнем засоления в качестве перспективных предложены микромицеты, относящиеся к умеренным галотолерантным видам. Проанализированы морфологические, физиологические и молекулярные механизмы адаптации галофильных и галотолерантных грибов к условиям повышенного засоления сред обитания. Обсуждаются реакции грибных сообществ на комбинированное воздействие засоления и токсических веществ разной природы. Рассмотрены методические аспекты практического использования солеустойчивых грибов для биодиагностики степени неблагополучия засоленных почв: состав сред, условия культивирования, а также тест-реакции грибных культур, оптимальные для адекватной оценки степени галотолерантности грибов и экотоксичности образцов почв.

Ключевые слова: биоразнообразие, засоление, галотолерантность, экотоксичность, биоиндикация, биотестирование

DOI: 10.31857/S0032180X24040064, **EDN:** WSJOZY

ВВЕДЕНИЕ

Современные подходы к диагностике экологического состояния почв предполагают включение в набор исследуемых характеристик широкого спектра показателей развития биоты. Характеристики почвенных микромицетов как представителей важнейшего блока биодеструкторов органического материала, несомненно, должны быть представлены в числе исследуемых параметров. В идеале виды мицелиальных грибов могут выступать и как тест-культуры в лабораторных биотестах [18], и как биоиндикаторы условий развития почвенных сообществ. На данный момент определены виды микромицетов, по реакциям которых можно давать характеристику степени химического загрязнения сред. Несмотря на это, проблема использования грибов в лабораторном биотестировании загрязнения образцов почв или других природных сред не решена, что связано, скорее

всего, с недостаточной обеспеченностью контролирующих региональных лабораторий необходимым оборудованием для проведения работ с чистыми культурами мицелиальных грибов и нехваткой подготовленных специалистов. В перспективе можно ожидать, что существующие в реестре для практического применения стандартизованные методики биотестирования по реакциям бактериальных тест-культур будут дополнены грибными. В отношении биоиндикационных наблюдений, включающих характеристики биоразнообразия и интегральные структурные показатели: численность, обилие, доминирование и др., — накоплен большой массив данных для почв разных типов и видов загрязнения.

В настоящем обзоре проведен анализ потенциальной возможности применения солеустойчивых видов мицелиальных грибов для микодиагностики химического загрязнения засоленных почв. Для таких объектов эндемичными будут галотолерантные

и галофильные виды грибов, которые следует использовать для оценки.

Решение проблемы оценки загрязненных засоленных почв — задача не менее важная и актуальная в современных условиях, чем почв, в профилях которых количество легкорастворимых солей не превышает пороги токсичности. Засоленные почвы испытывают не меньший стресс от химического загрязнения и техногенных воздействий (нефтяные промыслы, региональные промышленные предприятия) и при этом нередко бывают более уязвимы.

Общая площадь засоленных почв в мире составляет более 950 млн га [11]. В России засоленные почвы наиболее распространены в Поволжье, Северном Кавказе и Западной Сибири [9]. Площади засоленных почв в южных районах России достигают 30–40% фонда сельскохозяйственных угодий и выполняют важные экологические функции, в частности, по поддержанию биоразнообразия и устойчивости природных экосистем [4, 9].

Проблема загрязнения засоленных почв. Понятие “засоленные почвы” имеет нечеткий характер, что связано с различными критериями выделения и сложностью учета засоленных почв из-за динамичности процессов засоления—рассоления. Согласно принятым представлениям, к засоленным почвам относят почвы, в профиле которых присутствует горизонт (солевой горизонт), содержащий легкорастворимые соли в количестве, ухудшающем плодородие почв, рост и развитие большинства растений [9, 13]. При оценке засоления почв определяют содержание анионов CO_3^{2-} , HCO_3^- , Cl^- , SO_4^{2-} и катионов Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ , K^+ легкорастворимых солей [9]. По химизму засоления выделяют три основных типа почв: хлоридные, сульфатные и содовые — с возможностью выделения промежуточных подтипов [13]. Разделение на засоленные и незасоленные почвы проводят по показателям порогов токсичности легкорастворимых солей (по сумме солей в водной вытяжке при соотношении почва:вода — 1:5): для почв хлоридного и сульфатно-хлоридного засоления — 0.1%, сульфатно-натриевого засоления — 0.15%, сульфатного засоления с участием гипса — до 1%, засоленных щелочными солями — 0.05–0.1% [9]. Химизм засоления, традиционно оцениваемый по соотношению содержания анионов и катионов, важен для показателей степени засоленности почв, поскольку учитывает токсичность солей. Наиболее токсичной солью является сода, менее токсичны хлориды и еще менее — сульфаты [2, 13]. Таким образом, для полного описания степени и характера засоления почв необходимо определение общего содержания легкорастворимых солей и соотношения содержания анионов и катионов. Непосредственно диагностика засоления в России традиционно проводится на основе анализа водных вытяжек (1:5) по солям,

перешедшим в водную вытяжку за вычетом растворимого гипса (токсичным солям) [13]. К засоленным относят несколько типов почв, различающихся степенью засоления (от сильной до слабой): солончаки, солонцы, а также другие типы почв, в профиле которых присутствует солевой горизонт.

Засоление почв само по себе может являться негативным фактором, влияющим на состояние окружающей среды [7]. Различают первичное (природное) и вторичное (спровоцированное деятельностью человека) засоление [5]. Развитие первичного засоления почв происходит из-за особенностей климата, рельефа, засоленности почвообразующих и подстилающих пород, наличия минерализованных грунтовых вод и дренированности территории [5]. Вторичное засоление почв чаще всего является результатом интенсивной или неадекватной сельскохозяйственной деятельности и применения противогололедных средств [5]. Техногенное засоление также может возникнуть в результате эксплуатации технологических объектов нефтепромыслов, несвойственных для определенных условий почвообразования и заключающихся в появлении специфических токсичных солей и признаков солончаковатости [12]. Засоление почв приводит к ряду негативных последствий: сокращению биоразнообразия и снижению продуктивности агро- и биоценозов, подавлению роста и репродукции растений, изменению химического состава и нарушению физических характеристик почв и многим другим [21, 28].

Помимо засоления почв как самостоятельного негативного фактора, опасным является химическое загрязнение засоленных почв, которое может быть вызвано присутствием тяжелых металлов (ТМ), нефтепродуктов, полициклических ароматических углеводородов и других химических соединений [4, 8, 14, 20]. Токсичность загрязненных почв может быть вызвана не только непосредственным действием поллютантов, но и обуславливаться токсинами, выделяемыми представителями почвенного микробного сообщества [5, 18]. В связи с вышесказанным, актуальной становится задача оценки степени загрязнения и экотоксичности засоленных почв, решение которой требует адекватных для засоленных сред подходов.

Особенности биодиагностики засоленных почв. В опубликованных данных описаны различные биоиндикационные подходы к оценке экотоксичности вторично засоленных почв и засоленных почв, подвергающихся химическому загрязнению. Так, оценивают ферментативную активность почв, в частности каталазную, дегидрогеназную и целлюлозолитическую [4]. Изучают фитотоксичность почв, изменяющуюся в условиях засоления и загрязнения [4, 13, 14]. Важным подходом является оценка таких биологических параметров, как состав, относительное обилие и соотношение

различных групп почвенной биоты: бактерий, водорослей и цианобактерий, грибов, представителей нано- и микрофауны [8]. Известно, что почвенные грибы, являясь частью общего микробного биома почвы, реагируют на изменения условий окружающей среды, вызванные химическим загрязнением и засолением [7, 18], и могут рассматриваться как объекты биоиндикации для оценки степени загрязнения и экотоксичности засоленных почв. Кроме того, отдельные галотолерантные виды микромицетов могут быть перспективными в качестве стандартных лабораторных тест-культур.

При биотестировании токсичность почвенных проб оценивают с применением двух подходов: по водному экстракту почв и аппликатного подхода, предполагающего контакт тест-организмов с пробой почвы. Применение водного экстракта (вытяжки) является более распространенным в практике экологического контроля подходом. Водный экстракт из почвы для биотестирования готовят в соотношении: 1 часть почвы (с учетом влажности образца) и 4 части культивационной воды. В каждом водном экстракте и разбавлении, которые подготовлены для биотестирования, измеряют уровень pH, содержание кислорода и солесодержание [19]. Соленость водного экстракта определяют методом кондуктометрии. Калибровка кондуктометра осуществляется по иону хлора; большинство калибровочных стандартов представляют собой водные растворы хлорида калия. Таким образом, для целей биотестирования принимается допущение, что соленость водного экстракта определяется по общему содержанию растворимых солей.

Для биотестирования почвенных образцов в России разработаны и применяются методики, актуальность и легитимность которых можно отслеживать на сайте <https://fgis.gost.ru/fundmetrology/registry/> [16]. Данные методики основаны на реакции различных представителей биоты: клеток млекопитающих, ракообразных, простейших, высших растений, водорослей и бактерий. Важнейший блок биодеструкторов органического материала представлен лишь бактериями. Однако среди микромицетов известны виды, которые можно использовать как чувствительные биосенсоры в лабораторных биотестах [18]. К стандартным тест-культурам применяется ряд требований, в том числе хорошие культивируемость и воспроизводимость в лабораторных условиях и адекватная чувствительность, позволяющая фиксировать ответы тест-культур на анализируемые тест-объекты. В рамках обзора рассматриваем возможность применения галофильных и галотолерантных грибов для биодиагностики засоленных почв. Поскольку биотестирование почвенных образцов позволяет применение водных экстрактов, то в качестве тест-культур могут рассматриваться галофильные и галотолерантные

грибы, выделенные из водных сред с высокой минерализацией.

Понятие и примеры галофильных и галотолерантных грибов. Первые сообщения о выделении грибов из засоленных местообитаний появились в 2000 г. [36]. С тех пор список грибов, адаптированных к разным уровням засоления, постоянно пополняется. Аскомицет *Sphaeria posidoniae* был первым зарегистрированным морским видом, за которым последовала идентификация еще 25 видов морских грибов, что стало стимулом интереса исследователей к изучению морской микобиоты [44].

Анализ биоразнообразия и экофизиологии грибов засоленных местообитаний показывает присутствие в них галофильных, галотолерантных и гало-чувствительных видов [35, 37, 38, 47]. Разделение микроорганизмов на группы по степени устойчивости к условиям засоления часто производят на основании их способности к росту и развитию при различных концентрациях хлорида натрия. Этот подход применим для микроорганизмов, выделяемых не только из водных, но и почвенных сред [3, 10]. Грибы, которые могут расти *in vitro* при концентрации 3 М NaCl и которые регулярно выделяются из окружающей среды при солёности выше 1.7 М, были охарактеризованы как галофильные — *halophilic fungi* [34]. Спорадические изоляты, которые могут расти *in vitro* при 3 М NaCl, считаются галотолерантными — *halotolerant fungi* [35, 37]. Кроме этого, возможно выделение умеренных галофильных и умеренных галотолерантных видов (*moderate halophilic, halotolerant fungi*), оптимальный рост которых происходит при 1–2 М NaCl и ниже [27].

Галофильные и галотолерантные грибы встречаются в различных отделах, при этом наибольшее количество опубликованных работ посвящено аскомицетам (Ascomycota), выделенным из мест обитания с повышенной концентрацией солей. Среди наиболее изученных родов галофильных и галотолерантных грибов описаны представители родов *Wallemia*, *Cladosporium*, *Scopulariopsis*, *Alternaria*, *Aspergillus*, *Fusarium* и *Penicillium* [34, 35, 37, 42, 52]. Адаптированные к засоленным местообитаниям грибы встречаются как в мицелиальной форме, так и дрожжеподобной [42]. В частности, из рода *Aspergillus* — *A. niger*, *A. sydowii*, *A. flavus*, *A. tubingensis*, *A. versicolor* и *A. caesiellus* [27, 35]. Из рода *Fusarium* — *F. solani*, *F. oxysporum*, *F. equiseti*, *F. chlamydosporum*, *F. compactum* [40]. Сообщалось о многих видах *Penicillium*, выделенных из засоленных местообитаний, таких как *P. chrysogenum*, *P. citrinum*, *P. digitatum*, *P. funiculosum*, *P. griseofulvum*, *P. hirsutum*, *P. islandicum*, *P. italicum*, *P. glaucum*, *P. solitum*, *P. georgiense* и др. [37].

Анализ микобиоты в образцах дерново-подзолистой суглинистой почвы, в которые для

моделирования условий засоления вносили хлорид натрия, показал, что для этих образцов характерно преобладание видов *P. funiculosum*, *P. verrucosum*, *A. flavus*, *A. fumigatus*, *A. terreus*, *A. ochraceus*, *F. oxysporum* и *Cladosporium* sp. [5]. По сравнению с незасоленными почвами почвы с высоким содержанием солей, оцененных по общему содержанию методом кондуктометрии, характеризовались повышенным относительным обилием *Hydrophisphaera* [53]. При техногенном и природном засолении почв наблюдали преобладание меланиновых форм микромицетов, наиболее защищенных от действия стресс-фактора, и продуцентов антибиотиков [1, 7].

Как правило, галофильные микроорганизмы могут быть выделены из морей, соленых или гиперсоленых озер, засоленных почв, солнечных солевых и соленых продуктов, а также из других мест обитания с повышенной концентрацией соли. Показано, что галофильные и/или галотолерантные микроорганизмы не ограничиваются засоленными или гиперзасоленными местообитаниями и могут быть обнаружены почти во всех средах с небольшим уровнем засоления и даже незасоленных средах [34].

Галотолерантные виды грибов, перспективные для биотестирования образцов засоленных почв. Особенностью галофильных и галотолерантных грибов являются широкие диапазоны толерантности к уровню содержания солей, что связано с универсальными и эффективными механизмами устойчивости грибов к неблагоприятным факторам среды, в частности, засолению мест обитания (механизмы устойчивости будут описаны ниже). Представление о размахе диапазонов толерантности дает информация, приведенная в табл. 1. Один и тот же вид способен к развитию в бессолевой среде и при высоких уровнях засоления.

Для оценки загрязнения засоленных почв и местообитаний могут быть перспективны микромицеты, относящиеся к умеренным галотолерантным видам с оптимумом роста в диапазоне 0.1–1 М (6–60‰ или 0.6–6%) NaCl. При этом выполняется условие, необходимое для биотестирования, — наличие адекватной чувствительности тест-культуры к анализируемому тест-объекту. Отклик высокорезистентных галофильных грибов может быть слабым для фиксации степени загрязнения засоленных сред. Виды с близким оптимальным диапазоном были выделены как из засоленных почв, так и соленых водоемов (табл. 2). Примеры галотолерантных видов приведены в порядке возрастания оптимального для развития грибов уровня солености.

Анализ пяти видов *F. solani*, *F. oxysporum*, *F. equiseti*, *F. chlamydosporum*, *F. compactum* выявил варьирование оптимальных диапазонов солености [40].

Оптимальный рост *F. solani* возможен без внесения NaCl, диаметр колоний уменьшался при внесении NaCl от 1%. Для *F. oxysporum* оптимальный рост отмечали без внесения NaCl, а уменьшение диаметра колоний — при NaCl от 1%. *F. equiseti* также активнее рос без внесения NaCl. Слабое уменьшение диаметра колоний этого вида наблюдали при внесении 1% NaCl, а резкое — при 5%. Оптимальный рост *F. chlamydosporum* отмечали без внесения и при внесении 1–5% NaCl, при внесении NaCl в больших концентрациях наблюдалось уменьшение диаметра колоний. Наконец, *F. compactum* активнее рос при внесении 1–5% NaCl, а при внесении NaCl в больших концентрациях происходило заметное уменьшение диаметра колоний. В табл. 2 приводится вид *F. equiseti* с оптимумом роста при концентрации соли 1 М NaCl.

Описание видов грибов, выделенных в зонах Балтийского моря, характеризующихся различным уровнем солености, приведено в обзоре [48].

Таблица 1. Солеустойчивость некоторых видов грибов, выделенных из различных засоленных сред (по [44]).

Таксономическая принадлежность	Диапазон солеустойчивости*, %
<i>Hortaea werneckii</i> , черные дрожжи, Ascomycota	0–32
<i>Phaeotheca triangularis</i> , черные дрожжи, Ascomycota	0–26
<i>Trimmatostromasalinum</i> , черные дрожжи, Ascomycota	0–24
<i>Aureobasidium pullulans</i> , черные дрожжи, Ascomycota	0–18
<i>Cladosporium</i> spp., мицелиальный гриб, Ascomycota	0–20
<i>Candida parapsilosis</i> , <i>Debaryomyces hansenii</i> , <i>Pichia guilliermondii</i> , Ascomycota	0–17
<i>Aspergillus</i> spp., мицелиальный гриб, Ascomycota	0–27.5
<i>Penicillium</i> spp., мицелиальный гриб, Ascomycota	0–7
<i>Wallemia: Wallemiomycetes</i> , Basidiomycota	0–27
<i>Rhodospiridium</i> spp., дрожжеподобный гриб, Ascomycota	0–17

* Диапазоны установлены по способности к росту и развитию на средах с NaCl.

Таблица 2. Примеры галотолерантных видов грибов из отдела Ascomycota

Вид гриба	Место выделения	Оптимум роста*	Измеряемые тест-реакции	Ссылка
<i>Fusarium oxysporum</i>	Образцы дерново-подзолистой суглинистой почвы после внесения NaCl	150 г NaCl/м ² почвы	Наличие роста	[5]
<i>Penicillium funiculosum</i>	Образцы дерново-подзолистой суглинистой почвы после внесения NaCl	20–150 г NaCl/м ² почвы	Наличие роста	[5]
<i>Fusarium equiseti</i>	Засоленные почвы центрально-южной части Бахрейна с общим содержанием солей от 0.8 до 1.9% и преобладанием типа	До 1 М NaCl	Скорость роста грибной колонии при различных концентрациях NaCl	[40]
<i>Fusarium incarnatum-equiseti</i>	Почва хлоридного типа засоления на побережье Черного моря	0–1 М NaCl	Скорость роста грибной колонии при различных концентрациях NaCl. Анализ осмотического и липидного состава	[17]
<i>Thielavia terricola</i>	Сулакская бухта (Средний Каспий)	10‰	Образование таллома, образование спор	[6]
<i>Halosphaeriopsis mediosetigera, Lignicola laevis</i>	Зона Балтийского моря со средней соленостью 10‰	Облигатные морские виды, обитающие от мезогалинной до облигатинной зоны	Наличие роста	[48]
<i>Corollospora maritime, Halenospora varia, Remispora maritime</i>	Зона Балтийского моря со средней соленостью 10‰	Облигатные морские виды, обитающие в мезогалинной зоне	Наличие роста	[48]
<i>Emericellopsis alkalina</i>	Прибрежная зона содового озера Танатар (Алтай, Россия)	0.4 М NaCl	Скорость роста грибной колонии при различных концентрациях NaCl. Анализ осмотического и липидного состава	[29]
<i>Horaea wetzeckii</i> (дрожжи)	Гиперсоленные пруды-испарители	Почти насыщенные солевые растворы, так и без солей, с широким оптимумом роста от 1.0 М до 3.0 М NaCl	Скорость роста грибной колонии при различных концентрациях NaCl	[35]
<i>Penicillium chrysogenum</i>	Соленые озера, морские виды водорослей	–	Скорость роста грибной колонии при различных концентрациях NaCl	[31, 49]

* Установлен по способности к росту и развитию на средах с NaCl.

В биотопах этого моря поверхностная соленость колеблется от 3‰ в самых северных частях до примерно 20‰ вблизи Датских проливов и Эресунна. В табл. 2 указаны виды, выделенные из зон со средней соленостью 10‰. Эти виды относятся к облигатным морским видам, обитающим в мезогалинной и (или) облигалинной зоне.

Методические аспекты идентификации и культивирования галотолерантных микромицетов. Для культивирования галофильных и галотолерантных микромицетов, а также определения степени их галотолерантности в лабораторных условиях применяют различные среды для культивирования. В верхней части табл. 3 указаны наиболее универсальные питательные среды (СА, среда Чапека, КДА), которые часто используются в микробиологической практике для культивирования широкого набора микромицетов. При культивировании галофильных и галотолерантных микромицетов в эти среды вносят необходимые концентрации NaCl. Ниже в перечне указаны селективные среды, пригодные для культивирования определенных групп микромицетов: щелочной агар предназначен для культивирования микромицетов, выделенных из засоленных сред с высокими значениями pH; специальная селективная среда рекомендована для культивирования грибов рода *Fusarium*. Для культивирования галофильных и галотолерантных микромицетов, выделенных из почвы, есть возможность использования подготовленных почв с внесением NaCl. В практике современной микробиологии разработаны специальные коммерческие синтетические солевые среды с определенным диапазоном солености. Приведенный список не является эксклюзивным и исключительным, и исследователи пользуются большим разнообразием сред и их модификаций.

Основным подходом при определении степени галотолерантности микромицетов является анализ динамики роста грибных колоний [17, 22, 27, 29, 35, 40, 49].

Степень солеустойчивости микромицетов определяется методом сравнения ростовых показателей колоний микромицетов в динамике на культуральных средах с возрастающими концентрациями определенной соли или смеси солей (при оптимальной для роста температуре). Расчет радиальной скорости роста (РСР) и ростового коэффициента (РК) осуществляется по следующим формулам [22]:

$$\text{РСР} = \frac{R - r}{\Delta t},$$

где R — радиус колонии, мм; r — радиус инокуляционного блока, мм; Δt — продолжительность культивирования, сут;

$$\text{РК} = \frac{Dhg}{t},$$

где D — диаметр колонии, мм; h — высота мицелия, мм; g — плотность колонии, балл (1 — редкая, 2 — средняя, 3 — плотная); t — возраст колонии, сут.

Дополнительно к анализу динамики роста грибных колоний проводят анализ изменений морфологических и ростовых показателей [17, 29, 40].

При росте на средах с NaCl меняется морфология колоний. *Fusarium* sp. при культивировании на среде без добавления NaCl развивал распростертую колонию с неровным краем: субстратный мицелий был плотным с образованием кожистого сплетения, воздушный мицелий был светлым волокнистым и достигал 5 мм в высоту. На среде с добавлением 1 М NaCl данный изолят демонстрировал активный рост: воздушный мицелий был клочковатым, разреженным, высотой 3 мм. На среде с добавлением 2.5 М NaCl воздушный мицелий на колониях *Fusarium* sp. практически не развивался, а колонии были кожистыми, образованными субстратным мицелием [17].

Общей тест-реакцией микромицетов может служить активность образования конидий, так называемая активность спороношения. Количество конидий подсчитывают в счетной камере Горяева. Интенсивность спорообразования рассчитывают по формуле [16]:

$$I = \frac{LN}{SV},$$

где I — интенсивность спорообразования, ед./ 10^{-4} м²; L — объем воды, которой были смыты конидии, 10^{-6} м³; N — среднее количество конидий на площади счетной камеры Горяева, ед.; S — площадь вырезанных участков со спороносящим мицелием, 10^{-4} м²; V — объем площади счетной камеры Горяева, 10^{-3} м³.

Реакцией на неблагоприятные условия может служить изменение соотношения активности образования конидий, экзогенных спор бесполого размножения, и хламидоспор, образующихся либо при старении, либо для перенесения неблагоприятных условий. Так, виды рода *Fusarium* продуцировали толстостенные хламидоспоры по мере увеличения солености [40]. Смена образования спор с микроконидий на хламидоспоры более выражена при концентрации NaCl $\geq 10\%$. При 15 и 20% NaCl грибы больше не производили микроконидий, только хламидоспоры. При этом прямая зависимость между увеличением содержания соли и активностью образования хламидоспор не обязательна. Изучаемый штамм *Fusarium* sp. образовывал хламидоспоры только в оптимальных условиях роста, а при неблагоприятном увеличении солености образование хламидоспор останавливалось [17].

Для галофильных и галотолерантных грибов, среди которых преобладают сапротрофы, возможно проведение анализа на колонизацию растительного

Таблица 3. Питательные среды для культивирования галофильных и галотолерантных микромицетов

Название среды	Описание/состав среды	Ссылка
Агаризованная среда с суслом (СА) с добавлением NaCl	Сусло, агар-агар, NaCl в различных концентрациях	[17]
Среда Чапека с добавлением NaCl	Классическая среда Чапека, NaCl в различных концентрациях	—
Картофельный декстрозный агар (КДА) с добавлением NaCl	Картофельный настой, агар-агар, NaCl в различных концентрациях	[27]
Глицериновый нитратный агар	Минеральные соли, глицерин, агар	[39]
Селективная среда с озерной солью	Соль озерная, глюкоза, агар-агар, дистиллированная вода	[22]
Щелочной агар (ЩА)	Щелочной раствор (Na_2CO_3 , NaHCO_3 , NaCl, KNO_3 , K_2HPO_4), экстракт солода, экстракт дрожжей, агар-агар	[29, 33]
Селективная среда для культивирования грибов рода <i>Fusarium</i> с добавлением NaCl	Обеспечивает медленный рост видов <i>Fusarium</i> , выделенных из почвы и почвенных остатков. Возможно внесение различных концентраций NaCl	[40]
Среда Фогеля с добавлением NaCl	Цитрат натрия, KH_2PO_4 , NH_4NO_3 , $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, $\text{CaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$, микроэлементы, биотин, NaCl в различных концентрациях	[27]
Почва с добавлением NaCl	Выщелоченный чернозем с введением водного раствора NaCl	[15]
Синтетическая солевая среда	Специальная коммерческая синтетическая среда, предназначенная для культивирования галофильных микромицетов	[32]

материала. Оценку возможности колонизации галотолерантными микромицетами проводили на соломе пшеницы, предварительно высоленной в растворе соли [22].

Многие галофильные и галотолерантные грибы обладают фитопатогенными свойствами, поэтому важна оценка фитопатогенности грибов, выделенных из засоленных сред обитания. Оценку фитопатогенности галотолерантных микромицетов осуществляют методом Челковского и Манки с использованием проростков пшеницы [22].

Таким образом, такие тест-реакции, как скорость роста колоний микромицетов и активность спороношения, могут быть использованы как для оценки степени солеустойчивости грибов, так и для оценки реакций галотолерантных грибов на различные токсические воздействия. Эти характеристики грибов наиболее доступны для анализа и адекватны условиям развития представителей микобиоты. Дополнительно можно рекомендовать, судя по литературным данным, анализ соотношения конидий и хламидоспор, а также активность колонизации растительных остатков для сапротрофов.

Механизмы устойчивости грибов к засолению мест обитания. Повышение засоления среды можно рассматривать как двухфакторный стресс,

включающий как осмотическую, так и токсическую составляющую. Это связано с тем, что повышенная концентрация ионов во внешней среде ведет, с одной стороны, к дегидратации и потере клеткой тургорного давления, с другой стороны, к повышению внутриклеточной концентрации ионов [29].

Реакция галофильных и галотолерантных грибов на условия осмотического стресса заключается в развитии различных морфологических, физиологических и молекулярных механизмов адаптации [42]. Многочисленные морфологические адаптации, такие как меристематический рост, пигментация и изменение формы и структуры клеточных стенок и мембран играют значительную роль в адаптации к засоленным условиям [51]. К основным физиологическим реакциям галофильных и галотолерантных грибов относят поддержание внутриклеточного содержания ионов K и Na, накопление осмотически активных веществ в цитоплазме (осмолитов или совместимых соединений) для защиты клеток при дегидратации, а также перестройку состава мембранных липидов для поддержания необходимого динамического состояния (вязкости) мембран и их функционирования в меняющихся условиях среды [29, 50]. Молекулярные ответы отражают изменения в экспрессии генов,

связанные с некоторыми физиологическими реакциями на повышенную концентрацию NaCl [42].

Как было сказано выше, одним из механизмов адаптации является синтез осмолитов, представленных в грибах в основном дисахаридом трегалозой и различными полиолами (маннит и низкомолекулярные глицерин, арабит, эритрит) [29, 50]. В условиях повышения концентрации солей галофильные дрожжи *Hortaea werneckii* накапливали глицерин в цитозоле, галотолерантный мицелиальный гриб *Fusarium* sp. — арабит, галоалкалотолерантный микромицет *Emericellopsis alkalina* — эритрит [17, 29]. Накопление эритрита в *E. alkalina* под осмотическим влиянием указывает на важность этого осмолита для адаптации. Ранее эта тенденция отмечалась у мицелиальных грибов *Aspergillus niger* и *Penicillium chrysogenum* в присутствии 4–12% NaCl, однако доля глицерина также возрастала [25]. Накопление эритрита также увеличивалось, когда *Metarhizium robertsii* выращивали в среде NaCl при 0.8 М, но конидиальные уровни арабита, маннита и трегалозы не увеличивались [45]. Существуют грибы, синтезирующие несколько осмолитов: *Candida* аккумулирует глицерин и арабит, а *A. nidulans* — глицерин и эритрит [24]. Полиолы обладают различной растворимостью в воде. Насыщенные растворы маннита имеют a_w 0.97, эритрита — 0.92, арабита — 0.82 и глицерина — 0.50 [30]. Становится понятным, почему низкомолекулярные полиолы накапливаются в клетке преимущественно в условиях водного дефицита.

Тип метаболизма влияет на то, какие полиолы будут накапливаться в клетке. У галотолерантных дрожжей с развитым гликолитическим путем глицерин является основным полиолом при осмотическом стрессе, поскольку он образуется из дигидроксиацетонфосфата, метаболита этого пути [29]. В мицелиальных грибах полиолы образуются в основном из метаболитов пентозофосфатного пути. У *E. alkalina* повышение концентрации NaCl приводило к накоплению эритрита, а уровень глицерина был пренебрежимо мал во всех вариантах опыта, что свидетельствует о слабом развитии гликолитического пути у этого микромицета [29]. Галотолерантный мицелиальный гриб *Fusarium* sp. в тех же условиях продуцировал арабит в больших количествах [17]. На примере галотолерантного *Penicillium clavariiformis* было показано, что смена углеводного метаболизма от гликолиза к пентозофосфатному пути служит механизмом клеточной устойчивости к стрессу у грибов в солевой среде [39].

Изменения состава и текучести мембраны играют основную роль в адаптации к условиям засоления. Двумя важными липидными компонентами эукариотических мембран являются стерин и фосфолипиды. Распространенными типами фосфолипидов являются фосфатидилхолины, фосфатидилэтаноламины, фосфатидилинозитол

и фосфатидные кислоты. Синтез стерина строго регулируется 3-гидрокси-3-метилглутарилкофермента А-редуктазой (HmgR), активность которой реагирует на различную соленость [34]. Текучесть мембран зависит от нескольких факторов, в том числе количества стерина, состава фосфолипидов, длины, разветвленности и уровня ненасыщенности жирных кислот [43]. При высокой концентрации соли у *H. werneckii* и *Debaryomyces hansenii* наблюдали высокую степень ненасыщенности жирных кислот, повышение содержания фосфолипидов за счет фосфатидилэтаноламинов при слабом изменении содержания стерина [43]. Эти грибы показали более высокую текучесть мембраны в широком диапазоне концентраций NaCl по сравнению с их негалофильным аналогом *Saccharomyces cerevisiae* [43]. Увеличение концентрации NaCl приводило к снижению стерина у *Fusarium* sp. и *E. alkalina* [17, 29]. Текучесть мембран признают лучшим показателем степени солеустойчивости [42].

Фосфатидные кислоты отмечены как основные компоненты мембранных липидов в оптимальных условиях у термофильных и алкалофильных грибов [23]. *E. alkalina* демонстрировал высокую долю фосфатидных кислот (15–35% от суммы) на всех стадиях роста, что более характерно для облигатных алкалофильных грибов [29]. Однако при действии NaCl в составе мембранных липидов наблюдали очень незначительные изменения содержания фосфатидных кислот, что указывает на их ограниченную роль в адаптации к этому стрессору [29]. При этом у галотолерантного *Fusarium* sp. увеличение концентрации NaCl приводило к повышению доли фосфатидных кислот [17]. Значительное увеличение доли недвуслонных фосфатидных кислот наблюдали у мицелиального гриба *A. niger* при действии теплового, холодового, осмотического, окислительного шоков [23].

Состав жирных кислот также существенно влияет на мембранные свойства галофильных и галотолерантных грибов. Изменения жирнокислотного состава клеток солеустойчивых грибов вызываются действием определенных ферментов, в частности, элонгазой, D12-десатуразой и D9-сатуразой, которые были обнаружены у дрожжей *H. werneckii* [35]. Экспрессия этих ферментов может играть определяющую роль в механизмах, обеспечивающих регуляцию текучести мембран в зависимости от концентрации соли в окружающей среде [35].

Совместное действие повышенного засоления и некоторых видов загрязнения среды. Галофильные и галотолерантные виды грибов характеризуются устойчивостью ко многим стрессовым воздействиям: к ультрафиолетовой радиации, перепадам температур, экстремальным значениям pH среды, что, по-видимому, может свидетельствовать об универсальном характере ряда механизмов адаптации [17].

Например, устойчивые к условиям засоления представители *Dothideomycetes* показывают большую степень филогенетического родства с обитателями поверхности скал в аридных областях с засушливым климатом, от полярных регионов до субтропиков [17]. В окружающей среде часто происходит сочетание нескольких вариантов неблагоприятных воздействий.

Нефтяное загрязнение. Совместное влияние засоления и нефтяного загрязнения на грибные сообщества было рассмотрено в работах [15, 46]. В опытные образцы выщелоченного чернозема, загрязненные нефтью, вводили водный раствор NaCl до конечной концентрации 5% и сравнивали с контрольными образцами (без внесения NaCl) [15]. Совместное воздействие нефти и соли снижало число видов и значительно изменяло видовой состав микромицетов, приводя к формированию более специфичного комплекса. В загрязненных нефтью почвенных образцах с дополнительным внесением NaCl элиминировался вид *Penicillium glabrum*, очевидно, в силу его чувствительности к повышенной концентрации этой соли. При этом доминирующее положение занимали другие виды, вероятно, более толерантные к засолению: *P. expansum*, *P. decumbens*, *P. velutinum*, — что согласуется с данными других исследователей, выделявших некоторые из этих видов из мест природного засоления [36]. Таким образом, нефтяное загрязнение совместно с засолением оказывало большее влияние на видовой состав грибов выщелоченного чернозема, чем внесение в почву только нефти [15]. Согласно данным [46], сочетание условий аридной зоны, высокой солености и загрязнения нефтью ограничивало развитие типичных представителей почвенных микробиоценозов — актиномицетов и в большей степени микроскопических грибов.

Загрязнение тяжелыми металлами. Совместное засоление и загрязнение почв ТМ способно оказывать заметное влияние на почвенную микробиоту, приводя к изменениям функциональных возможностей микробиоты, связанных с круговоротом питательных веществ и подавлением патогенов [41]. Было проведено комплексное экологическое исследование почв одного из административных округов г. Москвы, в разных функциональных зонах: промышленной, транспортной, селитебной, рекреационной [8]. Почвы подвергались сезонному засолению вследствие использования противогололедных реагентов, и в них наблюдали высокие уровни содержания подвижных форм некоторых ТМ (в основном Cu, Cd и Cr). Почвы разных функциональных зон различались по разнообразию микробиоты, наименьшим оно было в почвах промышленной зоны, где фиксировали наибольшее количество подвижных форм ТМ. Высокой устойчивостью к комплексному воздействию антропогенных факторов в городских почвах обладали

микромицеты с окрашенным меланиновыми пигментами мицелием. Тогда как микромицеты с неокрашенным, гиалиновым, мицелием элиминировались из грибных сообществ.

При увеличении уровня засоления мест обитания в сочетании с загрязнением ТМ в грибных сообществах начинают доминировать высокоустойчивые галофильные грибы. Примерами таких галофильных грибов являются *Aspergillus flavus*, *A. gracilis*, *A. penicillioides*, *A. penicillioides*, *A. restrictus* и *Sterigmatomyces halophilus* [26].

Можно резюмировать, что при сочетании засоления с другими вариантами неблагоприятных воздействий в грибных сообществах проявляется тенденция к сдвигу структуры в сторону появления устойчивых галофильных и галотолерантных видов. Наряду с этим, происходит элиминирование типичных для мест обитаний видов микромицетов, что оказывает негативное влияние на реализацию биологических функций грибных сообществ в биогеоценозах.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Вторичное засоление почв и их химическое загрязнение приводят к неизбежным негативным последствиям для окружающей среды. Адекватная оценка уровня нарушения засоленных почв осложнена подбором соответствующих биодиагностических параметров: видов-индикаторов и солеустойчивых тест-организмов для оценки токсичности. Почвообитающие грибы, обладающие мощным комплексом экзоферментов, выполняют уникальную роль в деструкции трудноразлагаемого органического материала в природных средах и обеспечении круговорота энергии. Реакции отдельных видов и параметры развития грибных сообществ, несомненно, должны быть представлены в схемах оценки экологического качества и экологической безопасности засоленных почв при химическом загрязнении.

Повышение засоления среды — двухфакторный стресс, включающий как осмотическую, так и токсическую составляющую. Галофильные и галотолерантные грибы реагируют на условия осмотического стресса, развивая морфологические, физиологические и молекулярные механизмы адаптации. Проведенный анализ позволяет констатировать, что при сочетании засоления с другими вариантами химических воздействий в грибных сообществах наблюдается тенденция сдвига структуры сообществ в сторону появления устойчивых галофильных и галотолерантных видов. Доминирующими и наиболее обильными становятся представители родов *Wallemia*, *Cladosporium*, *Scopulariopsis*, *Alternaria*, *Aspergillus*, *Fusarium* и *Penicillium*. На этом основании галофильные и галотолерантные грибы, реагирующие на изменения условий засоления

почв в природных условиях, могут служить микроорганизмами, приемлемыми для биоиндикационных исследований. В качестве стандартных лабораторных тест-культур перспективными представляются избранные галотолерантные виды микромицетов, а именно относящиеся к умеренным галотолерантным с оптимумом роста в диапазоне 0.1–1 М NaCl. Для оценки степени галотолерантности грибов и их реакций на токсические воздействия могут быть применены доступные для анализа тест-реакции, включая скорость роста колоний и активность спороношения микромицетов, соотношение образования конидий и хламидоспор, активность колонизации растительных остатков для сапротрофных микроскопических грибов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 22-24-00666).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии у них конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Артамонова В.С., Дитц Л.Ю., Елизарова Т.Н., Лютых И.В. Техногенное засоление почв и их микробиологическая характеристика // Сибирский экологический журнал. 2010. Т. 17. № 3. С. 461–470.
2. Базилевич Н.И., Панкова Е.И. Опыт классификации почв по содержанию токсичных солей и ионов // Бюл. Почв. ин-та им. В.В. Докучаева. 1972. Вып. 5. С. 36–40.
3. Бегматов Ш.А., Селицкая О.В., Васильева Л.В., Берестовская Ю.Ю., Манучарова Н.А., Дренова Н.В. Морфобиологические особенности некоторых культивируемых бактерий засоленных почв Приаралья // Почвоведение. 2020. № 1. С. 81–88. <https://doi.org/10.31857/S0032180X20010049>
4. Вернигорова Н.А., Колесников С.И., Казеев К.Ш. Изменение биологической активности солончаков сорных Тамани в условиях загрязнения нефтью и тяжелыми металлами // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2016. Т. 18(2). С. 591–593.
5. Герасимов А.О., Поляк Ю.М. Оценка влияния засоления на аллелопатическую активность микромицетов в дерново-подзолистой почве // Агрохимия. 2021. № 3. С. 51–59. <https://doi.org/10.31857/S0002188121030078>
6. Горлачёва Г.Ю. Ремигрантные и иммигрантные микромицеты водной системы Кумо-Манычской впадины и Каспийского моря // Вестник Южного научного центра РАН. 2008. Т. 4 (4). С. 52–56.
7. Домрачева Л.И., Скугорева С.Г., Ковина А.Л., Коротких А.И., Стариков П.А. Ашихмина Т.Я. Специфика растительно-микробных комплексов при антропогенном загрязнении почвы (обзор) // Теоретическая и прикладная экология. 2022. № 3. С. 14–25. <https://doi.org/10.25750/1995-4301-2022-3-014-025>
8. Дорохова М.Ф., Кошелева Н.Е., Терская Е.В. Экологическое состояние городских почв в условиях антропогенного засоления и загрязнения (на примере Северо-Западного округа Москвы) // Теоретическая и прикладная экология. 2015. № 4. С. 16–24.
9. Засоленные почвы России / Отв. ред. Шишов Л.Л., Панкова Е.И. М.: ИКЦ “Академкнига”, 2006. 854 с.
10. Звягинцев Д.Г., Зенова Г.М., Оборотов Г.В. Мицелиальные бактерии засоленных почв // Почвоведение. 2008. № 10. С. 1250–1257.
11. Моделирование процессов засоления и осолонцевания почв / Отв. ред. Ковда В.А., Сабольч И. М.: Наука, 1980. 262 с.
12. Носова М.В., Середина В.П. Техногенный галогенез нефтезагрязнённых почв пойменных экосистем в условиях гумидного почвообразования и его экологические последствия // Теоретическая и прикладная экология. 2021. № 3. С. 74–79. <https://doi.org/10.25750/1995-4301-2021-3-074-079>
13. Панкова Е.И., Герасимова М.И., Королюк Т.В. Засоленные почвы в отечественных, американской и международной почвенных классификациях // Почвоведение. 2018. № 11. С. 1309–1321. <https://doi.org/10.1134/S0032180X18110072>
14. Писаренко Е.Н. Использование подсолнечника в качестве ремедианта загрязнённых почв // Теоретическая и прикладная экология. 2009. № 2. С. 47–49.
15. Рафикова Г.Ф., Кузина Е.В., Столярова Е.А., Мухаматдырова С.Р., Логинов О.Н. Комплексы микромицетов выщелоченного чернозема при загрязнении нефтью и внесении микроорганизмов-нефтедеструкторов // Микология и фитопатология. 2020. Т. 54(2). С. 107–115.
16. Санин С.С., Неклесова Н.П., Санина А.А., Пачолкова Е.В. Методические рекомендации по созданию инфекционных фондов для иммуногенетических исследований пшеницы. М.: Всероссийский научно-исследовательский институт фитопатологии, 2008. 50 с.
17. Смолянюк Е.В., Биланенко Е.Н., Терешина В.М., Качалкин А.В., Камзолкина О.В. Влияние концентрации хлорида натрия в среде на состав мембранных липидов и углеводов в цитозоле гриба *Fusarium* sp. // Микробиология. 2013. Т. 82 (5). Р. 595–604. <https://doi.org/10.7868/S0026365613050121>

18. Терехова В.А. Микромицеты в экологической оценке водных и наземных экосистем. М.: Наука, 2007. 215 с.
19. Терехова В.А., Рахлеева А.А., Федосеева Е.В., Кирюшина А.П. Практикум по биотестированию экотоксичности почв. М., 2022. 102 с.
20. Фокина А.И., Домрачева Л.И., Олькова А.С., Скугорева С.Г., Лялина Е.И., Березин Г.И., Даровских Л.В. Исследование токсичности проб урбано-земов, загрязненных тяжелыми металлами // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2016. Т. 18(2). С. 544–550.
21. Хасан Д., Ковтун И.С., Ефимова М.В. Влияние хлоридного засоления на прорастание семян и рост проростков *Brassica napus* L. // Вестник Томск. гос. ун-та. Сер. Биология. 2011. № 4(16). С. 108–112.
22. Эназаров Р.Х., Васильева А.А., Петренко С.М., Маколова П.В., Литовка Ю.А. Скрининг солеустойчивых микромицетов, перспективных для биоремедиации засоленных почв // Лесной и химический комплексы – Проблемы и решения: Сб. матер. по итогам всерос. науч.-пр конф. Красноярск, 2021. С. 306–310.
23. Януцевич Е.А., Данилова О.А., Гроза Н.В., Терёшина В.М. Мембранные липиды и углеводы цитозоля у *Aspergillus niger* в условиях осмотического, окислительного и холодового воздействий // Микробиология. 2016. Т. 85. № 3. С. 283–292. <https://doi.org/10.7868/S0026365616030174>
24. Abadias M., Teixido N., Usall J., Vinas I., Magan N. Solute stresses affect growth patterns, endogenous water potentials and accumulation of sugars and sugar alcohols in cells of the biocontrol yeast *Candida sake* // J. Appl. Microbiol. 2000. V. 89. P. 1009–1017. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2672.2000.01207.x>
25. Adler L., Pedersen A., Tunblad-Johansson I. Polyol accumulation by two filamentous fungi grown at different concentrations of NaCl // Physiol. Plantarum. 1982. V. 56(2). P. 139–142. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1982.tb00315.x>
26. Bano A., Hussain J., Akbar A., Mehmood K., Anwar M., Sharif Hasni M., Ullah S., Sajid S., Ali I. Biosorption of heavy metals by obligate halophilic fungi // Chemosphere. 2018. V. 199. P. 218–222. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2018.02.043>
27. Batista-García R.A., Balcázar-López E., Miranda-Miranda E., Sánchez-Reyes A., Cuervo-Soto L., Aceves-Zamudio D., Atristán-Hernández K., Morales-Herrera C., Rodríguez-Hernández R., Folch-Mallol J. Characterization of lignocellulolytic activities from a moderate halophile strain of *Aspergillus caesiellus* isolated from a sugarcane bagasse fermentation // PLoS One. 2014. V. 9. P. 105893. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0105893>
28. Bronicka M., Raman A., Hodgkins D., Nicol H. Abundance and diversity of fungi in a saline soil in central-west New South Wales, Australia // Sydowia. 2007. V. 59(1). P. 7–24.
29. Danilova O.A., Ianutsevich E.A., Bondarenko S.A., Georgieva M.L., Vikhizhanina D.A., Groza N.V., Bilanenko E.N., Tereshina V.M. Osmolytes and membrane lipids in the adaptation of micromycete *Emericellopsis alkalina* to ambient pH and sodium chloride // Fungal Biology. 2020. V. 124. P. 884–891. <https://doi.org/10.1016/j.funbio.2020.07.004>
30. de Lima Alves F., Stevenson A., Baxter E., Gillion J.L.M., Hejazi F., Hayes S., Morrison I.E.G., et al. Concomitant osmotic and chaotropicity induced stresses in *Aspergillus wentii*: compatible solutes determine the biotic window // Curr. Genet. 2015. V. 61. P. 457–477. <https://doi.org/10.1007/s00294-015-0496-8>
31. Gao S.-S., Li X.-M., Du F.-Y., Li C.-S., Proksch P., Wang B.-G. Secondary metabolites from a marine-derived endophytic fungus *Penicillium chrysogenum* QEN-24S // Mar. Drugs. 2010. V. 9. P. 5970.
32. González-Abradelo D., Pérez-Llano Y., Peidro-Guzmána H., Sánchez-Carbente M. del R., Folch-Mallol J.L., Aranda E., Vaidyanathan V.K., Cabana H., Gunde-Cimerman N., Batista-García R.A. First demonstration that ascomycetous halophilic fungi (*Aspergillus sydowii* and *Aspergillus destruens*) are useful in xenobiotic mycoremediation under high salinity conditions // Bioresource Technology. 2019. V. 279. P. 287–296. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2019.02.002>
33. Grum-Grzhimaylo A.A., Georgieva M.L., Bondarenko S.A., Debets A.J.M., Bilanenko E.N. On the diversity of fungi from soda soils // Fungal Divers. 2016. V. 76. P. 27–74. <https://doi.org/10.1007/s13225-015-0320-2>
34. Gunde-Cimerman N., Frisvad J.C., Zalar P., Plemenitaš A. Halotolerant and halophilic fung // Biodiversity of Fungi – Their Role in Human Life. New Delhi: Oxford & IBH Publishing Co. Pvt. Ltd., 2005. P. 69–128.
35. Gunde-Cimerman N., Ramos J., Plemenitaš A. Halotolerant and halophilic fungi // Mycological Res. 2009. V. 113. P. 1231–1241. <https://doi.org/10.1016/j.mycres.2009.09.002>
36. Gunde-Cimerman N., Zalar P., de Hoog S., Plemenitaš A. Hypersaline waters in salterns – natural eco-logical niches for halophilic black yeasts // FEMS Microbiology Ecology. 2000. V. 32. P. 235–240. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2000.tb00716.x>
37. Gunde-Cimerman N., Zalar P., Petrovič U., Turk M., Kogej T., de Hoog G.S., Plemenitaš A. Fungi in salt-erns // Halophilic Microorganisms. Berlin: Springer, 2004. P. 103–113. https://doi.org/10.1007/978-3-662-07656-9_7
38. Hyde K.D., Sarma V.V., Jones E.B.G. Morphology and taxonomy of higher marine fungi // Marine Mycology. A Practical Approach. Fungal Diversity Research Series 1. Hong Kong: Fungal Diversity Press, 2000. P. 172–204.

39. Kashyap P.L., Rai A., Singh R., Chakdar H., Kumar S., Srivastava A.K. Deciphering the salinity adaptation mechanism in *Penicillium clavariiformis* AP, a rare salt tolerant fungus from mangrove // J. Basic Microbiol. 2016. V. 56. P. 779–791.
<https://doi.org/10.1002/jobm.201500552>
40. Mandeel Q.A. Biodiversity of the genus *Fusarium* in saline soil habitats // J. Basic Microbiol. 2006. V. 46(6). P. 480–494.
<https://doi.org/10.1002/jobm.200510128>
41. Marghoob M.U., Rodriguez-Sanchez A., Imran A., Mubeen F., Hoagland L. Diversity and functional traits of indigenous soil microbial flora associated with salinity and heavy metal concentrations in agricultural fields within the Indus Basin region, Pakistan // Front. Microbiol. 2022. V. 13.
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.1020175>
42. Musa H., Kasim F.H., Nagoor Gunny A.A., Gopinath S.C.B. Salt-adapted moulds and yeasts: Potentials in industrial and environmental biotechnology // Process Biochemistry. 2018. V. 69. P. 33–44.
<https://doi.org/doi:10.1016/j.procbio.2018.03.026>
43. Plemenitaš A., Gunde-Cimerman N. Cellular responses in the halophilic black yeast *Hortaea werneckii* to high environmental salinity // Adaptation to life at high salt concentrations in Archaea, Bacteria, and Eukarya. Cellular Origin, Life in extreme Habitats and Astrobiology. Dordrecht: Springer, 2005. V. 9. P. 453–470.
https://doi.org/10.1007/1-4020-3633-7_29
44. Ramesh T., Yamunadevi R., Sundaramanickam A., Thangaraj M., Kumaran R., Annadurai D. Biodiversity of the fungi in extreme marine environments // Fungi bio-prospects in sustainable agriculture, environment and nano-technology. 2021. P. 75–100.
<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-821925-6.00005-8>
45. Rangel D.E.N., Braga G.U.L., Fernandes E.K.K., Keyser C.A., Hallsworth J.E., Roberts D.W. Stress tolerance and virulence of insect-pathogenic fungi are determined by environmental conditions during conidial formation // Curr. Genet. 2015. V. P. 383–404.
<https://doi.org/10.1007/s00294-015-0477-y>
46. Sambuu G., Garetova L.A., Imranova E.L., Kirienko O.A., Fischer N.K., Gantumur Kh., Kharitonova G.V. Biogeochemical characteristics of soils in the Dzundayan oil-producing area (Eastern Mongolia) // Biogeosystem Technique. 2019. V. 6(1). P. 46–58.
<https://doi.org/10.13187/bgt.2019.1.46>
47. Smolyanuk E.V., Bilanenko E.N. Communities of halotolerant micromycetes from the areas of natural salinity // Microbiology. 2011. V. 80(6). P. 877–883.
<https://doi.org/10.1134/S002626171106021X>
48. Tibell S., Tibell L., Pang K-L., Calabon M., Gareth Jones E.B. Marine fungi of the Baltic Sea // Mycology. 2020. V. 11. P. 195–213.
<https://doi.org/10.1080/21501203.2020.1729886>
49. Yadav A.N., Verma P., Kumar V., Sangwan P., Mishra S., Panjiar N., Gupta V.K., Saxena A.K. Biodiversity of the genus *Penicillium* in different habitats // New and Future Developments in Microbial Biotechnology and Bioengineering. 2018.
<http://doi.org/10.1016/B978-0-444-63501-3.00001-6>
50. Yancey P.H. Organic osmolytes as compatible, metabolic and counteracting cytoprotectants in high osmolarity and other stresses // J. Exp. Biol. 2005. V. 208. P. 2819–2830.
<http://doi.org/10.1242/jeb.01730>
51. Zajc J., Zalar P., Plemenitaš A., Gunde-Cimerman N. The mycobiota of the salterns // Biology of Marine Fungi. Berlin: Springer, 2012. V. 53. P. 133–158.
http://doi.org/10.1007/978-3-642-23342-5_7
52. Zalar P., de Hoog G.S., Schroers H.J., Crous J., Groenewald J.Z. Phylogeny and ecology of the ubiquitous saprobe *Cladosporium shpaerospermum*, with descriptions of seven new species from hypersaline environments // Studies in Mycology. 2007. V. 58. P. 157–183.
<https://doi.org/10.3114/sim.2007.58.06>
53. Zhang W-W., Wang C., Xue R., Wang L-J. Effects of salinity on the soil microbial community and soil fertility // J. Integrative Agriculture. 2019. V. 18(6). P. 1360–1368.
[https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(18\)62077-5](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(18)62077-5)
54. <https://fgis.gost.ru/fundmetrology/registry/16>

Salt Tolerance of Fungi and Prospects for Mycodiagnostics of Contamination in Saline Soils

E. V. Fedoseeva^{1, *}, and V. A. Terekhova²

¹*Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia*

²*Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia*

**e-mail: elenfedoseeva@gmail.com*

The review is devoted to the analysis of the characteristics of salt-tolerant fungi in order to identify the possibility of their use for indicating chemical contamination of highly mineralized soils and the search for potential test species for laboratory mycotesting. A list of representatives of halophilic and halotolerant genera of micromycetes is given, which can serve as indicators of pollution by heavy metals, oil products and other toxicants against the background of increased mineralization of soil substrates. For biotesting of soils with an average level of mineralization, micromycetes belonging to moderate halotolerant species are proposed as promising. The morphological, physiological and molecular mechanisms of adaptation of halophilic and halotolerant fungi to conditions of increased salinity of habitats are analyzed. The effects on fungal communities, which are caused by a combination of salinity with chemical pollution of different nature, are considered. Methodological aspects of the practical use of salt-tolerant fungi for biodiagnostics of the degree of unfavourability of saline soils are considered: the composition of media, cultivation conditions, and test reactions of fungal cultures that are optimal for an adequate assessment of the degree of halotolerance of fungi and ecotoxicity of soil samples.

Keywords: biodiversity, salinization, halotolerance, ecotoxicity, bioindication, biotesting