

УДК 577.19:58.071

ТОКСИНЫ ПОЧВЕННЫХ МИКРОСКОПИЧЕСКИХ ГРИБОВ: РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ, БИОДЕГРАДАЦИЯ[§]

© 2023 г. Ю. М. Поляк^{1,*}, В. И. Сухаревич¹

¹ Санкт-Петербургский научно-исследовательский центр экологической безопасности РАН –
Санкт-Петербургский федеральный исследовательский центр РАН
197110 Санкт-Петербург, Корпусная ул., 18, Россия

*E-mail: yuliapolyak@mail.ru

Поступила в редакцию 19.03.2023 г.

После доработки 24.04.2023 г.

Принята к публикации 15.07.2023 г.

Почвенные микроскопические грибы играют важную роль в микробно-растительных взаимодействиях, являясь продуцентами различных биологически активных соединений, и, прежде всего, микотоксинов. Микотоксины обнаруживают в почве, в пищевом сырье сельскохозяйственного происхождения, в кормах и продуктах питания. Токсинообразующие грибы поражают многие сельскохозяйственные культуры, и содержание микотоксинов в растительном сырье может быть достаточно высоким. В настоящем обзоре рассмотрены основные свойства микотоксинов и их продуценты, экологическая роль, вклад в микробно-растительные взаимодействия, во взаимодействия между микроорганизмами, биотрансформация токсинов в почве.

Ключевые слова: микромицеты, микотоксины, микробно-растительные взаимодействия, *Aspergillus*, *Fusarium*, *Penicillium*.

DOI: 10.31857/S0002188123100125, **EDN:** OETZAM

ВВЕДЕНИЕ

Микроскопические грибы – важнейший компонент микробного сообщества почвы. Обладая огромной биомассой, превышающей 50% от общей биомассы почвенных микроорганизмов, микромицеты играют ключевую роль в происходящих в почве процессах [1]. Они разлагают органические вещества различного происхождения и состава и образуют многие биологически активные соединения, в том числе ферменты, витамины, органические кислоты, антибиотики и, что особенно важно, токсины [2, 3].

Широкое распространение грибов в почвах разных типов, в ризосфере растений, в сельскохозяйственных угодьях, в воздухе и среде обитания человека связано с их свойством адаптироваться к разнообразным условиям, в том числе при освоении антропогенных субстратов [4]. Этому способствует быстрый рост, интенсивный способ размножения и распространения, высокоэффективный лабильный метаболизм. Субстратом для грибов могут служить самые разные по химическому составу и свойствам соединения [5]. Грибы

играют важную роль в микробном выветривании карбонатных пород и формировании потока двуокиси углерода в атмосферу, в самовосстановлении почв после антропогенного воздействия [6, 7].

Представители различных систематических групп грибов, в том числе несовершенные грибы, аскомицеты, зигомицеты, оомицеты, и энтомопатогенные грибы способны синтезировать токсины [8]. Аккумуляция токсинов грибов в почве вызывает токсикоз, в результате которого снижается продуктивность растений. В агрокультуре данный феномен известен как “утомление” почвы [9]. К изменению состава грибного сообщества в пользу токсинообразующих видов и накоплению микотоксинов может привести антропогенное воздействие, например, засоление [10], загрязнение почвы нефтью [11, 12] или длительное применение минеральных удобрений [13]. В процессе нитрификации грибы образуют токсичные соединения из группы гидроксамовых кислот, которые могут стать причиной токсикоза почв [14]. Синтез этих соединений усиливается под влиянием ингибиторов нитрификации.

Токсигенные грибы инфицируют сельскохозяйственные растения в период вегетации, загрязняя микотоксинами полученный урожай, что

[§] Работа выполнена при поддержке Минобрнауки РФ (тема АААА-А19-119020190122-6).

может вызвать тяжелые заболевания человека и животных (микозы и микотоксикозы) при употреблении в пищу растительных продуктов и кормов [15]. Создаваемые токсигенными микромицетами проблемы как в теоретическом, так и в практическом аспектах, относятся к общебиологическим и должны быть учтены при разработке стратегий защиты окружающей среды и обеспечения безопасности продуктов питания. В настоящем обзоре рассмотрены основные свойства и продуценты наиболее распространенных микотоксинов, их экологическая роль и участие в микробно-растительных взаимодействиях, биodeградация микотоксинов почвенными микроорганизмами.

МИКОТОКСИНЫ И ИХ ПРОДУЦЕНТЫ

Среди многих биологически активных метаболитов, выделяемых микромицетами в окружающую среду, микотоксинам уделяется особое внимание. Об отравлении людей и животных токсинами грибов известно с давних времен [16]. Эрготизм — тяжелое заболевание, широко распространенное в средневековой Европе, был вызван употреблением хлеба, изготовленного из зерна, зараженного грибами *Claviceps purpurea* (спорыньей). Однако первый микотоксин — афлатоксин, открытие которого положило начало развитию микотоксикологии, был выделен и идентифицирован лишь в начале 60-х годов прошлого столетия [17].

В настоящее время известно более 300 токсинов микроскопических грибов, определены микотоксины, встречающиеся в продуктах растениеводства, и концентрация многих из них в собранном урожае часто превышает допустимый уровень [18–20]. Продуцентами токсинов в основном являются несовершенные грибы pp. *Aspergillus*, *Fusarium*, *Penicillium*, *Alternaria*, *Cladosporium*, *Trichoderma*, *Paecilomyces*. Не все виды указанных родов образуют токсины, но некоторые из них могут синтезировать несколько разных токсинов.

Несмотря на то, что микромицеты растут на различных природных и синтетических субстратах, лишь определенные субстраты обеспечивают процесс токсинообразования, на остальных токсины не образуются [21]. Следует отметить, что неблагоприятные условия среды способствуют интенсификации токсинообразования [22, 23].

К числу основных микотоксинов, чрезвычайно разнообразных по химическому составу и механизму действия, относятся зеараленон, диоксиниваленон (ДОН, известный также как воли-токсин), ниваленон, афлатоксины, охратоксины, патулин и др. [24]. Наиболее опасными для чело-

века считаются афлатоксины, продуцентами которых являются грибы р. *Aspergillus* (отдел Ascomycota), и, прежде всего, *A. flavus* (табл. 1). Присутствие в пищевом сырье аспергиллов, продуцирующих афлатоксины B1, B2, G1, G2, обуславливает высокую степень риска для здоровья людей, связанную с гепатоканцерогенным действием [25]. Помимо человека, к афлатоксинам восприимчивы большинство млекопитающих, многие виды птиц и рыб, растения и микроорганизмы [21].

Представители р. *Aspergillus* (*A. carbonarius*, *A. niger*, *A. steynii*, *A. Westerdijskiae*) продуцируют охратоксины, оказывающие на животных тератогенное, канцерогенное, иммуносупрессивное и нефротоксичное действие [26]. Из двух охратоксинов (*A* и *B*), которые образуют аспергиллы, охратоксин *A* наиболее токсичен и широко распространен в пищевых продуктах и кормах [27, 28].

Представители р. *Penicillium* (отдел Ascomycota) обладают свойством приспосабливаться к самым разным условиям окружающей среды, в том числе низким температурам, благодаря чему их токсины могут накапливаться в растительном сырье не только в период вегетации растений, но и собранном урожае во время его хранения, когда большинство плесневых грибов погибает. У грибов *P. chrysogenum*, *P. vulpinum*, *P. spinulosum*, *P. griseofulvum*, *P. aurantiogriseum* выявлены метаболиты, крайне опасные для человека и животных — α -циклопизановая кислота и клавиновые эргоалкалоиды [29]. Наиболее значимыми токсинами *Penicillium* spp. являются охратоксин *A* и патулин (табл. 1).

Среди 29 известных продуцентов патулина основным считается *P. expansum*, инфицирующий яблоки, сливы и другие фрукты [30]. *P. sclerotigenum* является основным продуцентом патулина в зараженном батате, а *Paecilomyces variotii* накапливает токсин в силосе. *A. clavatus* и *P. griseofulvum* образуют патулин в ячменном солоде, *P. griseofulvum*, кроме того, продуцирует патулин, заражая пшеницу [30].

Более 140 токсичных соединений образуют представители рода *Fusarium* [31]. Основные возбудители фузариозного поражения зерновых — виды *F. graminearum* и *F. culmorum*. Развитие этих видов сопровождается накоплением трихотеценов и зеараленона (табл. 1). Трихотецены дезоксиниваленон (ДОН), ниваленон и Т-2 токсин проявляют высокую токсичность на субклеточном, клеточном и организменном уровнях. Они легко проникают через липидные слои клеточных мембран и ингибируют синтез белка [32].

ДОН преобладает в загрязненных микотоксинами зерновых культурах во многих странах ми-

Таблица 1. Наиболее распространенные микотоксины и их продуценты [34, 35]

Микотоксины	Группа химических соединений	Продуценты	Субстрат	Токсическое действие
Афлатоксины (B1, B2, G1, G2)	Поликетиды	<i>Aspergillus flavus</i> , <i>A. niger</i> , <i>A. parasiticus</i> , <i>A. minisclerotigenus</i> , <i>Penicillium citrinum</i> , <i>P. digitatum</i>	Кукуруза, арахис, орехи, специи, сухофрукты и др.	Гепатотоксичность, канцерогенность, мутагенность, тератогенность
Дезоксиниваленол (вомитоксин)	Трихотецен типа B	<i>Fusarium culmorum</i> , <i>F. graminearum</i>	Пшеница, кукуруза, ячмень	Цито- и нейротоксичность, иммуно-токсичность, тератогенность, генотоксичность
Ниваленол	Трихотецен типа B	<i>F. culmorum</i> , <i>F. poae</i> , <i>F. meridionale</i> , <i>F. graminearum</i> , <i>F. equiseti</i> , <i>F. cortaderiae</i> , <i>F. crookwellense</i> , <i>F. semitectum</i> , <i>F. pseudo-graminearum</i>	Зерновые культуры, солод, пиво, хлеб	Цитотоксичность, гепатотоксичность, иммунотоксичность
T-2/HT-2 токсины	Трихотецены типа A	<i>F. acuminatum</i> , <i>F. langsethiae</i> , <i>F. culmorum</i> , <i>F. chlamydosporum</i> , <i>F. poae</i> , <i>F. sporotrichoides</i> , <i>F. sporotrichoides</i> , <i>F. graminearum</i> , <i>F. culmorum</i> , <i>F. crookwellense</i>	Кукуруза, пшеница, рожь, овес, ячмень	Гепатотоксичность, миелотоксичность, дерматотоксичность
Зеараленон	Лактон резорциклической кислоты	<i>F. graminearum</i> , <i>F. culmorum</i> , <i>F. crookwellense</i>	Кукуруза, пшеница, ячмень, овес, сорго, просо, рис, пиво	Нестероидный эстроген, иммунотоксичность, канцерогенность, нефротоксичность, гематотоксичность
Охратоксин A	Дигидроизокумарин	<i>A. ochraceus</i> , <i>A. carbonarius</i> , <i>A. niger</i> , <i>A. steynii</i> , <i>A. westerdijkiae</i> , <i>P. expansum</i> , <i>P. urticae</i> , <i>P. verrucosum</i>	Пшеница, ячмень, кукуруза, специи, кофе, вино, пиво	Нейротоксичность, терато- и канцерогенность, нефро- и гепатотоксичность, иммунотоксичность
Патулин	Трикетид	<i>P. verruculosum</i> , <i>P. expansum</i> , <i>P. griseofulvum</i> , <i>P. sclerotigenum</i> , <i>Aspergillus clavatus</i> , <i>A. giganteus</i> , <i>Paecilomyces variotii</i>	Яблоки, груши, вишни, абрикосы, персики, виноград, грейпфруты, овощи, злаки	Канцерогенность, мутагенность, иммунотоксичность, кардиотоксичность
Фумонизин B1	Структурный аналог сфинголипидов	<i>F. verticillioides</i> (ранее <i>F. moniliforme</i>), <i>F. proliferatum</i>	Кукуруза, ячмень, пшеница, овес, рис, маис, рожь, просо	Канцерогенность, нефро- и гепатотоксичность, иммуно-токсичность
Альтернариол	Бензохроменон	<i>Alternaria alternata</i> , <i>Al. tenuissima</i>	Кукуруза, рис, пшеница, фрукты, овощи, масличные культуры, вино	Цитотоксичность, тератогенность, генотоксичность, мутагенность

ра, в том числе в России [33]. В некоторых регионах Европы ДОН загрязнены до 74% исследованных образцов зерна, Северной и Центральной Америки — до 64 и 70% соответственно, Южной Африки — до 63, Восточной Азии — до 85% [34]. Содержание ДОН и афлатоксинов в зерновых

культурах, зараженных *F. graminearum*, *F. culmorum* или *A. flavus*, бывает настолько высоким, что весь полученный урожай отбраковывают, что исключает его дальнейшую переработку [32].

Зеараленон также регулярно обнаруживают в зерне. Он оказывает на животных не свойствен-

ное другим микотоксинам прямое эстрогенное действие, снижающее их репродуктивную функцию и плодовитость [35]. Токсичность зеараленона обусловлена наличием лактонной группы и свободной С-4 гидроксильной группы, которые необходимы для связывания с рецептором эстрогена.

Фумонизины (*B1*, *B2*, *B3*) присутствуют в кукурузе и ряде других зерновых, а также в зерновых продуктах (табл. 1). Фумонизин *B1* — наиболее распространенный и наиболее токсичный представитель этой группы [36]. Основными продуцентами фумонизинов являются *F. verticillioides* и *F. proliferatum*. Другие виды р. *Fusarium* также могут продуцировать эти соединения.

Представители еще одного рода из отдела Ascomycota — *Alternaria*, относятся к оппортунистическим патогенам [37]. Некоторые виды *Alternaria* продуцируют альтернариол, обладающий, помимо высокой цитотоксичности, генотоксическим и мутагенным действием [38, 39]. Кроме того, в растительных продуктах и кормах, зараженных *Alternaria*, обнаружены микотоксины — монометиловый эфир альтернариола и тенуазоновая кислота. Представители р. *Alternaria* обладают способностью к росту и синтезу токсинов при низких температурах, что способствует заражению пищевых продуктов и живых организмов, относящихся к разным звеньям пищевой цепи [40].

Следует отметить определенное структурное сходство между микотоксинами. Например, афлатоксины и охратоксины являются соединениями кумариновой природы, при этом в основе структуры афлатоксинов, охратоксинов, зеараленона и патулина лежит лактонное кольцо, с которым связана их токсичность [28]. В то же время различия в структуре микотоксинов определяют разнообразие токсических эффектов. Например, афлатоксин *B1*, благодаря своей структуре, образует ДНК-аддукты с гуанином, индуцируя образование раковых клеток [41]. Т-2 токсин и ДОН, токсичность которых связана с присутствием в молекуле эпоксидной группы, индуцируют апоптоз в иммунных клетках и ингибируют синтез белка, ДНК и РНК [19].

МИКОТОКСИНЫ В ПОЧВЕ

О накоплении и дальнейших превращениях микотоксинов в почве известно немного, хотя их распространение в пищевых продуктах активно изучали ранее и изучают в настоящее время [42, 43]. Микотоксины, накапливаясь в инфицированных грибами растениях, могут попадать в почву через корни, а также после сбора урожая, через оставшиеся на поле стебли и зерна. Извест-

но, что содержание микотоксинов в почве достигает микрограммов: зеараленона — до 72.1, дезоксиниваленола — до 32.1, охратоксина *A* — до 23.7, ниваленола — до 6.7, афлатоксина — до 5.5 мкг/кг почвы [43].

Концентрация микотоксинов в почве варьирует из года в год в зависимости от погодных условий. Наиболее важными факторами, которые способствуют накоплению микотоксинов, являются температура и влажность, усиливающие активность окислительных и гидролитических ферментов и создающие благоприятные условия для размножения микромицетов [44, 45].

В тропических и субтропических регионах с высокой температурой и влажностью широко распространены *Aspergillus* spp. — продуценты афлатоксинов и охратоксина [34]. *Penicillium* spp., среди которых много опасных патогенов растений, растут и образуют токсины в широком диапазоне температур, адаптировались к разным условиям и распространены повсеместно [46, 47]. Различия в оптимальных для синтеза охратоксина температурах у микромицетов *P. verrucosum* (4–31°C) и *A. ochraceus* (12–37°C) объясняют, почему первые доминируют в районах земного шара с умеренным климатом, а вторые — в субтропических и тропических областях [48].

Большинство токсигенных грибов способны существовать в почве на протяжении нескольких месяцев, при этом многие из них при наличии питательных веществ и определенных условий окружающей среды (температуры, влажности и т.д.) питаются сапротрофно. Микотоксины и их продуценты оказывают влияние на все важнейшие показатели качества почвы: ее продуктивность, свойства и здоровье.

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ МИКОТОКСИНОВ

На протяжении многих лет микотоксины рассматривали как продукты жизнедеятельности грибов, не имеющие особого значения для микробного метаболизма. Однако в настоящее время все более очевидной становится важная роль, которую эти вторичные метаболиты играют в экологии микроорганизмов и экологических функциях почв [35]. Токсины помогают микромицетам-продуцентам занять свою экологическую нишу, обеспечивая им защиту от других микроорганизмов. Например, представители рр. *Aspergillus*, *Trichoderma* и *Penicillium* продуцируют глиотоксин, который обладает антибактериальной и противогрибковой активностью и является фактором вирулентности патогенных микроскопических грибов *Aspergillus fumigatus* [49]. Многие микромицеты р. *Fusarium*

образуют фузариевую кислоту, обладающую антибактериальной активностью. Полагают, что в основе механизма токсичности фузариевой кислоты лежит способность оказывать влияние на усвоение клетками бактерий железа [50].

Микотоксины могут действовать на чувство кворума у бактерий [51]. Чувство кворума (quorum sensing, *QS*) — способность регуляции экспрессии генов у микроорганизмов в зависимости от плотности популяции, является важным механизмом, с помощью которого они регулируют процессы своего развития. В некоторых исследованиях продемонстрировано участие микотоксинов в нарушении передачи сигналов кворума. Например, патулин может препятствовать *QS*-коммуникации бактерий в почве [52]. Микотоксины зеараленон и фумонизин ингибируют чувство кворума у бактерий *Chromobacterium violaceum* [53]. Фузариевая кислота в низких концентрациях ингибирует чувство кворума у агента биоконтроля *Pseudomonas chlororaphis*, действуя на образование молекул ацил гомосеринлактона, а в более высоких концентрациях ингибирует образование бактериями противогрибкового метаболита феназин-1-карбоксиамида [54].

Микотоксины могут оказывать влияние на процессы образования биопленок. Например, продуцируемый представителями р. *Fusarium* токсин зеараленон подавляет образование биопленок возбудителями кандидоза р. *Candida* [55], а образуемый *Penicillium expansum* патулин оказывает влияние на образование биопленок *P. aeruginosa* и *Achromobacter* sp. [56].

Кроме того, микотоксины могут быть вовлечены в специфические взаимодействия микромицетов между собой, обеспечивая экологические преимущества тем или иным видам. Установлено, что в почве *Fusarium oxysporum* может подавлять синтез афлатоксина *Aspergillus flavus*, что способствует повышенному накоплению микотоксина фумонизина [57]. Сообщается о значительном увеличении уровня дезоксиниваленола и зеараленона, продуцируемых *F. culmorum*, при совместном культивировании с *Alternaria tenuissima* [58].

Следует отметить роль микотоксинов в патогенности, агрессивности и/или вирулентности грибов. Многие исследователи подчеркивают сильную корреляцию между токсинообразованием и вирулентностью [35]. Известно, что фузариевая кислота усиливает вирулентность *F. oxysporum* как для растений, так и для животных-хозяев [59]. Глиотоксин, синтезируемый *A. fumigatus*, действует как фактор вирулентности, регулирующий системные микозы у позвоночных [49].

Несмотря на то, что в настоящее время роль токсинов в процессах жизнедеятельности микромицетов до конца не ясна, они несомненно являются неотъемлемой частью микробных взаимодействий и взаимодействий с организмами-хозяевами. Микотоксины образуются в ответ на поступающие из окружающей среды сигналы и сами служат такими сигналами, обеспечивая своим продуцентам защиту от конкурирующих микроорганизмов и способствуя успешной колонизации организмов-хозяев. Синтез токсинов — процесс сложный и энергоемкий для клеток, и трудно предположить, что грибы продуцируют их без особой надобности. Очевидно, что одной из функций этих агрессивных метаболитов является обеспечение грибам возможности занять определенную нишу и успешно конкурировать с другими организмами.

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ТОКСИНООБРАЗУЮЩИХ ГРИБОВ С РАСТЕНИЯМИ

Грибы считаются основными патогенами растений, при этом характер взаимоотношений между грибами и растениями может быть различным. Например, связанный с растениями образ жизни представителей р. *Aspergillus* варьирует от сапрофитов и бессимптомных эндофитов до фитопатогенов [60]. Многие почвенные виды р. *Fusarium* осуществляют паразитический образ жизни и имеют широкий спектр растений-хозяев. Тем не менее, они относятся к факультативным сапротрофам, и сапротрофный способ существования для них является основным [32].

Переход от одной формы существования к другой происходит в результате значительных изменений транскриптома, затрагивающих в первую очередь образование вторичных метаболитов [61]. Многие микромицеты образуют фитотоксины, например, *Penicillium daleae*, *P. rubrum*, *P. funiculosum*, *Fusarium solani*, *Rhizopus stolonifer* и др. [62]. Известно, что трихотеценовые микотоксины играют важную роль в патогенезе надземных частей растений, и продуценты этих соединений — микромицеты р. *Fusarium* имеют селективное преимущество перед не образующими токсины микромицетами [63]. Токсины, синтезируемые представителями р. *Aspergillus*, такие как афлатоксин и стеригматоксин, фитотоксичны, ингибируют фотосинтез у растений и негативно влияют на функции каротиноидов [64].

Тем не менее, накапливаясь в растениях, микотоксины защищают их от других патогенных микроорганизмов. Так, патулин и клаватол, про-

дуцируемые эндофитом *Aspergillus clavatonanicus*, являются антагонистами фитопатогенов тиса *Taxus mairei* [65].

У растений-хозяев выявлены множественные механизмы защиты от фитопатогенных грибов. У арахиса защитные функции против *Aspergillus flavus* выполняет клеточная оболочка растения, содержащая полисахариды, целлюлозу, гемицеллюлозу, пектин. Растительные линолевые кислоты и 9- и 13-гидроперекиси жирных кислот оказывают существенное воздействие на некоторые виды *A. parasiticus* и *A. nidulans*, изменяя их обмен [66].

Важным звеном в защите растений от фитопатогенов являются белки устойчивости к болезням, так называемые **PR**-белки (Pathogenesis-Related proteins). Их индуцируют растения-хозяева в ответ на заражение патогеном [67]. Идентификация и характеристика генов **PR**-белков растений имеют большое значение для снижения патогенности грибов. Например, в кукурузе обнаружены белки *PR-1*, *PR-4*, *PR-5*, *PR-10* и хитиназа [68]. Гидролитические ферменты, такие как хитиназа растений, проявляют противогрибковую активность, разрушая компоненты клеточной стенки грибов и предотвращая развитие грибного мицелия [69].

Существенную роль в растительно-грибных взаимодействиях и в биосинтезе токсинов играет окислительный стресс. Он является критическим фактором, который может стимулировать образование микотоксинов и способствовать усилению вирулентности микромицетов [61]. В свою очередь, у растений возрастает активность и количество транскриптов антиоксидантных ферментов (глутатион-S-трансферазы, ферредоксина, медьсодержащей аминоксидазы, аскорбатпероксидазы и пероксидазы), участвующих в переработке и удалении активных форм кислорода (**АФК**) при заражении как токсигенными, так и нетоксигенными грибами [70].

Оппортунистические грибы обычно инфицируют растения через раны и повреждения, в то время как патогенные грибы проникают через клеточную оболочку, выделяя ферменты, разрушающие полисахариды: пектинэстеразу, арабинофуранозиду, маннозиду и галактуролидазу, а также амилазы и протеазы [71, 72].

Грибная патология растений, вследствие ее роли в сельском хозяйстве, экономике и в жизни человека, приобрела статус важнейшей проблемы. В значительной степени она связана и с животноводством, т.к. пищевая цепь растения—животные—человек замыкается на здоровье человека.

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ С ДРУГИМИ МИКРООРГАНИЗМАМИ И БИОТРАНСФОРМАЦИЯ МИКОТОКСИНОВ В ПОЧВЕ

Значительную часть почвенной микробной биомассы составляют бактерии, играющие важную роль в экологии почв. Многочисленность и разнообразие бактерий позволяют им подвергать почвенные микотоксины различным превращениям, в том числе биотрансформации, детоксикации и деградации [73].

Биотрансформация микотоксинов включает в себя ацетилирование, гликозилирование, расщепление ароматических колец, гидролиз, дезаминирование, декарбоксилирование и др. реакции. Тип реакции и стереохимические закономерности структурных превращений зависят от функциональных групп в молекулах микотоксинов, а также от специфических ферментов, вырабатываемых микроорганизмами-деструкторами [74, 75].

Многие исследования посвящены афлатоксину **B1**, отличающемуся высокой токсичностью и обладающему канцерогенными свойствами. Выделяют 2 основных пути детоксикации афлатоксина **B1**: модификацию дифуранового кольца и модификацию структуры кумарина [28]. *Mucosoccus fulvus* снижает содержание афлатоксина **B1** на 80.7% [76]. При деградации афлатоксина **B1** бактериями *Nocardia corynebacteroides* образуется менее токсичный афлатоксин **B2** и другие продукты. Внеклеточные ферменты *Rhodococcus erythropolis* осуществляют детоксикацию афлатоксина **B1**, что приводит к потере мутагенности [77].

Некоторые бактерии, например, *Pseudomonas putida*, *Bacillus licheniformis* и *Brevibacterium* sp. являются деструкторами охратоксина. Под действием суспензии свободных клеток *Pseudomonas putida*, концентрация охратоксина снижается на 8.5–25.7% [78].

Взаимодействие с бактериями может оказывать значительное влияние на метаболизм грибов, вызывая сверхпродукцию токсичных метаболитов или способствуя образованию новых природных веществ. Например, при совместном культивировании грибов *Fusarium tricinctum* и бактерий *Bacillus subtilis* обнаружены новые метаболиты, такие как макрокарпон, 2-карбоксиметиламинобензойная кислота, (-)-цитреозикумаринол [79]. Установлено, что бактерия *Ralstonia solanacearum* образует липопептид ралсоламицин, негативно влияющий на грибы р. *Fusarium* [80]. В то же время *Fusarium fujikuroi* в присутствии *Ralstonia solanacearum* образуют микотоксины бикаверин и боверицин, которые

проявляют антибактериальную активность по отношению к *Ralstonia*.

Образование таких микотоксинов, как зеараленон и фумонизин, приводит к подавлению роста бактерий *Chromobacterium violaceum* [53]. Многие виды *Fusarium* образуют фузариевую кислоту, обладающую противобактериальной активностью [50]. В свою очередь, бактерия *Burkholderia ambifaria*, выделенная из ризосферы ячменя, способна использовать фузариевую кислоту в качестве единственного источника углерода и энергии [81].

Детоксикацию микотоксинов осуществляют и микроскопические грибы. Так, выделенный из почвы микромицет *Aspergillus tubingensis* отличается высокой толерантностью к фузариевой кислоте и обладает способностью к ее трансформации в значительно менее токсичный фузаринол (5-бутил-2-пиридинэтанол) [82]. Микромицет *Colletotrichum* sp. осуществляет детоксикацию фузариевой кислоты, трансформируя ее в 4-бутил-2-карбокси-пиридин [83], а *Mucor rouxii* — в 8-гидроксифузаровую кислоту [84].

Несмотря на рост количества исследований, посвященных микробной деградации микотоксинов, продукты деградации, а также биохимические и генетические механизмы, лежащие в основе этого процесса, пока до конца не определены [35]. Из имеющихся в настоящее время данных следует, что чувствительность микроорганизмов к микотоксинам весьма вариабельна и зависит как от индивидуальных свойств бактерий и грибов, так и от свойств токсинов. В различной степени, но микроорганизмы оказывают влияние на синтез и изменение качественно-количественного состава микотоксинов в почве, участвуя тем самым в природной регуляции данного процесса.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Микромицеты — основные патогены растений, широко распространены в почвах под различными типами растительности, в том числе в почвах сельскохозяйственных угодий. Почвенные микромицеты являются продуцентами многих биологически активных веществ, из которых особого внимания заслуживают микотоксины, обладающие высокой токсичностью и представляющие опасность для человека и животных. Концентрация микотоксинов в почве достигает микрограммов, а в собираемом урожае часто превышает допустимый уровень и может составлять несколько грамм. Скармливание скоту и птице растительных кормов, содержащих микотоксины, приводит к отравлению животных и накоплению токсинов в продуктах животного происхождения — мясе, молоке

и яйцах. В силу опасности развития тяжелых заболеваний человека и массовых отравлений сельскохозяйственных животных проблема загрязнения микотоксинами сельскохозяйственной продукции выходит на передний план.

Почвенные микроорганизмы — бактерии и грибы отличаются разнообразием свойств, что позволяет им вступать в различные взаимоотношения с микотоксинами — от трансформации до полной деструкции. Учитывая, что этот процесс в почве происходит постоянно, очевидно, что он имеет существенное экологическое значение как фактор регуляции качественно-количественного состава микотоксинов в почве. Публикации, посвященные микроорганизмам, способным включать в свой метаболизм и трансформировать микотоксины, свидетельствуют о необходимости дальнейшего изучения микробных взаимодействий для разработки методов детоксикации микотоксинов.

В настоящее время не совсем понятна роль токсинов в процессах жизнедеятельности самих продуцентов. По мнению многих исследователей, одной из основных функций микотоксинов является защита микромицетов от других организмов, создание безопасной экологической ниши. Учитывая многообразие токсигенных грибов и широкий спектр токсинов грибов различных видов, очевидно, что это далеко не единственная функция токсинов. Это подтверждается филогенетическими исследованиями, показавшими, что токсигенные свойства у плесневых грибов сформировались в результате длительной эволюции [85]. Микотоксины могут действовать как сигнальные молекулы, которые оказывают влияние на реакции организма-хозяина и способствуют его успешной колонизации. Понимание экологической роли микотоксинов имеет важное значение для определения стратегий борьбы с инфекциями, вызванными токсигенными грибами, и загрязнением микотоксинами пищевых продуктов и кормов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Звягинцев Д.Г. Структурно-функциональная роль почвы в биосфере. М.: Геос, 1999. 278 с.
2. Мирчинк Т.Г. Почвенная микология. М.: Изд-во МГУ, 1988. 220 с.
3. Широких А.А., Колупаев А.В. Грибы в биомониторинге наземных экосистем // Теор. и прикл. экол. 2009. № 3. С. 4—14.
4. Терехова В.А. Микромицеты в экологической оценке водных и наземных экосистем. М.: Наука, 2007. 215 с.
5. Иванова А.Е., Марфенина О.Е., Суханова И.И. Функциональное разнообразие микроскопических грибов в городских почвах разного возраста

- формирования // Микол. и фитопатол. 2008. Т. 42. № 5. С. 450–60.
6. Марфенина О.Е. Антропогенная экология почвенных грибов. М.: Изд-во МГУ, 2005. 196 с.
 7. Власов Д.Ю. Микроскопические грибы в экстремальных местообитаниях: биологическое разнообразие и сущность взаимодействий // Биосфера. 2011. Т. 3. № 4. С. 479–492.
 8. Поляк Ю.М., Сухаревич В.И. Аллелопатические взаимоотношения растений и микроорганизмов в почвенных экосистемах // Усп. совр. биол. 2019. Т. 2. С. 147–160.
 9. Берестецкий О.А. Фитотоксины почвенных микроорганизмов и их экологическая роль // Фитотоксические свойства почвенных микроорганизмов. Л.: ВНИИ сел.-хоз. микробиологии, 1978. С. 7–31.
 10. Герасимов А.О., Поляк Ю.М. Оценка влияния засоления на аллелопатическую активность микромицетов в дерново-подзолистой почве // Агрохимия. 2021. № 3. С. 51–59.
 11. Киреева Н.А., Водопьянов В.В., Мифтахова А.М. Биологическая активность нефтезагрязненных почв. Уфа: Гилем, 2016. 376 с.
 12. Polyak Y., Bakina L., Mayachkina N., Polyak M. The possible role of toxigenic fungi in ecotoxicity of two contrasting oil-contaminated soils – A field study // Ecotoxicol. Environ. Saf. 2020. V. 202. P. 110959.
 13. Минеев В.Г., Козлова Ю.Е., Кураков А.В., Гомонова Н., Звягинцев Д.Г. Последствие минеральных удобрений на микробиологические и агрохимические свойства дерново-подзолистой почвы // Докл. РАСХН. 2001. № 4. С. 19–21.
 14. Кураков А.В., Попов А.И. Нитрифицирующая активность и фитотоксичность почвенных микроскопических грибов // Почвоведение. 1995. Т. 3. С. 314–321.
 15. Ефимочкина Н.Р., Седова И.Б., Шевелева С.А., Тутьельян В.А. Токсигенные свойства микроскопических грибов // Вестн. Томск. гос. ун-та. Биология. 2019. № 45. С. 6–33.
 16. Agriopoulou S. Ergot alkaloids mycotoxins in cereals and cereal-derived food products: Characteristics, toxicity, prevalence, and control strategies // Agronomy. 2021. V. 11. № 5. P. 931.
 17. Leggieri M.C., Decontardi S., Bertuzzi T., Pietri A., Battilani P. Modeling growth and toxin production of toxigenic fungi signaled in cheese under different temperature and water activity regimes // Toxins. 2017. V. 9 (1). P. 4–21.
 18. Pickova D., Ostry V., Toman J., Malir F. Aflatoxins: History, significant milestones, recent data on their toxicity and ways to mitigation // Toxins. 2021. V. 13 (6). P. 399.
 19. Richard J.L. Some major mycotoxins and their mycotoxins – An overview // Int. J. Food Microbiol. 2007. V. 119. P. 3–10.
 20. Hathout A.S., Aly S.E. Biological detoxification of mycotoxins: a review // Ann. Microbiol. 2014. V. 64. P. 905–919.
 21. Alshannaq A., Yu J.-H. Occurrence, toxicity, and analysis of major mycotoxins in food // Inter. J. Environ. Res. Public Health. 2017. V. 14. E632.
 22. Brasel T.L., Martin J.M., Carriker C.G., Wilson S.C., Straus D.C. Detection of airborne *Stachybotrys chartarum* macrocyclic trichothecene mycotoxins in the indoor environment // Appl. Environ. Microbiol. 2005. V. 71 (11). P. 7376–7388.
 23. Свистова И.Д., Щербаков А.П., Фролова Л.О. Токсины микромицетов чернозема: спектр антибиотического действия и роль в формировании микробного сообщества // Почвоведение. 2004. № 10. С. 1220–1227.
 24. Polyak Y.M., Sukharevich V.I. Allelopathic interactions between plants and microorganisms in soil ecosystems // Biol. Bul. Rev. 2019. V. 9 (6). P. 562–574.
 25. Марфенина О.Е., Кулько А.Б., Иванова А.Е. Микроскопические грибы во внешней среде города // Микол. и фитопатол. 2002. Т. 36. Вып. 4. С. 22–31.
 26. Kensler T.W., Roebuck B.D., Wogan G.N., Groopman J.D. Aflatoxin: a 50-year odyssey of mechanistic and translational toxicology // Toxicol. Sci. 2011. V. 120. Suppl. 1. S. 28–48.
 27. Samson R.A., Visagie C.M., Houbraken J., Hong S.B., Hubka V., Klaassen C.H. Phylogeny, identification and nomenclature of the genus *Aspergillus* // Stud. Mycol. 2014. V. 78. P. 141–173.
 28. Varga J., Juhasz A., Kevei F., Kozakiewicz Z. Molecular diversity of agriculturally important *Aspergillus* species // Europ. J. Plant Pathol. 2004. V. 110. P. 627–640.
 29. Vanhoutte I., Audenaert K., De Gelder L. Biodegradation of mycotoxins: Tales from known and unexplored worlds // Front. Microbiol. 2016. V. 7. P. 561.
 30. Bornehag C.G., Sundell J., Bonini S., Custovic A., Malmberg P., Skerfving S., Sigsgaard T., Verhoeff A. Dampness in buildings as a risk factor for health effects, EUROEXPO: a multidisciplinary review of the literature (1998–2000) on dampness and mite exposure in buildings and health effects // Indoor Air. 2004. V. 14 (4). P. 243–257.
 31. Frisvad J.C. A critical review of producers of small lactone mycotoxins: patulin, penicillic acid and moniliformin // World Mycotoxin J. 2018. V. 11(1). P. 73–100.
 32. Ji F., He D., Olaniran A.O. Occurrence, toxicity, production and detection of *Fusarium* mycotoxin: a review // Food Prod. Process and Nutr. 2019. V. 1. P. 6.
 33. Elmholt S. Mycotoxins in the soil environment // Secondary metabolites in soil ecology. Soil Biology / Ed. P. Karlovsky. Heidelberg: Springer, 2008. P. 167–203.
 34. Седова И.Б., Киселева М.Г., Чалый З.А., Аксенов И.В., Захарова Л.П., Тутьельян В.А. Анализ результатов мониторинга загрязнения микотоксинами продовольственного зерна урожая 2005–2016 гг. // Усп. мед. микол. 2018. Т. 19. С. 329–330.
 35. Perrone G., Ferrara M., Medina A., Pascale M., Magan N. Toxigenic fungi and mycotoxins in a climate change scenario: Ecology, genomics, distribution, prediction and prevention of the risk // Microorganisms. 2020. V. 8 (10). 1496.

36. Venkatesh N., Keller N.P. Mycotoxins in conversation with bacteria and fungi // *Front Microbiol.* 2019. V. 10. 403.
37. Kamle M., Mahato D.K., Devi S., Lee K.E., Kang S.G., Kumar P. Fumonisin: Impact on agriculture, food, and human health and their management strategies // *Toxins.* 2019. V. 11 (6). P. 328.
<https://doi.org/10.3390/toxins11060328>
38. López P., Venema D., Rijk T., Kok A., Scholten J.M., Hans G.J., Nijis M.M. Occurrence of *Alternaria* toxins in food products in the Netherlands // *Food Control.* 2016. V. 60. P. 196–204.
39. Mao Z., Sun W., Fu L., Luo H., Lai D., Zhou L. Natural dibenzo- α -pyrones and their bioactivities // *Molecules.* 2014. V. 19 (4). P. 5088–5108.
40. Кононенко Г.П., Пирязева Е.А., Буркин А.А. Продукцирование альтернариола у популяций мелкоспоровых видов *Alternaria*, ассоциированных с зерновыми кормами // *Сел.-хоз. биол.* 2020. Т. 55 (3). С. 628–637.
41. Puvāča N., Avantaggiato G., Merkuri J., Vuković G., Bursić V., Cara M. Occurrence and determination of *Alternaria* mycotoxins alternariol, alternariol monomethyl ether, and tentoxin in wheat grains by QuEChERS Method // *Toxins.* 2022. V. 14(11). 791.
42. Bren U., Guengerich F.P., Mavri J. Guanine alkylation by the potent carcinogen aflatoxin B1: quantum chemical calculations // *Chem. Res. Toxicol.* 2007. V. 20. P. 1134–1140.
43. Winter G., Pereg L.L. A review on the relation between soil and mycotoxins: Effect of aflatoxin on field, food and finance // *Europ. J. Soil Sci.* 2019. V. 70. P. 882–897.
44. Juraschek L.M., Kappenberg A., Amelung W. Mycotoxins in soil and environment // *Sci. Total Environ.* 2022. V. 814. P. 152425.
45. Perrone G., Gallo A., Susca A. *Aspergillus* // *Molecular detection of foodborne pathogens* / Ed. L. Dongyou. USA: CRC Press, Taylor & Francis Group, 2010. P. 529–548.
46. Perrone G., Susca A. *Penicillium* species and their associated mycotoxins // *Methods Mol. Biol.* 2017. V. 1542. P. 107–119.
47. Otero C., Arredondo C., Echeverría-Vega A., Gordillo-Fuenzalida F. *Penicillium* spp. mycotoxins found in food and feed and their health effects // *World Mycotoxin J.* 2020. V. 13 (3). P. 323–343.
48. Lillehoj E.B., Elling F. Environmental conditions that facilitate ochratoxin contamination of agricultural commodities // *Acta Agric Scand.* 1983. V. 33. P. 113–128.
49. Scharf D.H., Brakhage A.A., Mukherjee P.K. Gliotoxin – bane or boon? // *Environ. Microbiol.* 2016. V. 18. P. 1096–1109.
50. Ruiz J.A., Bernar E.M., Jung K. Production of siderophores increases resistance to fusaric acid in *Pseudomonas protegens* Pf-5 // *PLoS ONE.* 2015. V. 10. e0117040.
51. Martín-Rodríguez A., Reyes F., Martín J., Pérez-Yépez J., León-Barrios M., Couttolenc A. Inhibition of bacterial quorum sensing by extracts from aquatic fungi: first report from marine endophytes // *Mar. Drugs.* 2014. V. 12. P. 5503–5526.
52. Rasmussen T.B., Skindersoe M.E., Bjarnsholt T., Phipps R.K., Christensen K.B., Jensen P.O. Identity and effects of quorum-sensing inhibitors produced by *Penicillium* species // *Microbiology.* 2005. V. 151. P. 1325–1340.
53. Bacon C.W., Hinton D.M., Mitchell T.R. Is quorum signaling by mycotoxins a new risk-mitigating strategy for bacterial biocontrol of *Fusarium verticillioides* and other endophytic fungal species? // *J. Agric. Food Chem.* 2017. V. 65. P. 7071–7080.
54. van Rij E.T., Girard G., Lugtenberg B.J.J., Bloembergen G.V. Influence of fusaric acid on phenazine-1-carboxamide synthesis and gene expression of *Pseudomonas chlororaphis* strain PCL1391 // *Microbiology.* 2005. V. 151. P. 2805–2814.
55. Rajasekharan S. K., Lee J.-H., Zhao Y., Lee J. The mycotoxin zearalenone hinders *Candida albicans* biofilm formation and hyphal morphogenesis // *Ind. J. Microbiol.* 2018. V. 58. P. 19–27.
56. Liaqat I., Bachmann R.T., Sabri A.N., Edyvean R.G.J. Isolate specific effects of patulin, penicillic acid and EDTA on biofilm formation and growth of dental unit water line biofilm isolates // *Curr. Microbiol.* 2010. V. 61. P. 148–156.
57. Falade T.D.O., Syed Mohdhamdan S.H., Sultanbawa Y., Fletcher M.T., Harvey J.J.W., Chaliha M. *In vitro* experimental environments lacking or containing soil disparately affect competition experiments of *Aspergillus flavus* and co-occurring fungi in maize grains // *Food Addit. Contam.* 2016. V. A33. P. 1241–1253.
58. Müller M.E., Steier I., Köppen R., Siegel D., Proske M., Korn U., Koch M. Cocultivation of phytopathogenic *Fusarium* and *Alternaria* strains affects fungal growth and mycotoxin production // *J. Appl. Microbiol.* 2012. V. 113. № 4. P. 874–887.
59. López-Díaz C., Rahjoo V., Sulyok M., Ghionna V., Martín-Vicente A., Capilla J. Fusaric acid contributes to virulence of *Fusarium oxysporum* on plant and mammalian hosts // *Mol. Plant Pathol.* 2018. V. 19. P. 440–453.
60. Pfliegler W.P., Pócsi I., Győri Z., Pusztahelyi T. The *Aspergilli* and their mycotoxins: Metabolic interactions with plants and the soil biota // *Front Microbiol.* 2020. V. 10. 2921.
61. Reverberi M., Punelli M., Scala V., Scarpari M., Uva P., Mentzen W.I. Genotypic and phenotypic versatility of *Aspergillus flavus* during maize exploitation // *PLoS One.* 2013. V. 8. e68735.
62. Свистова И.Д., Щербаков А.П., Фролова Л.О. Фитотоксическая активность черноземных сапрофитных микромицетов: специфичность, сорбция и стабильность фитотоксинов в почве // *Прикл. биохим. и микробиол.* 2003. Т. 39. № 4. С. 441–445.
63. Xu X.M., Berrie A.M. Epidemiology of mycotoxigenic fungi associated with *Fusarium* ear blight and apple blue mould: a review // *Food Addit. Contam.* 2005. V. 22. P. 290–301.
64. Anjorin A.T., Inje T. Effect of total aflatoxin on the growth characteristics and chlorophyll level of sesame (*Sesamum indicum* L.) // *New York Sci. J.* 2014. V. 7. P. 8–13.
65. Zhang C.L., Zheng B.Q., Lao J.P., Mao L.J., Chen S.Y., Kubicek C.P. Clavatul and patulin formation as the antagonistic principle of *Aspergillus clavatonanicus*, an en-

- dophytic fungus of *Taxus mairei* // Appl. Microbiol. Biotechnol. 2008. V. 78. P. 833–840.
66. Benoit I., van den Esker M.H., Patyshakuliyeva A., Mattern D.J., Blei F., Zhou M. *Bacillus subtilis* attachment to *Aspergillus niger* hyphae results in mutually altered metabolism // Environ. Microbiol. 2015. V. 17. P. 2099–2113.
 67. Luo M., Brown R.L., Chen Z.Y., Menkir A., Yu J., Bhatnagar D. Transcriptional profiles uncover *Aspergillus flavus*-induced resistance in maize kernels // Toxins. 2011. V. 3. P. 766–786.
 68. Dhakal R., Chai C., Karan R., Windham G.L., Williams W.P., Subudhi P.K. Expression profiling coupled with in-silico mapping identifies candidate genes for reducing aflatoxin accumulation in maize // Front. Plant Sci. 2017. V. 8. P. 503.
 69. Dolezal A.L., Shu X., O'Brien G.R., Nielsen D.M., Wloshuk C.P., Boston R.S. *Aspergillus flavus* infection induces transcriptional and physical changes in developing maize kernels // Front. Microbiol. 2014. V. 5. P. 384.
 70. Bedre R., Rajasekaran K., Mangu V.R., Sanchez Timm L.E., Bhatnagar D., Baisakh N. Genome-wide transcriptome analysis of cotton (*Gossypium hirsutum* L.) identifies candidate gene signatures in response to aflatoxin producing fungus *Aspergillus flavus* // PLoS One 2015. V. 10. e0138025.
 71. Bellincampi D., Cervone F., Lionetti V. 2014. Plant cell wall dynamics and wall-related susceptibility in plant-pathogen interactions // Front. Plant Sci. V. 5. P. 228.
 72. Wang H., Lei Y., Yan L., Wan L., Ren X., Chen S. Functional genomic analysis of *Aspergillus flavus* interacting with resistant and susceptible peanut // Toxins. 2016. V. 8. P. 46.
 73. Verheeecke C., Liboz T., Mathieu F. Microbial degradation of aflatoxin B1: current status and future advances // Inter. J. Food Microbiol. 2016. V. 237. P. 1–9.
 74. Li P., Su R., Yin R., Lai D., Wang M., Liu Y., Zhou L. Detoxification of mycotoxins through biotransformation // Toxins. 2020. V. 12 (2). P. 121.
 75. Поляк Ю.М., Сухаревич В.И. Почвенные ферменты и загрязнение почв: биодegradация, биоремедиация, биоиндикация // Агрохимия. 2020. № 3. С. 83–93.
 76. Guan S., Zhao L., Ma Q., Zhou T., Wang N., Hu X. In vitro efficacy of *Myxococcus fulvus* ANSM068 to biotransform aflatoxin B1 // Inter. J. Mol. Sci. 2010. V. 11. P. 4063–4079.
 77. Alberts J.F., Engelbrecht Y., Steyn P.S., Holzapfel W., van Zyl W. Biological degradation of aflatoxin B-1 by *Rhodococcus erythropolis* cultures // Inter. J. Food Microbiol. 2006. V. 109. P. 121–126.
 78. Rodriguez H., Reveron I., Doria F., Costantini A., De Las R.B., Muñoz R. Degradation of ochratoxin A by *Brevibacterium* species // J. Agric. Food Chem. 2011. V. 59. P. 10755–10760.
 79. Ola A.R.B., Thomy D., Lai D., Brötz-Oesterhelt H., Proksch P. Inducing secondary metabolite production by the endophytic fungus *Fusarium tricinctum* through coculture with *Bacillus subtilis* // J. Nat. Prod. 2013. V. 76. P. 2094–2099.
 80. Spraker J.E., Wiemann P., Baccile J.A., Venkatesh N., Schumacher J., Schroeder F.C. Conserved responses in a war of small molecules between a plant-pathogenic bacterium and fungi // MBio. 2018. V. 9. e00820-18.
 81. Simonetti E., Roberts I.N., Montecchia M.S., Gutierrez-Boem F.H., Gomez F.M., Ruiz J.A. A novel *Burkholderia ambifaria* strain able to degrade the mycotoxin fusaric acid and to inhibit *Fusarium* spp. Growth // Microbiol. Res. 2018. V. 206. P. 50–59.
 82. Crutcher F.K., Liu J., Puckhaber L.S., Stipanovic R.D., Duke S.E., Bell A.A. Conversion of fusaric acid to fusarinol by *Aspergillus tubingensis*: a detoxification reaction // J. Chem. Ecol. 2014. V. 40. P. 84–89.
 83. Fakhouri W., Walker F., Armbruster W., Buchenauer H. Detoxification of fusaric acid by a nonpathogenic *Colletotrichum* sp. // Physiol. Mol. Plant Pathol. 2003. V. 63. P. 263–269.
 84. Crutcher F.K., Puckhaber L.S., Bell A.A., Liu J., Duke S.E., Stipanovic R.D. Detoxification of fusaric acid by the soil microbe *Mucor rouxii* // J. Agric. Food Chem. 2017. V. 65. P. 4989–4992.

Toxins Produced by Soil Fungi: Distribution, Ecological Role, Biodegradation

Yu. M. Polyak^{a,*} and V. I. Sukharevich^a

^aScientific Research Centre for Ecological Safety of the Russian Academy of Sciences
Korpusnaya ul. 18, Saint-Petersburg 197110, Russia

^{*}E-mail: yuliapolyak@mail.ru

Soil fungi play an important role in microbial-plant interactions, being producers of various biologically active compounds, including mycotoxins. Mycotoxins are found in soil, agricultural raw materials, feed and food products. Toxin-producing fungi affect many agricultural crops, and the content of mycotoxins in raw plant materials can be quite high. This review presents the main aspects related to properties of mycotoxins, their producers, their ecological role, contribution to microbial-plant interactions, interactions with other microorganisms, their biotransformation in the soil.

Key words: micromycetes, mycotoxins, plant-microbial interactions, *Aspergillus*, *Fusarium*, *Penicillium*.