

**АДАПТАЦИЯ ШТАММОВ ГРИБА  
*ASPERGILLUS TERREUS* THOM К СОЛЕВОМУ СТРЕССУ  
В ПРИСУТСТВИИ ФЕНОЛЬНЫХ СОЕДИНЕНИЙ  
В МОДЕЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ**

**Аннотация.**

*Актуальность и цели.* Грибы рода *Aspergillus* являются устойчивыми резидентами почвенных микробоценозов, входят в состав эндофитных комплексов корневых систем растений, играют важную роль в процессах разложения лигноцеллюлозных комплексов и гумификации. Динамическое равновесие и плодородие почв неразрывно связано с нормальным функционированием микробоценозов. По современным данным, нарушенные земли занимают в мире огромные площади, в частности, засоленные почвы – около 25 % всей поверхности суши. В этой связи интерес представляют аспекты адаптации представителей резидентной микрофлоры к действию химических стрессоров среды обитания. Цель работы – оценить роль фенольных соединений – компонентов молекул лигнина в формировании устойчивости культур рода *Aspergillus* в условиях солевого стресса в модельных условиях.

*Материалы и методы.* Объектами исследования послужили штаммы мицелиального гриба *Aspergillus terreus* Thom: At-09, Ater-12, Ater (Pnz)-12. Культивирование мицелия проводили по общепринятым методикам. Солевой стресс для культур создавали внесением в питательную среду хлорида натрия в количестве 0,5 М от массы среды. Определение уровня окислительного стресса культур проводили с помощью определения маркерного соединения – малонового диальдегида (МДА). Для определения концентрации малонового диальдегида (МДА) в мицелии использовали метод M. Michara et al. (1980), основанный на взаимодействии МДА и тиобарбитуровой кислоты (ТБК). Для оценки пероксидазной активности мицелия использовали гваякол (метоксифенол) CAS-No.90-05-1, который вносили в вытяжку из мицелия в концентрации 0,4 мМ. О пероксидазной активности мицелия судили по изменению окраски питательной среды, иллюстрирующей окисление гваякола до хинона. Определение содержания эргостерина в мицелии проводили газохроматографическим методом с дериватизацией неомыляемой фракции липидов, экстрагированных из мицелия по методу Фолча, в триметилсилильные производные. Статистическая обработка проводилась с помощью программы для обработки и анализа данных “Statistica 6.0”.

*Результаты.* Результаты исследований влияния солевого стресса на состояние мицелия *A. terreus* выявили проявление в разной степени выраженных признаков стресса у культур изученных штаммов. Полного угнетения развития культур штаммов изученного вида при содержании в среде 0,5 М хлорида натрия не отмечено, однако достоверно установлено торможение в развитии мицелия, а также накопление в мицелии малонового диальдегида, существен-

но (в 2,96; 2,77 и 3,51 раза у изученных штаммов) превышающее контрольные показатели. Изучена пероксидазная активность мицелия в условиях стресса и в присутствии модельных фенольных соединений – доноров водорода. Проведенные эксперименты позволили установить заметную стимуляцию пероксидазной активности мицелия, развивающегося в условиях солевого стресса в присутствии в питательной среде модельного фенольного соединения (сиреневого альдегида). Установлено, что в присутствии указанного соединения в опытных вариантах показатели пероксидазной активности мицелия изученных штаммов варьируют от 2,86 до 4,41 ед.оп.пл. · 100/г · с и превышают в 1,3 и более раз таковые в контроле. Установлено также позитивное влияние присутствия в среде модельного фенольного соединения на процесс накопления биомассы мицелия (в 2,4–2,6 раза по сравнению с вариантом солевого стресса без модельного фенольного соединения в среде). В полученных навесках биомассы определяли содержание эргостерина. Содержание эргостерина напрямую не зависит от степени накопления биомассы, причем процентная доля эргостерина достоверно выше в мицелии, испытывающем стресс (от 1,9 до 2,3 раза). Установлено, что накопление эргостерина в мицелии культуры, испытывающей стресс, происходит на поздних стадиях развития, что свидетельствует о более раннем переходе культуры в стрессовых условиях к вторичному метаболизму.

**Выводы.** Отмечена роль модельного фенольного соединения (сиреневого альдегида), способного, с одной стороны, выступать донором водорода для процессов нейтрализации перекисей, обеспечивая рост активности пероксидаз, что косвенно свидетельствует о включении адаптационных механизмов в мицелии, а с другой стороны, способствовать активизации метаболических процессов у культур гриба. Учитывая, что сиреневый альдегид и сходные с ним фенольные соединения (пара-гидроксibenзальдегид, ванилин) являются компонентами нерегулярной молекулы лигнина, высвобождаемыми в процессах гумификации, можно допустить существование аналогичных механизмов в естественных условиях.

**Ключевые слова:** *Aspergillus terreus*, мицелиальные грибы, экология грибов, фенольные соединения, адаптационный потенциал, окислительный стресс, толерантность к соли.

G. V. Il'ina, D. Yu. Il'in, A. A. Vorob'eva

## ADAPTATION OF *ASPERGILLUS TERREUS* THOM STRAINS TO SALINE STRESS IN THE PRESENCE OF PHENOL COMPOUNDS IN SIMULATED CONDITIONS

### Abstract.

**Backgrounds.** Fungi of the genus *Aspergillus* are stable residents of soil microbiocenoses, are part of endophytic complexes of plant root systems, and play an important role in the processes of decomposition of lignocellulose complexes and humification. Dynamic balance and soil fertility are inextricably linked with the normal functioning of microbiocenoses. According to modern data, disturbed lands occupy vast areas in the world, in particular, saline soils – about 25 % of the entire land surface. In this regard, the aspects of adaptation of representatives of the resident microflora to the action of chemical stressors of the environment are of interest. The aim of this work is to assess the role of phenolic compounds – components of lignin molecules in the formation of resistance of cultures of the genus *Aspergillus* under conditions of salt stress under model conditions.

**Materials and methods.** The objects of the study were strains of the filamentous fungus *Aspergillus terreus* Thom: At-09, Ater-12, Ater (Pnz)-12. The cultivation of the mycelium was carried out according to generally accepted methods. Salt stress for the cultures was created by adding sodium chloride to the nutrient medium in an amount of 0,5 M of the medium weight. Determination of the level of oxidative stress in the cultures was carried out using the determination of the marker compound – malondialdehyde (MDA). To determine the concentration of malondialdehyde (MDA) in the mycelium, the method of M. Michara et al. (1980) was used, based on the interaction of MDA and thiobarbituric acid (TBA). To assess the peroxidase activity of the mycelium, CAS-No.90-05-1 guaiacol (metox-syphenol) was used, which was introduced into the extract from the mycelium at a concentration of 0,4 mM. The peroxidase activity of the mycelium was judged by the change in the color of the nutrient medium, which illustrates the oxidation of guaiacol to quinone. The determination of the content of ergosterol in the mycelium was carried out by gas chromatography with derivatization of the unsaponifiable fraction of lipids extracted from the mycelium by the Folch method into trimethylsilyl derivatives. Statistical processing was carried out using “Statistica 6.0” program for data processing and analysis.

**Results.** The results of studies of the effect of salt stress on the state of *A. terreus* mycelium revealed the manifestation of different degrees of pronounced signs of stress in the cultures of the studied strains. The complete inhibition of the development of cultures of the strains of the studied species with the content of 0,5 M sodium chloride in the medium was not noted, however, the inhibition in the development of the mycelium, as well as the accumulation of malondialdehyde in the mycelium, was significantly (in 2,96; 2,77 and 3,51 times in the studied strains) exceeding the control values. The peroxidase activity of mycelium was studied under stress conditions and in the presence of model phenolic compounds – hydrogen donors. The experiments carried out made it possible to establish a noticeable stimulation of the peroxidase activity of mycelium, which develops under conditions of saline stress in the presence of a model phenolic compound (lilac aldehyde) in the nutrient medium. It was found that in the presence of the specified compound in the experimental variants, the peroxidase activity indicators of the mycelium of the studied strains varied from 2,86 to 4,41 units.  $\cdot 100/g \cdot s$  and exceed by 1,3 and more times those in the control. It was also established that the presence of a model phenolic compound in the medium has a positive effect on the accumulation of mycelium biomass (2,4–2,6 times as compared with the variant of salt stress without a model phenolic compound in the medium). In the obtained weighed portions of the biomass, the content of ergosterol was determined. The content of ergosterol does not directly depend on the degree of biomass accumulation, and the percentage of ergosterol is significantly higher in the mycelium under stress (from 1,9 to 2,3 times). It was found that the accumulation of ergosterol in the mycelium of a culture under stress occurs at late stages of development, which indicates an earlier transition of the culture under stress to secondary metabolism.

**Conclusions.** The role of a model phenolic compound (lilac aldehyde) is noted, which, on the one hand, can act as a hydrogen donor for neutralizing peroxides, providing an increase in the activity of peroxidases, which indirectly indicates the inclusion of adaptation mechanisms in the mycelium, and on the other hand, promotes activation of metabolic processes in fungoid isolates. Considering that lilac aldehyde and similar phenolic compounds (parahydroxybenzaldehyde, vanillin) are components of an irregular lignin molecule released in humification processes, it is possible to assume the existence of similar mechanisms in natural conditions.

**Keywords:** *Aspergillus terreus*, filamentous fungi, fungal ecology, phenolic compounds, adaptive potential, oxidative stress, salt tolerance.

Грибы рода *Aspergillus* являются устойчивыми резидентами почвенных микробоценозов, входят в состав эндофитных комплексов корневых систем растений, играют важную роль в процессах разложения лигноцеллюлозных комплексов и гумификации. Важным аспектом является присущая представителям рода толерантность к воздействию ряда критических факторов. Описана популяция *A. terreus*, выделенная из пустынных почв Туркмении, которая имела диапазон развития от 20 до 47 °C при оптимуме 37 °C [9]. Устойчивость к действию стрессовых факторов обусловлена значительной степенью полиморфизма штаммов, длительным процессом отбора, результатом которого стало приобретение физиолого-биохимических механизмов, способствующих реализации экологического потенциала в широком диапазоне действия внешних факторов. Известны исследования роста мицелия *A. terreus* при комбинированном воздействии температуры, pH и солености. *A. terreus* был единственным видом из изученного многочисленного комплекса, который демонстрировал рост при 45 °C, pH 3 и 30 ‰ солености [19]. Уникальные свойства вида как эврибионта, способность развиваться и синтезировать ценные метаболиты на бедных азотом лигноцеллюлозных субстратах и в достаточно суровых условиях среды делают *A. terreus* объектом пристального внимания исследователей в области теоретической и прикладной экологии, почвенной биологии, биотехнологии [12, 14, 15, 17]. Заслуживает отдельного внимания описанный факт стимуляции устойчивости к воздействию солевого стресса у растения-хозяина вторичными метаболитами эндофита *A. terreus* [16]. Анализ культурального фильтрата *A. terreus* выявил присутствие хинной кислоты, эллаговой кислоты, каликозина, вогонина и других соединений фенольной природы, включая интермедиаты. Биологическая целесообразность синтеза веществ фенольной природы как факторов, снижающих эффект стресса у растения-хозяина, может свидетельствовать об их ключевой роли в реализации адаптивных возможностей самого гриба.

Цель работы – оценить роль фенольных соединений – компонентов молекул лигнина в формировании устойчивости культур рода *Aspergillus* в условиях солевого стресса в модельных условиях.

### Материалы и методы

Объектами исследования послужили штаммы мицелиального гриба *Aspergillus terreus* Thom, поддерживаемые в коллекции мицелиальных культур кафедры биологии, биологических технологий и ветеринарно-санитарной экспертизы Пензенского государственного аграрного университета. Вид был представлен в экспериментах тремя штаммами, которые различались географическим происхождением, рядом морфологических и физиологических характеристик. Это штаммы *A. terreus*: At-09, Ater-12, предоставленные кафедрой микологии и альгологии МГУ имени Ломоносова, а также штамм Ater (Pnz)-12, выделенный из лесной почвы на территории Пензенской области.

Изученные штаммы обладают выраженной целлюлозолитической активностью, что делает их перспективными для осуществления процесса биоконверсии растительного сырья, а также свидетельствует об их участии в почвообразовательных процессах.

Выделение, выращивание и исследования скорости роста и особенностей развития мицелиальных культур проводили по общепринятым методикам [1, 4].

Солевой стресс для культур создавали внесением в питательную среду хлорида натрия в количестве 0,5 М от массы среды. Определение уровня стресса культур проводили с помощью определения маркерного соединения – малонового диальдегида (МДА). МДА – продукт перекисного окисления липидов. Этот бифункциональный альдегид способен образовывать основания с аминокгруппами белка, выступая в качестве сшивающего агента. Для определения концентрации малонового МДА в мицелии использовали метод Michara, основанный на взаимодействии МДА и тиобарбитуровой кислоты (ТБК) [18].

В экспериментах для оценки пероксидазной активности мицелия использовали гваякол (метоксифенол) CAS-№.90-05-1, который вносили в вытяжку из мицелия в концентрации 0,4 mM. О пероксидазной активности мицелия судили по изменению окраски питательной среды, иллюстрирующей окисление гваякола до хинона [6]. Активность фермента измеряли фотометрически на ФЭКе при 440 нм. При окислении гваякола образуется окрашенный хинон и оптическая плотность раствора при 440 нм увеличивается. Для измерения оптической плотности использовали три кюветы по 8 мл (контроль и две химические повторности). В каждую из трех кювет вносили: 2 мл вытяжки, 2 мл 0,06 М фосфатного буфера, pH 6,7 и 2 мл гваякола. Автоматической пипеткой вносили в опытные кюветы 2 мл 0,3 % раствора перекиси водорода. Значения оптической плотности замеряли пятикратно через каждые 5 с.

Определение содержания эргостерина в мицелии проводили газохроматографическим методом с дериватизацией неомыляемой фракции липидов, экстрагированных из мицелия по методу Фолча, в триметилсилильные производные [13]. В качестве стандарта использовали стандарт эргостерина фирмы “Merck”. В работе использовали хроматограф «Кристалл-2000 М» с пламенно-ионизационным детектором, оснащенный набивной колонкой с насадкой – 5 % SE-30 на инертоне.

Статистическая обработка проводилась с помощью программы для обработки и анализа данных “Statistica 6.0”. Оценка достоверности влияния на продуктивные параметры со стороны различных факторов осуществлялась с помощью дисперсионного анализа полученного массива данных (ANOVA). Для оценки значимости полученных данных использовался *t*-критерий Стьюдента при уровне значимости 0,95 [11].

### Результаты и обсуждение

Штаммы *A. terreus* выращивали на среде Чапека-Докса в условиях глубинной культуры. В питательную среду в процессе ее приготовления вносили раствор химически чистого хлорида натрия в количестве 0,5 М. При этом по истечению трех и пяти суток культивирования оценивали продукцию биомассы мицелия и содержание в нем маркера окислительного стресса малонового диальдегида (МДА). Данный продукт представляет собой эндогенный альдегид, вырабатывающийся при метаболизме арахидоновой и других поли-

ненасыщенных жирных кислот и являющийся признанным клинико-лабораторным маркером оксидативного стресса в клетке. Результаты анализа выявили наличие в разной степени выраженных признаков стресса у культур изученных штаммов (табл. 1).

Таблица 1

Продукция биомассы и содержание малонового диальдегида в мицелии штаммов *A. terreus* в условиях солевого стресса ( $p < 0,05$ )\*

| Штамм         | Варианты опыта     |                       |                 |                       |
|---------------|--------------------|-----------------------|-----------------|-----------------------|
|               | Опыт (NaCl, 0,5 М) |                       | Контроль        |                       |
|               | Биомасса (г/л)     | Содержание МДА (нМ/г) | Биомасса (г/л)  | Содержание МДА (нМ/г) |
| At-09         | $44,8 \pm 3,4$     | $101,2 \pm 6,3$       | $72,7 \pm 5,9$  | $33,2 \pm 1,3$        |
|               | $38,3 \pm 2,3$     | $142,6 \pm 2,3$       | $113,9 \pm 6,3$ | $48,4 \pm 2,3$        |
| Ater-12       | $29,9 \pm 1,5$     | $84,9 \pm 8,2$        | $88,4 \pm 1,1$  | $24,7 \pm 1,20$       |
|               | $33,1 \pm 1,9$     | $155,3 \pm 3,7$       | $121,1 \pm 5,1$ | $56,1 \pm 3,3$        |
| Ater (Pnz)-12 | $58,1 \pm 1,8$     | $98,5 \pm 4,5$        | $84,2 \pm 3,7$  | $40,3 \pm 1,6$        |
|               | $50,9 \pm 2,7$     | $172,5 \pm 3,3$       | $126,1 \pm 4,1$ | $49,8 \pm 5,3$        |

Примечание. \* 3 сут/5 сут.

Таким образом, полного угнетения развития культур штаммов изученного вида при содержании в среде 0,5 М хлорида натрия не отмечено, однако достоверно установлено торможение в развитии мицелия, а также накопление в мицелии малонового диальдегида, существенно (в 2,96; 2,77 и 3,51 раза у изученных штаммов) превышающее контрольные показатели.

Защита клетки от окислительного стресса обеспечивается специальной антиоксидантной системой, задачей которой является предохранение от избыточного образования свободнорадикальных молекул [2, 5].

В ее состав входят как низкомолекулярные антиоксиданты, так и белки-ферменты. Образовавшийся в клетке пероксид водорода атакуется пероксидазой, в результате чего превращается в воду. Таким образом, благодаря наличию в клетке антиоксидантных ферментов из кислородных радикалов образуются нерадикальные соединения – пероксид водорода или вода [3]. Для большинства пероксидаз донором водорода могут служить разнообразные фенольные соединения. В естественных условиях в роли таких факторов могут выступать продукты распада и всевозможных модификаций молекул лигнина. Исследования, проведенные в модельных условиях с культурами ксилотрофных базидиомицетов, показали стимуляцию пероксидазной активности мицелия метоксильными группами лигнина [7]. В этой связи интерес представляло исследование в качестве донора водорода модельного соединения лигнина – сиреневого альдегида, который вносили в питательную среду в количестве 0,1 мМ от массы. Изучена динамика пероксидазной активности мицелия в условиях солевого стресса на фоне обогащения среды фенолами (вариант 1) и без него (вариант 2). Контрольной служила среда Чапека-Докса без добавления хлорида натрия в качестве индуктора стресса. Для оценки пероксидазной активности использовали гваякол, активность пероксидазы

в опытных вариантах регистрировали по увеличению оптической плотности за счет образования продукта (хинона) в реакционной смеси. Проведенные эксперименты позволили установить заметную стимуляцию пероксидазной активности мицелия, развивающегося в условиях солевого стресса в присутствии в питательной среде модельного фенольного соединения. Установлено, что в присутствии в среде сиреневого альдегида в опытных вариантах показатели пероксидазной активности мицелия изученных штаммов варьируют от 2,86 до 4,41 ед.оп.пл. · 100/г · с и превышают в 1,3 и более раз таковые в контроле (рис. 1).

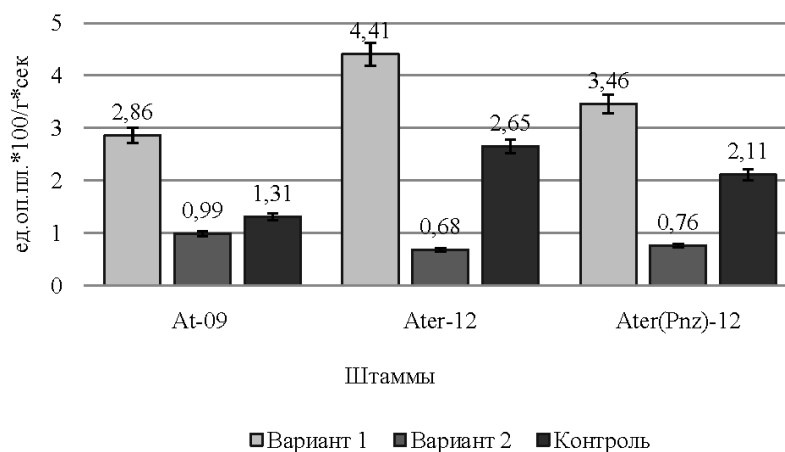


Рис. 1. Пероксидазная активность культуральной жидкости штаммов *A. terreus*: вариант 1 – среда Чапека-Докса, содержащая 0,5 М NaCl, сиреневый альдегид 0,1 мМ; вариант 2 – среда Чапека-Докса, содержащая 0,5 М NaCl, контроль – среда Чапека-Докса

Таким образом, установлено, что присутствие в среде фенольного соединения стимулирует пероксидазную активность штаммов *A. terreus*. Проведенная оценка содержания малонового диальдегида в мицелии, выращенном в условиях солевого стресса на среде, содержащей модельное фенольное соединение, показала снижение уровня стресса, практически до контрольных уровней. Показатели накопления биомассы достоверно возрастали в опытных вариантах с внесением в среду сиреневого альдегида, что также свидетельствовало в пользу снижения уровня стресса в присутствии модельных соединений лигнина (рис. 2).

Такие результаты могут свидетельствовать, что модельное соединение лигнина, помимо прочего, ассимилируется мицелием в качестве дополнительного трофического компонента субстрата. Активный рост мицелия предполагает также активизацию образования мембранных структур, в состав которых входит эргостерин. В полученных навесках биомассы определяли содержание эргостерина. Эргостерин – основной грибной стерин, интенсивный синтез которого является иллюстрацией активных метаболических процессов в мицелии.

Результаты проведенных экспериментов свидетельствуют, что содержание эргостерина не зависит от степени накопления биомассы, причем про-

центная доля эргостерина достоверно выше в мицелии, испытывающем стресс (табл. 2).

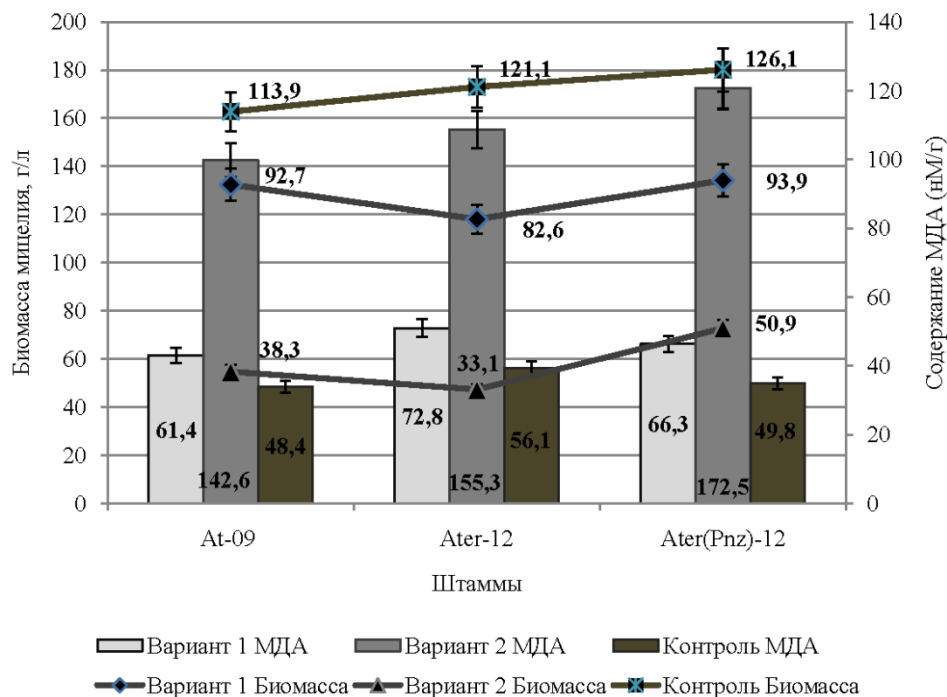


Рис. 2. Содержание маркера окислительного стресса – малонового диальдегида в мицелии штаммов *A. terreus* на фоне накопления мицелиальной биомассы (влажность 70 %): вариант 1 – среда Чапека-Докса, содержащая 0,5 М NaCl, сиреневый альдегид 0,1 мМ; вариант 2 – среда Чапека-Докса, содержащая 0,5 М NaCl, контроль – среда Чапека-Докса

Исследование динамики содержания эргостерина в мицелии подтвердило сделанное предположение о том, что накопление эргостерина в мицелии культуры, испытывающей стресс, происходит на поздних стадиях развития. Одним из признаков идиофазы является замедление роста и спорообразование, которое предполагает активное накопление эргостерина [8]. Отмечено увеличение содержания эргостерина в мицелии культур всех изученных штаммов, развивающихся в условиях солевого стресса, что свидетельствует о более раннем переходе культуры к вторичному метаболизму (рис. 3).

Совокупность проведенных исследований позволила выявить ряд закономерностей, связанных с адаптацией к солевому стрессу у культур *A. terreus*. В частности, отмечена роль модельного фенольного соединения (сиреневого альдегида), способного, с одной стороны, выступать донором водорода для процессов нейтрализации перекисей, обеспечивая рост активности пероксидаз, что косвенно свидетельствует о включении адаптационных механизмов в мицелии, а с другой стороны, способствовать активизации метаболических процессов у культур гриба.



Таблица 2

Показатели содержания эргостерина в воздушно-сухом мицелии штаммов *A. terreus* (35 °C, 5 сут развития, повторность трехкратная,  $p < 0,05$ )

| Штамм         | Среда Чапека-Докса+NaCl, 0,5 M |               | Среда Чапека-Докса+NaCl, 0,5 M+модельное фенольное соединение |               | Среда Чапека-Докса (контроль) |               |
|---------------|--------------------------------|---------------|---------------------------------------------------------------|---------------|-------------------------------|---------------|
|               | Масса навески, (мг)            | Эргостерин, % | Масса навески, (мг)                                           | Эргостерин, % | Масса навески, (мг)           | Эргостерин, % |
| At-09         | 642,7 ± 52,3                   | 2,74 ± 0,04*  | 2097,3 ± 74,3                                                 | 2,08 ± 0,33   | 3109,3 ± 64,6                 | 0,67 ± 0,27   |
| Ater-12       | 532,9 ± 33,6                   | 1,95 ± 0,01   | 1431,2 ± 56,3                                                 | 1,65 ± 0,66   | 1722,8 ± 56,3                 | 0,55 ± 0,36   |
| Ater (Phz)-12 | 566,4 ± 32,3                   | 1,98 ± 0,03   | 1328,8 ± 22,8                                                 | 1,33 ± 0,33   | 2199,4 ± 89,3                 | 0,49 ± 0,51   |

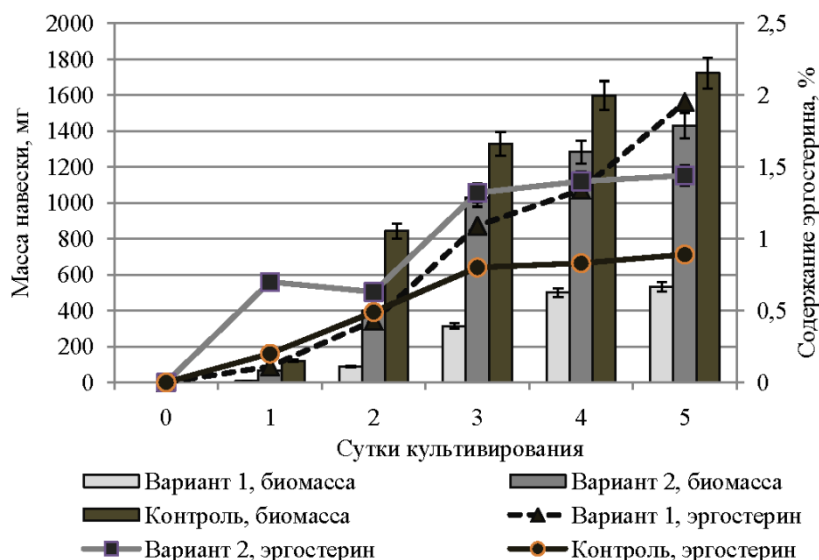


Рис. 3. Динамика накопления биомассы мицелия и содержания в нем эргостерина на примере штамма Ater-12 *A. terreus*: вариант 1 – среда Чапека-Докса, содержащая 0,5 M NaCl, сиреневый альдегид 0,1 mM; вариант 2 – среда Чапека-Докса, содержащая 0,5 M NaCl, контроль – среда Чапека-Докса

Учитывая, что сиреневый альдегид и сходные с ним фенольные соединения (пара-гидроксibenзальдегид, ванилин) являются компонентами нерегулярной молекулы лигнина, высвобождаемыми в процессах гумификации, можно допустить существование аналогичных механизмов в естественных условиях. Отдельным вопросом в продолжение исследований представляется изучение роли данных механизмов в поддержании динамического равновесия в системе почва – микробиоценоз.

#### Библиографический список

1. Бисько, Н. А. Высшие съедобные базидиомицеты в поверхностной и глубинной культуре / Н. А. Бисько, А. С. Бухало, С. П. Вассер [и др.]. – Киев : Наукова думка, 1983. – 312 с.
2. Болдырев, А. А. Свободные радикалы в нормальном и ишемическом мозге / А. А. Болдырев, М. Л. Куклей // Нейрохимия. – 1996. – № 13. – С. 271–278.
3. Болдырев, А. А. Окислительный стресс и мозг / А. А. Болдырев // Соросовский образовательный журнал. – 2001. – Т. 7, № 4. – С. 21–28.
4. Бухало, А. С. Высшие съедобные базидиомицеты в чистой культуре / А. С. Бухало. – Киев : Наукова думка, 1988. – 144 с.
5. Владимиров, Ю. А. Свободные радикалы в клетке / Ю. А. Владимиров // Природа. – 1997. – № 4. – С. 47–54.
6. Гавриленко, В. Ф. Большой практикум по физиологии растений. Фотосинтез. Дыхание / В. Ф. Гавриленко, М. Е. Ладыгина, Л. М. Хандобина. – Москва : Высшая школа, 1975. – 392 с.
7. Ильина, Г. В. Эколого-физиологический потенциал природных изолятов ксилотрофных базидиомицетов : автореф. дис. ... д-ра биол. наук : 03.02.08 : 03.01.06 / Ильина Г. В. – Саратов, 2011. – 45 с.
8. Лыков, Ю. С. Возможности стимуляции синтеза эргостерина мицелием ксилотрофных базидиомицетов в условиях глубинной культуры / Ю. С. Лыков, Г. В. Ильина, Д. Ю. Ильин // Известия Пензенского государственного педагогиче-

- ского университета имени В. Г. Белинского. Естественные науки. – 2011. – № 25. – С. 290–294.
9. **Мирчинк, Т. Г.** Почвенная микология / Т. Г. Мирчинк. – Москва : Изд-во МГУ, 1988. – 220 с.
10. **Стручкова, И. В.** Амилазная и оксидоредуктазная активность микодеструктора *Aspergillus terreus* при его росте на новых полимерных материалах / И. В. Стручкова, Е. С. Лазарева, В. Ф. Смирнов // Вестник Нижегородского университета имени Н. И. Лобачевского. – 2010. – № 2 (2). – С. 591–595.
11. **Халафян, А. А.** Statistica 6. Статистический анализ данных / А. А. Халафян. – 3-е изд. – Москва : Бином-Пресс, 2007. – 512 с.
12. Chemical Composition, Antifungal and Insecticidal Activities of the Essential Oils from Tunisian *Clinopodium Nepeta* Subsp. *nepeta* and *Clinopodium Nepeta* Subsp. *Glandulosum* / H. Debbabi, R. E. Mokni, I. Chaieb, S. Nardoni, F. Maggi, G. Caprioli, S. Hammami // *Molecules*. – 2020. – № 25 (9). – P. 2137. – DOI 10.3390/molecules25092137.
13. **Folch, J. A.** Simple Method for the Isolation and Purification of Total Lipides from Animal Tissues / J. Folch, M. Lees, G. H. Sloane Stanley // *The Journal of Biological Chemistry*. – 1957. – Vol. 226. – P. 497–509.
14. Asperterrestide A, a cytotoxic cyclic tetrapeptide from the marine-derived fungus *Aspergillus terreus* SCSGAF0162 / F. He, J. Bao, X. Y. Zhang, Z. C. Tu, Y. M. Shi, S. H. Qi // *J. Nat Prod*. – 2013. – № 76 (6). – P. 1182–1186. – DOI 10.1021.
15. Lovastatin production by *Aspergillus terreus* using agro-biomass as substrate in solid state fermentation / M. F. Jahromi, J. B. Liang, Y. W. Ho, R. Mohamad, Y. M. Goh, P. Shokryazdan // *J. Biomed Biotechnol*. – 2012. – PMID: 23118499.
16. Salt stress alleviation in *Pennisetum glaucum* through secondary metabolites modulation by *Aspergillus terreus* / F. Khushdil, G. J. Farzana, J. Gul, H. Muhammad, I. Amjad, H. Anwar, B. Nusrat // *Plant Physiol Biochem*. – 2019. – Vol. 144. – P. 127–134. – DOI 10.1016/j.plaphy.2019.09.038.
17. Gentamicin degradation and changes in fungal diversity and physicochemical properties during composting of gentamicin production residue / Y. Liu, Y. Feng, D. Cheng, J. Xue, S. A. Wakelin, H. Hu, Z. Li // *Bioresour Technol*. – 2017. – Vol. 244 (pt. 1). – P. 905–912. – DOI 10.1016/j.biortech. – PMID: 28847079.
18. **Michara, M.** Thiobarbituric and value on fresh homogenate of rat as a parameter of lipid peroxidation in aging, CCL4 intoxication and vitamin E deficiency / M. Michara, M. Uchiyama // *Biolchem. Med*. – 1980. – Vol. 23 (3). – P. 302–311.
19. Growth study under combined effects of temperature, pH and salinity and transcriptome analysis revealed adaptations of *Aspergillus terreus* NT04989 to the extreme conditions at Kueishan Island Hydrothermal Vent Field, Taiwan / Ka-Lai Pang, M. Wai-Lun Chiang, Sheng-Yu Guo, Chi-Yu Shih, H. U. Dahms, Jiang-Shiou Hwang, Hyo-Jung Cha // *PLOS ONE*. – 2020. – P. 0233621. – DOI 10.1371/.

### **References**

1. Bis'ko N. A., Bukhalo A. S., Vasser S. P. et al. *Vysshie s"edobnye bazidiomitsety v po-verkhnostnoy i glubinnoy kul'ture* [Higher edible basidiomycetes in surface and deep strain]. Kiev: Naukova dumka, 1983, 312 p. [In Russian]
2. Boldyrev A. A., Kukley M. L. *Neyrokhimiya* [Neurochemistry]. 1996, no. 13, pp. 271–278. [In Russian]
3. Boldyrev A. A. *Sorosovskiy obrazovatel'nyy zhurnal* [Soros Educational Journal]. 2001, vol. 7, no. 4, pp. 21–28. [In Russian]
4. Bukhalo A. S. *Vysshie s"edobnye bazidiomitsety v chistoy kul'ture* [Higher edible basidiomycetes in pure strain]. Kiev: Naukova dumka, 1988, 144 p. [In Russian]
5. Vladimirov Yu. A. *Priroda* [Nature]. 1997, no. 4, pp. 47–54. [In Russian]

6. Gavrilenko V. F., Ladygina M. E., Khandobina L. M. *Bol'shoi praktikum po fiziologii rasteniy. Fotosintez. Dykhanie* [A large practical work on plant physiology. Photosynthesis. Breath]. Moscow: Vysshaya shkola, 1975, 392 p. [In Russian]
7. Il'ina G. V. *Ekologo-fiziologicheskiy potentsial prirodnykh izolyatov ksilotrofnykh bazidiomisetov: avtoref. dis. d-ra biol. nauk: 03.02.08: 03.01.06* [Ecological and physiological potential of natural isolates of xylophilic basidiomycetes: author's abstract of dissertation to apply for the degree of the doctor of biological sciences: 03.02.08: 03.01.06]. Saratov, 2011, 45 p. [In Russian]
8. Lykov Yu. S., Il'ina G. V., Il'in D. Yu. *Izvestiya Penzenskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta imeni V. G. Belinskogo. Estestvennye nauki* [Proceedings of Penza State Pedagogical University named after V. G. Belinsky. Natural sciences]. 2011, no. 25, pp. 290–294. [In Russian]
9. Mirchink T. G. *Pochvennaya mikologiya* [Soil mycology]. Moscow: Izd-vo MGU, 1988, 220 p. [In Russian]
10. Struchkova I. V., Lazareva E. S., Smirnov V. F. *Vestnik Nizhegorodskogo universiteta imeni N. I. Lobachevskogo* [Bulletin of Lobachevsky State University of Nizhni Novgorod]. 2010, no. 2 (2), pp. 591–595. [In Russian]
11. Khalafyan A. A. *Statistika 6. Statisticheskiy analiz dannykh* [Statistics 6. Statistical data analysis]. 3d ed. Moscow: Binom-Press, 2007, 512 p. [In Russian]
12. Debbabi H., Mokni R. E., Chaieb I., Nardoni S., Maggi F., Caprioli G., Hammami S. *Molecules*. 2020, no. 25 (9), pp. 2137. DOI 10.3390/molecules25092137.
13. Folch J. A., Lees M., Sloane Stanley G. H. *The Journal of Biological Chemistry*. 1957, vol. 226, pp. 497–509.
14. He F., Bao J., Zhang X. Y., Tu Z. C., Shi Y. M., Qi S. H. *J. Nat Prod*. 2013, no. 76 (6), pp. 1182–1186. DOI 10.1021.
15. Jahromi M. F., Liang J. B., Ho Y. W., Mohamad R., Goh Y. M., Shokryazdan P. *J. Biomed Biotechnol*. 2012, PMID: 23118499.
16. Khushdil F., Farzana G. J., Gul J., Muhammad H., Amjad I., Anwar H., Nusrat B. *Plant Physiol Biochem*. 2019, vol. 144, pp. 127–134. DOI 10.1016/j.plaphy.2019.09.038.
17. Liu Y., Feng Y., Cheng D., Xue J., Wakelin S. A., Hu H., Li Z. *Bioresour Technol*. 2017, vol. 244 (pt. 1), pp. 905–912. DOI 10.1016/j.biortech. PMID: 28847079.
18. Michara M., Uchiyama M. *Biolchem. Med*. 1980, vol. 23 (3), pp. 302–311.
19. Pang Ka-Lai, Chiang M. Wai-Lun, Guo Sheng-Yu, Shih Chi-Yu, Dahms H. U., Hwang Jiang-Shiou, Cha Hyo-Jung. *PLOS ONE*. 2020, pp. 0233621. DOI 10.1371/.

**Ильина Галина Викторовна**

доктор биологических наук, профессор,  
кафедра биологии, биологических  
технологий и ветеринарно-санитарной  
экспертизы, Пензенский  
государственный аграрный университет  
(Россия, г. Пенза, ул. Ботаническая, 30)

E-mail: ilyina.g.v@pgau.ru

**Il'ina Galina Viktorovna**

Doctor of biological sciences, professor,  
sub-department of biology, biological  
technologies and veterinary and sanitary  
expertise, Penza State Agrarian University  
(30 Botanicheskaya street, Penza, Russia)

**Ильин Дмитрий Юрьевич**

кандидат биологических наук, доцент,  
кафедра биологии, биологических  
технологий и ветеринарно-санитарной  
экспертизы, Пензенский  
государственный аграрный университет  
(Россия, г. Пенза, ул. Ботаническая, 30)

E-mail: ilyin.d.u@pgau.ru

**Il'in Dmitriy Yur'evich**

Candidate of biological sciences, associate  
professor, sub-department of biology,  
biological technologies and veterinary and  
sanitary expertise, Penza State Agrarian  
University (30 Botanicheskaya street,  
Penza, Russia)

**Воробьева Анна Андреевна**

аспирант, Пензенский государственный  
аграрный университет (Россия, г. Пенза,  
ул. Ботаническая, 30)

E-mail: vorobieva.a.a@pgau.ru

**Vorob'eva Anna Andreevna**

Postgraduate student, Penza State Agrarian  
University (30 Botanicheskaya street,  
Penza, Russia)

---

**Образец цитирования:**

Ильина, Г. В. Адаптация штаммов гриба *Aspergillus terreus* Thom к со-  
левому стрессу в присутствии фенольных соединений в модельных условиях /  
Г. В. Ильина, Д. Ю. Ильин, А. А. Воробьева // Известия высших учебных за-  
ведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2020. – № 3 (31). –  
С. 90–102. – DOI 10.21685/2307-9150-2020-3-8.