

Щелочеустойчивые мицелиальные грибы береговой зоны засоленных озер Даурии

М. Л. ГЕОРГИЕВА^{1, 2}, С. А. БОНДАРЕНКО¹, Н. Н. МАРКЕЛОВА², Е. Н. БИЛАНЕНКО¹

¹Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова
119234, Москва, Ленинские горы, 1, стр. 12
E-mail: i-marina@yandex.ru

²Федеральное государственное бюджетное научное учреждение
“Научно-исследовательский институт по изысканию новых антибиотиков
имени Г. Ф. Гаузе”
119021, Москва, ул. Большая Пироговская, 11, стр. 1

Статья поступила 26.01.2023

После доработки 19.02.2023

Принята к печати 27.02.2023

АННОТАЦИЯ

Впервые проведено исследование щелочеустойчивых грибов в разных субстратах береговой зоны засоленных озер юга Забайкальского края на территории биосферного заповедника “Даурский” (озера Зун-Торей, Хангей). Отмечены изменения структуры сообщества щелочеустойчивых аскомицетов в зависимости от локальных условий. Для побережья оз. Хангей в отсутствие галофитов, но с хорошо выраженными цианобактериальными матами и большим содержанием яиц рачка *Artemia salina* было характерно абсолютное доминирование облигатно алкалофильного аскомицета *Sodiomyces alkalinus* (встречаемость 100 %) и *Emericellopsis alkalina* (80 %) при минимальном разнообразии других грибов. 100%-е доминирование *S. alkalinus* показано и для побережья оз. Зун-Торей во влажных местах без растений. В образцах солончаков этого озера рядом с зарослями растений-солянок преобладали темноокрашенные грибы из Dothideomycetes (*Alternaria*, *Neocamarosporium*), встречаемость *E. alkalina* составила 60 %. *S. alkalinus* не обнаружен, при этом высокая встречаемость отмечена у других видов сем. Plectosphaerellaceae (*Chordomyces*, *Gibellulopsis*). Обсуждаются распространение, субстратная приуроченность и функциональная роль алкалофильных и алкалотолерантных грибов в экстремальных природных местообитаниях с высокими значениями рН среды.

Ключевые слова: *Sodiomyces*, *Emericellopsis*, *Neocamarosporium*, Pleosporales, засоленные почвы, содовые солончаки, алкалофильные грибы, алкалотолерантные грибы.

ВВЕДЕНИЕ

Природные биотопы, характеризующиеся высокими значениями рН (содовые озера и содовые солончаки), всегда считались экстремальными для большинства живых организмов. Обитатели этих условий находятся

под воздействием сразу нескольких факторов, таких как щелочные значения рН (10–11), высокие концентрации солей, крайне неустойчивые температурные и гидрологические режимы [Sorokin et al., 2014; Boros, Kolpakova, 2018]. Несмотря на это, показано, что

содовые озера – одни из самых продуктивных по биомассе водных местообитаний в мире [Grant, Jones, 2016]. В качестве первичных продуцентов здесь выступают цианобактерии, аноксигенные бактерии, а также эукариотические диатомовые и зеленые водоросли; для содовых озер характерно образование мощных цианобактериальных матов [Захарюк и др., 2010а, б; Grant, Sorokin, 2011; Козырева и др., 2014]. Прокариотное звено подобных местообитаний изучено подробно с точки зрения как биоразнообразия, так и функционирования, описано много новых видов бактерий и архей [Zhilina, Zavarzin, 1994; Horikoshi, 2006; Заварзин, 2007; Sorokin et al., 2014; Grant, Jones, 2016]. Разнообразие эукариот в этих условиях долгое время считалось очень низким. Работы по различным группам водорослей указывают на специфику обитающих в таких условиях организмов [Samylyna et al., 2019; Vidaković et al., 2019; Afonina, Tashlykova, 2020; Somogyi et al., 2022]. Применение молекулярно-генетических методов также говорит о том, что в засоленных озерах скрыто огромное разнообразие микроскопических эукариот, в том числе грибов [Luo et al., 2013; Schagerl, Renaut, 2016; Salano et al., 2017; Azpiazu-Muniozgueren et al., 2021; Maza-Márquez et al., 2021; Espinosa-Asuar et al., 2022; Jeilu et al., 2022].

Разработка селективных методических приемов выделения и анализа грибов позволила по-новому подойти к изучению микобиоты в природных условиях с высоким засолением и высокой щелочностью. Исследования культивируемых грибов на побережье засоленных озер и в солончаках Кулундинской степи [Биланенко, Георгиева, 2005], Забайкалья [Георгиева и др., 2012б], пустыни Гоби [Георгиева и др., 2012а], озера Магади в Кении [Бондаренко и др., 2018а] показали присутствие в таких местообитаниях не только алкалотолерантных грибов, способных к росту в щелочных условиях, но предпочитающих околонейтральные значения рН, но и алкалофилов (факультативных и облигатных), для роста которых высокие значения рН являются оптимальными [Grum-Grzhimaylo et al., 2016]. Некоторые обнаруженные таксоны описаны как новые для науки роды и виды [Grum-Grzhimaylo et al., 2013а, б, 2016]. География изучаемых микологами засоленных озер и солончаков рас-

ширяется. Исследования ведутся в Индии [Sharma et al., 2016], Центральной Америке [Maza-Márquez et al., 2021], Африке [Orwa et al., 2020; Jeilu et al., 2022], Китае [Wei, Zhang, 2019] с использованием как методов метабаркодинга, так и анализа культивируемой микобиоты. В исследованиях с применением метабаркодинга в большинстве случаев авторы ограничиваются указанием на присутствие грибной ДНК или сравнением скрытого разнообразия эукариот и прокариот. Часто в случае грибов и других эукариот оперируют крупными таксономическими группами на уровне отделов, гораздо реже идентификация проводится на уровне семейств и родов. При изучении засоленных биотопов этими методами отмечается преобладание представителей Ascomycota, указываются роды грибов *Fusarium*, *Cladosporium*, *Colletotrichum*, *Aspergillus*, *Botrytis*, *Candida* и *Neurospora* [Maza-Márquez et al., 2021]. Однако тип адаптации к фактору рН и концентрации солей у обнаруженных таким образом грибов неизвестен и нет данных о выделении в культуру большинства грибов этих родов из засоленных или щелочных биотопов, что исключает возможность дальнейшей работы с ними. Выявление грибов в щелочных местообитаниях только методами метабаркодинга оказывается малоинформативным с точки зрения исследования реальных адаптаций грибов к условиям высокой щелочности и функциональных ролей этих грибов в природных условиях.

Многочисленные соленые озера Юго-Восточного Забайкалья, расположенные в Даурской степи, относятся к Амурскому водосборному бассейну и Торейской бессточной области, занимающей обособленное положение в его границах [Замана, Борзенко, 2010; Цыбекмитова, 2018]. Климат этого района резко-континентальный с жарким летом и сухой, холодной зимой, суточные колебания температуры достигают 15–20 °С, а годовые – 80 °С. Важнейшим фактором, определяющим состояние экосистем Даурии, являются климатические циклы продолжительностью 27–35 лет, включающие примерно равные по длительности сухой и влажный периоды. При этом относительно влажные и очень холодные периоды чередуются с сухими и теплыми [Баженова, 2013]. В центре Торейской котловины расположены самые крупные по площади

водоемы Забайкалья – засоленные озера Зун-Торей и Барун-Торей, при максимальном наполнении составляющие единую гидрологическую систему с суммарной акваторией 800–900 км². Воды озер гидрокарбонатно-хлоридно-натриевые, минерализация колеблется в пределах 1–1,5 г/л (в увлажненный период) до 17 г/л и более (в засушливый период) [Содовые озера..., 1991; Цыбекмитова, 2018]. На протяжении засушливой фазы климатических циклов Торейские озера сильно мелеют, а в некоторые циклы полностью высыхают. Большая часть оз. Барун-Торей высохла в 2009 г., в то время как акватория более глубокого оз. Зун-Торей еще продолжает уменьшаться [Ткачук, Жукова, 2013]. По мере высыхания Торейских озер происходит расширение площади засоленных почв, а также наземной растительности, возрастает площадь галофитных лугов и пионерной галофитной растительности с доминированием однолетних маревых (*Suaeda corniculata* (С. А. Мей.) Bunge, *Kochia densiflora* Turcz., *Atriplex sibirica* L., *A. laevis* С. А. Мей и др.) [Ткачук, Жукова, 2013]. Даурская степь – один из самых обширных и хорошо сохранившихся массивов степных пространств, густо усеянный озерами, речками и солончаками. Для сохранения и изучения уникальных водно-болотных, степных и лесных экосистем Даурии в 1987 г. создан Государственный природный биосферный заповед-

ник “Даурский”, расположившийся в южной степной части Забайкальского края у границы с Монголией и Китаем [Государственный... заповедник...]. Соленые озера Даурии и окрестностей – одни из наиболее изученных на территории России. Работы проводятся как в геохимическом, гидрологическом, так и в микробиологическом отношении [Содовые озера..., 1991; Компанцева и др., 2007; Цыренова и др., 2009, 2011; Замана, Борзенко, 2010; Захарюк и др., 2010а, б; Баженова, 2013; Козырева и др., 2014; Намсараев, Бархутова, 2018; Цыбекмитова, 2018; Афолина, Ташлыкова, 2019]. Исследований, посвященных щелочеустойчивым грибам засоленных озер, ранее не проводилось. Целью настоящей работы стало изучение структуры комплексов культивируемых щелочеустойчивых грибов на разных субстратах (корки, цианобактериальные маты, ил с яйцами рачков, грунт под растениями) береговой зоны щелочных озер Хангей и Зун-Торей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал. Образцы субстратов для выделения грибов собраны в августе 2017 г. на побережье щелочных озер Хангей и Зун-Торей и в августе 2018 г. на побережье оз. Зун-Торей (рис. 1).

Озеро Хангей (50°15'36,4" с. ш., 115°34'38,5" в. д.) – небольшой щелочной водоем,

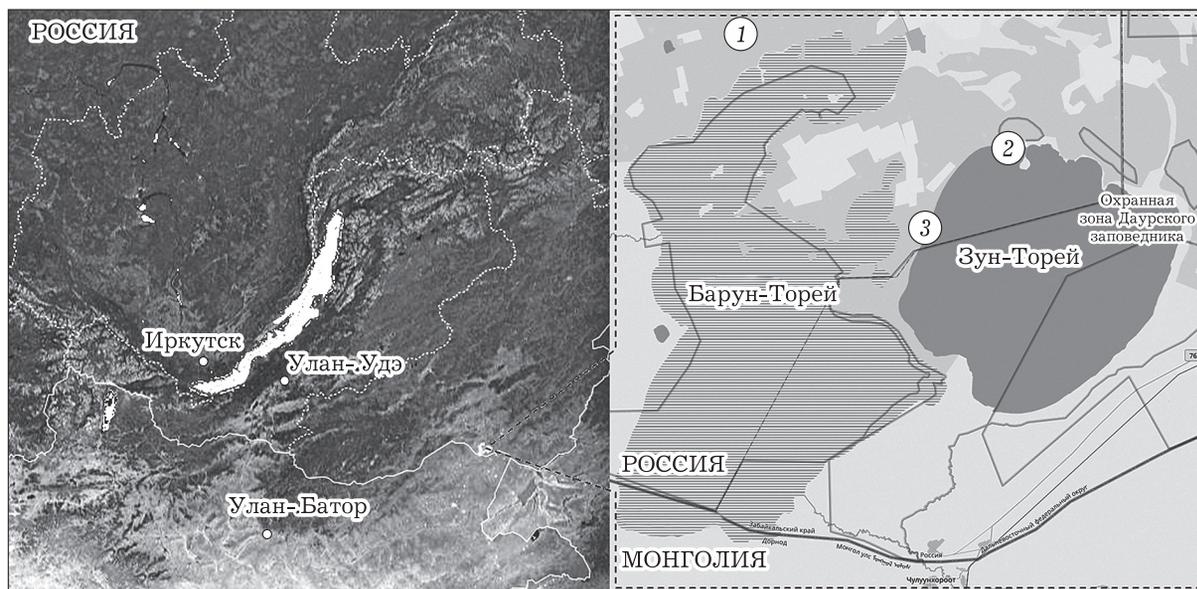


Рис. 1. Карта-схема района исследований. 1 – оз. Хангей, сбор образцов в 2017 г.; 2 – побережье оз. Зун-Торей, сбор образцов в 2017 г.; 3 – побережье оз. Зун-Торей, сбор образцов в 2018 г.

расположенный в понижении рельефа, рН воды 10,5. В момент сбора образцов зеркало воды было около 400 м в диаметре, отмечено цветение цианобактерии *Limnospira fusiformis* (Voronichin) Nowicka-Krawczyk, Mühlsteinová & Hauer, за счет чего цвет воды зеленоватый. Урез воды незначительно меняется при порывах ветра на 0,1–1 м. Берега озера односторонние со всех сторон, от уреза воды до полосы степной растительности около 80 м. Литоральная зона без высшей растительности, представлена вязким илом, покрытым корками подсыхающих цианобактериальных матов с высолами, ближе к урезу воды отмечены скопления яиц рачка *Artemia salina* L. Сбор образцов проводили в прибрежной зоне, периодически затопляемой в период дождей, в 0,5–10 м от уреза воды. Значения рН образцов близки между собой и составляли 10,37–10,56. Собрано 10 образцов, представляющих собой верхний пятисантиметровый слой различных вариантов грунтов и корок, довольно увлажненных, с разной степенью развития цианобактериальных матов и яйцами рачков.

Озеро Зун-Торей – один из крупнейших водоемов Даурии. Площадь озера 285 км², максимальная глубина 6,5 м, средняя – 4,5 м [Содовые озера., 1991]. В 2017–2018 гг. значительная часть озера высохла, влага сохранялась только в микропонижениях рельефа. В месте сбора проб в 2017 г. (50°09'14,8" с. ш., 115°47'01,3" в. д.) на бывшем дне озера были многочисленные соровые солончаки с куртинами растений-галофитов (преимущественно *Suaeda corniculata*). Образцы (10 штук) в виде растрескавшихся корок и сухих частей цианобактериальных матов собраны далеко от уреза воды (более 300 м), часть образцов – на границе между солончаком и зарослями *S. corniculata*, значения рН колебались в пределах 9,80–10,67. В 2018 г. образцы взяты в другом месте побережья, также на месте бывшего дна озера, по пять образцов (верхний слой грунта) в двух небольших понижениях (50°05'44.2" с. ш., 115°41'59.0" в. д. и 50°05'49.0" с. ш., 115°41'18.6" в. д.), где сохранялась влажность, расстояние до зеркала воды более 200 м. Значения рН образцов 10,0–10,1.

Среды выделения и культивирования. Для селективного выделения щелочеустойчивых грибов и их дальнейшего культивирования

использовали щелочной агар (ЩА), приготовленный на основе мальт-экстракта и карбонатно-бикарбонатного буфера (ЩА; рН 10,2) [Биланенко, Георгиева, 2005; Grum-Grzhimaylo et al., 2013a]. В качестве стандартных сред с нейтральными значениями рН для культивирования микромицетов выбраны мальт-агар (МА; рН 6,5) и среда Чапека (ЧА; рН 6,0). Рост бактерий на ЩА ингибировали рифампицином (2 г/л), который является наиболее эффективным в щелочной среде антибиотиком из двадцати одного протестированного препарата [Grum-Grzhimaylo et al., 2016].

Для оценки типа адаптации к щелочным условиям определяли скорость роста грибов при двух значениях рН среды: 6,5 (рост на МА) и 10,2 (рост на ЩА).

Методы выделения. Применяли метод почвенных комочков, распределенных по поверхности чашки Петри со ЩА (примерно 1 г субстрата). Чашки с посевами, обернутые пленкой Parafilm, инкубировали при комнатной температуре. Выделение изолятов проводили через 14 и 21 сут культивирования. Для выделенных изолятов получены моноспоровые культуры. Культуры включены в коллекцию грибов экстремальных местообитаний кафедры микологии и альгологии МГУ им. М. В. Ломоносова.

Для количественной характеристики в образцах определяли встречаемость каждого вида грибов (как отношение числа образцов, в которых отмечен вид, к общему числу образцов, выраженное в процентах). Рассчитывали коэффициент Сьеренсена – Чекановского. Обработка данных проводилась в программе Statistica.

Идентификация изолятов по морфолого-культуральным признакам. Для идентификации микромицетов по морфолого-культуральным признакам использовали посев на разные среды (МА, ЧА, ЩА). Названия и актуальное систематическое положение таксонов грибов проверяли по базе MocoID [MocoBank...]. Для изучения микроморфологии использовали световой (Leica DM2500) и сканирующий электронный (JEOL, JSM-6380LA) микроскопы.

Идентификация изолятов молекулярными методами. Работу по выделению ДНК, проведению ПЦР и секвенированию проводили на базе НИИНА им. Г. Ф. Гаузе. ДНК из образцов чистых культур грибов выделяли с ис-

пользованием набора DNeasy Power Soil Kit (Qiagen, США) по методике, прилагаемой к набору. Для идентификации изолятов анализировали последовательность высоковариабельных участков рибосомной ДНК. Амплифицируемый фрагмент ДНК включал внутренние транскрибируемые спейсеры ITS1 и ITS2, разделенные геном 5.8S, и расположенный между генами 18S (SSU) и 28S (LSU). Области отжига праймеров соответствовали прямому ITS5 5'-GGAAGTAAAAGTCGTAACAAGG-3' и обратному ITS4 5'-TCCTCCGCTTATTGATATGC-3' праймерам [White et al., 1990]. Реакцию ПЦР проводили с использованием готовой реакционной смеси БиоМастер HS-Тaq ПЦР-Спец (2x) (Биолабмикс, Россия), предназначенной для ДНК-матриц со сложной пространственной структурой или с GC-богатыми участками, в термоциклере (BioRad, США). Условия амплификации: предденатурация – 95 °С, 5 мин; денатурация – 95 °С, 15 с; отжиг – 51 °С, 20 с; элонгация – 72 °С, 1 мин – 30 циклов; финальный синтез – 72 °С, 7 мин. Наличие целевых продуктов амплификации подтверждали электрофорезом в 1,0 % агарозном геле с бромистым этидием. Очистку ампликонов из реакционных смесей осуществляли на колонках коммерческими наборами Cleanup Standard (Евроген, Россия). Очищенные продукты ПЦР-реакции использовали в реакции терминирующего секвенирования с использованием флуоресцентно меченых дезоксирибонуклеозидтрифосфатов BigDye Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kit (Applied Biosystems™, США) в соответствии с протоколом производителя. Секвенирование методом Сэнгера проводили на геномном анализаторе Genetic Analyzer 3500 (Applied Biosystems™, США). Полученные электрофореграммы охватывали обе области ITS и находились в диапазоне от 450 до 600 п. н. Редактирование и сохранение полученных нуклеотидных последовательностей осуществляли в программе Sequencing Analysis 5.2 (Applied Biosystems, США), их выравнивание – в программе SeqMan 7.1 (DNASTAR Inc.). Информацию сохраняли в формате записи нуклеотидных последовательностей – FASTA, которую использовали для сравнения последовательностей с уже существующими в базах данных NCBI [National Center...] и Института грибного биоразнообразия Вестердейк [Westerdijk

Eungal...], а также для построения филогенетических деревьев.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Грибы, способные развиваться в условиях высоких рН и функционально значимые в условиях высокого засоления и щелочности, при исследовании образцов литоральной зоны озер Даурии были изолированы на щелочную питательную среду на буферной основе (рН 10,2). Видовое разнообразие культивируемых щелочеустойчивых микромицетов было невелико. В 30 исследованных образцах выявлены грибы, принадлежащие двум классам аскомицетов – Dothideomycetes и Sordariomycetes. Dothideomycetes были представлены единственным порядком Pleosporales (сем. Pleosporaceae, Neocamarosporiaceae), Sordariomycetes – порядками Нурocreales и Glomerellales (таблица). Наибольшее разнообразие видов отмечено в Plectosphaerellaceae (Glomerellales). Таксономическое положение нескольких стерильных изолятов определить не удалось.

Исследования щелочеустойчивой микобиоты в образцах субстратов береговой зоны озер Даурии, отобранных в разные годы и в разных частях побережий, показывают неоднородность данных по образцам. Видовое разнообразие и структура доминирования в сообществе выделяемых микромицетов зависят от локальных мест сбора и климатических факторов. По полученным в исследовании данным, доступность воды и характер субстрата (наличие растений галофитов, цианобактериальных матов, яиц мелких ракообразных и т. д.) обуславливают специфику комплекса алкалофильных и алкалотолерантных грибов.

Образцы грунтов и субстратов на оз. Хангей собирали прямо в литоральной зоне, близко от уреза воды, некоторые образцы представляли собой влажные слоистые корки из цианобактериальных матов, под которыми был темный ил, отмечены многочисленные яйца рачка *A. salina*. Выделено 49 изолятов грибов, принадлежащих семи видам. Доминировал в образцах (100%-я встречаемость) облигатно-алкалофильный *S. alkalinus*, высокая встречаемость (80 %) отмечена у *E. alkalina*, встречаемость остальных видов (*Alternaria* spp., *Neocamarosporium* spp., *G. nigrescens*) составила 10–30 %.

Видовой состав и встречаемость щелочустойчивых аскомицетов на побережье озер Хангей и Зун-Торей

Таксономическая принадлежность гриба	Встречаемость, %		
	оз. Хангей	оз. Зун-Торей	
		2017 г.	2018 г.
DOTHIDEOMYCETES			
Pleosporales			
Pleosporaceae			
<i>Alternaria alternata</i> (Fr.) Keissl.	10	10	
<i>Alternaria molesta</i> E. G. Simmons	10		
<i>Alternaria</i> sect. Soda	20	10	
Neocamarosporiaceae			
<i>Neocamarosporium betae</i> (Berl.) Ariyaw. & K. D. Hyde		10	
<i>Neocamarosporium</i> sp. 1	30	90	50
<i>Neocamarosporium</i> sp. 2		20	
Pleosporales sp.		20	
SORDARIOMYCETES			
Hypocreales			
<i>Emericellopsis alkalina</i> Bilanenko & Georgieva	80	60	
Glomerellales			
Plectosphaerellaceae			
<i>Chordomyces antarcticus</i> Bilanenko, Georgieva & Grum-Grzhim.		50	
<i>Gibellulopsis nigrescens</i> (Pethybr.) Zare, W. Gams & Summerb.	10	50	
<i>Sodiomyces alkalinus</i> Grum-Grzhim., Debets & Bilanenko	100	100	
INSERTAE SEDIS			
<i>Mycelia sterilia</i>		20	10

Таксономическая структура сообщества щелочустойчивых грибов на побережье оз. Зун-Торей значительно отличается в разные годы сбора и в разных точках побережья. Так, в образцах, отобранных на побережье озера в 2017 г., на месте бывшего дна озера, которое уже начало зарастать солончаковой растительностью, выделен 61 изолят, среди которых идентифицировали 9 видов и стерильный мицелий с неустановленным таксономическим статусом. Разнообразно представлены виды пор. Pleosporales, безусловным доминантом являлся *Neocamarosporium* sp. 1, его встречаемость составила 90 %.

Как и в образцах оз. Хангей, высокую встречаемость показали изоляты *E. alkalina* (60 %). Среди Plectosphaerellaceae не был обнаружен *S. alkalinus*, при этом с высокой встречаемостью отмечены другие виды этого семейства – *C. antarcticus*, *G. nigrescens*. Образцы на побережье оз. Зун-Торей в 2018 г. собраны также на месте высохшего озера, но во влажных микропонижениях, полностью лишенных растительности. Выделено 27 изолятов, представляющих два вида и стерильный мицелий. Абсолютным доминантом (встречаемость 100 %) был облигатно-алкалофильный гриб *S. alkalinus*, причем в половине образ-

цов – единственный из обнаруженных грибов. В остальных образцах, наряду с *S. alkalinus*, выявлены единичные изоляты *Neosamarosporium* sp. 1 и стерильный мицелий.

Щелочеустойчивая микобиота в разных образцах компактно разделяется на две большие клады (рис. 2). Одна из них включает все образцы из оз. Хангей и образцы 2018 г. из оз. Зун-Торей. В эту кладу попадают три образца (№ 20, 21, 23) из оз. Зун-Торей, собранные в 2017 г., которые представляли собой корки засохших цианобактериальных матов, покрытые высолами. Остальные образцы из оз. Зун-Торей в 2017 г. вошли в отдельную кладу, представляя почвы, находившиеся рядом с растениями-солянками. Наибольшее значение (0,62) коэффициента сходств сообществ (Сьеренсена – Чекановского) показано между щелочеустойчивой микобиотой озер Хангей и Зун-Торей в 2018 г., промежуточное значение коэффициента (0,40) – между озерами Хангей и Зун-Торей в 2017 г., наименьшее значение (0,24) – для сообществ оз. Зун-Торей в 2017 и 2018 гг.

Среди идентифицированных грибов есть виды с различными типами адаптации к фак-

тору рН: облигатно- и факультативно-алкалофильным, алкалотолерантным.

Приуроченность облигатно-алкалофильных грибов рода *Sodiomyces* к природным щелочным условиям показана в предыдущих работах [Bilanenko et al., 2005; Grum-Grzhimaylo et al., 2013a, 2016]. В щелочных биотопах Даурии отмечена высокая встречаемость изолятов *S. alkalinus*, достигающая в двух локациях 100 %. Оценка адаптивных возможностей гриба к разным значениям рН среды подтвердила алкалофильный тип его адаптации. Все изоляты хорошо росли на ЩА, формируя как конидиальное спороношение, так и зрелые плодовые тела с двухклетными аскоспорами (рис. 3, а–в). Рост на МА был сильно ограничен, формируемый мицелий у большинства изолятов – стерильным. Другие представители семейства Plectosphaerellaceae (*C. antarcticus* и *G. nigrescens*) на используемых культуральных средах образовывали только конидиальное спороношение. Они также имели высокие скорости роста на ЩА, однако скорость роста на МА была несколько выше, поэтому тип адаптации для этих видов мы определяем как факультативно-алкалофильный.

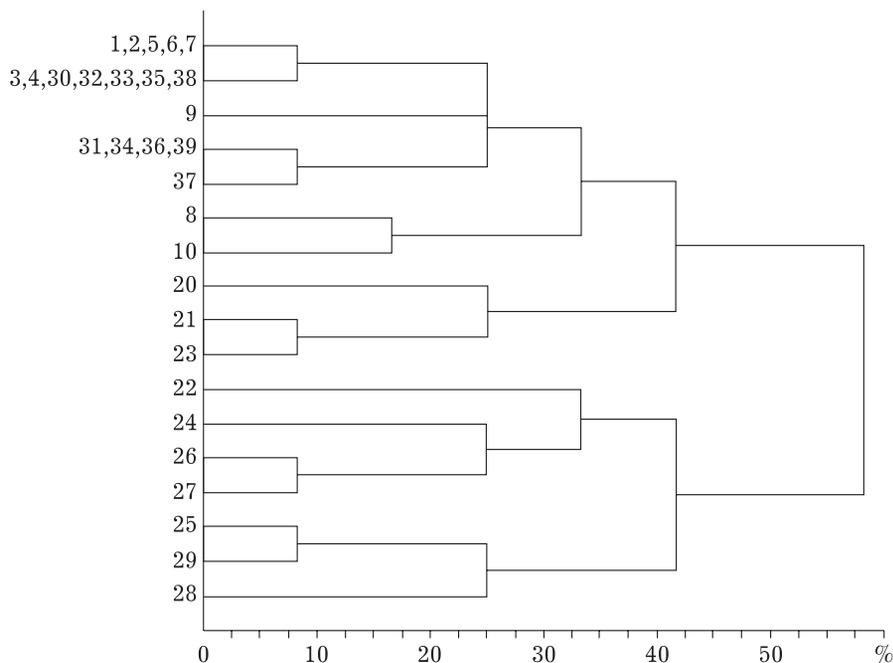


Рис. 2. Дендрограмма сходства для образцов засоленных почв Даурии, построенная по результатам кластерного анализа. В качестве меры расстояния использован процент несоответствий (ось абсцисс). Объединение кластеров проведено методом полной связи. По оси ординат – номера образцов: 1–10 (оз. Хангей); 20–29 (оз. Зун-Торей в 2017 г.); 30–39 (оз. Зун-Торей в 2018 г.). Приведенные вместе номера образцов означают, что их видовые составы идентичны (процент несоответствий – ноль)

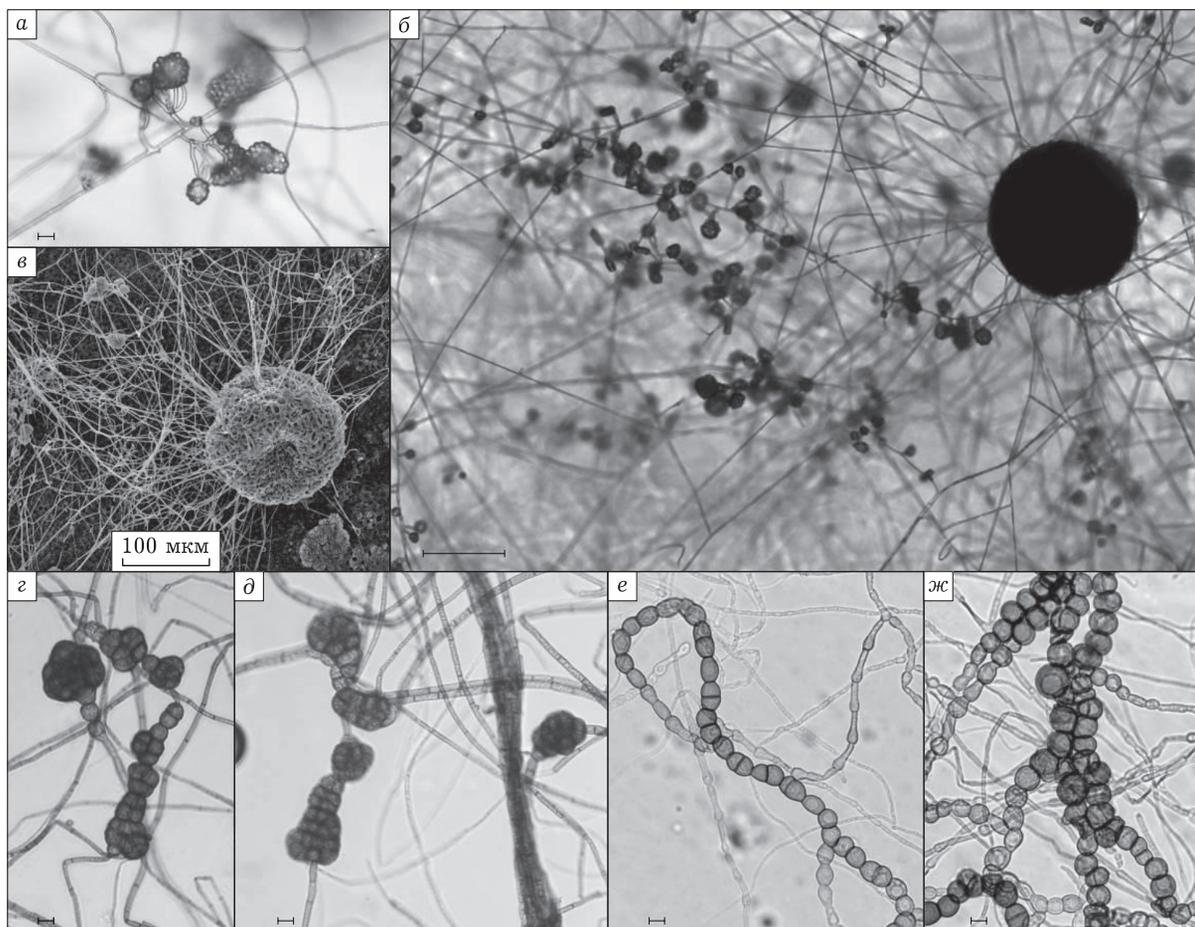


Рис. 3. Микроморфология изолятов грибов: а–в – конидиальное спороношение и замкнутые плодовые тела, формируемые *S. alkalinus* на поверхности комочков почвы и на питательных средах; з, д – конгломераты хламидоспор, образуемые грибами *Alternaria* sect. *Soda*; е, ж – цепочки хламидоспор, характерные для *Neocamarosporium* sp. 2. Микрофотографии а, б, з–ж выполнены с использованием светового микроскопа, в – электронного сканирующего микроскопа. Масштабный отрезок на микрофотографиях а, з–ж соответствует 10 мкм; на б – 100 мкм

Все изоляты *E. alkalina* показывали высокую скорость роста на ЩА, незначительно превышающую скорость роста на МА. Это согласуется с ранними исследованиями грибов этого вида, часто выделяемых из засоленных почв различных регионов мира, для которых подтвержден факультативно-алкалофильный тип адаптации к рН [Grum-Grzhimaylo et al., 2013b, 2016].

Среди грибов рода *Alternaria* (Pleosporaceae) обнаружены как космополиты (*A. alternata*), так и эндемичные виды *Alternaria* sect. *Soda*, отмечаемые ранее только в содовых солончаках Кулундинской степи. Оценка адаптации к фактору рН у изолятов рода *Alternaria* из озер Даурии показала, что все они способны к хорошему росту при рН 6,5 (на МА), од-

нако при рН 10,2 (на ЩА) высокая скорость роста отмечена только для изолятов *Alternaria* sect. *Soda* и *A. molesta*, которые характеризовались обильным образованием воздушного темного мицелия. Напротив, изоляты *A. alternata* значительно снижали скорость роста на щелочной среде и образовывали лишь небольшие бархатистые колонии. Подобная адаптация к рН среды выявлена ранее для этих же видов грибов в почвах Кулундинской степи, где на широком диапазоне сред с разными рН подтверждено, что *A. alternata* можно отнести к слабым алкалотолерантам с оптимумом рН 5 и значительным снижением скорости роста при увеличении рН среды до 10 [Grum-Grzhimaylo et al., 2016]. Для грибов *Alternaria* sect. *Soda*, как и для *A. molesta*, показан факультативно-

алкалофильный тип адаптации к рН с оптимумом в нейтральной области значений, но незначительным снижением скоростей роста при повышении рН среды [Grum-Grzhimaylo et al., 2016]. Важной морфологической особенностью изолятов *Alternaria* sect. *Soda* является способность к формированию многочисленных темноокрашенных хламидоспор, как одиночных, так и собранных в крупные конгломераты (рис. 3, г, д). Таким образом, виды р. *Alternaria* имеют очень широкое распространение и стабильно обнаруживаются в природных биотопах с высокими значениями рН. Изоляты *Pleosporales* sp. характеризовались способностью к росту в щелочных условиях, образуя небольшие розовые колонии стерильного мицелия, по типу адаптации они отнесены к сильным алкалотолерантам.

Неожиданным стало обнаружение нескольких видов грибов рода *Neocamarosporium* в засоленных биотопах Даурии. Только один изолят идентифицирован как *Neocamarosporium betae* (сходство по ITS 100 %). Для других изолятов этого рода идентификация по локусу ITS и предварительные филогенетические построения не позволили установить точное таксономическое положение. Изоляты *Neocamarosporium* sp. 1 были близки к группе грибов, обнаруженной на поверхности растений-галлофитов *Salicornia europaea* L. методами метабаркодинга [Furtado et al., 2019], определенных только до уровня рода или семейства (сходство по ITS – 99,45–99,48 %). Изоляты *Neocamarosporium* sp. 2 показали высокое сходство с изолятами М305, М306, М311 (сходство по ITS 99,80 %), выделенными ранее из засоленных почв Кулундинской степи [Grum-Grzhimaylo et al., 2016], образующих отдельную кладу внутри рода *Neocamarosporium* [Dayarathne et al., 2020]. Для изолятов *Neocamarosporium* sp. 2 характерно наличие многочисленных хламидоспор, как одиночных, так и собранных в длинные цепочки (рис. 3, е, ж). Поскольку за время исследования не удалось получить спороношение ни у изолятов из Кулундинской степи, ни у изолятов из Даурии, мы оставляем их *Neocamarosporium* sp. 2.

ОБСУЖДЕНИЕ

Появляющиеся экспериментальные свидетельства наличия и функционирования щелочеустойчивой микобиоты в природных за-

соленных щелочных условиях расширяют представления о разнообразии биоты подобных мест и позволяют оценить адаптивные особенности и функциональную роль микромицетов в биотопе. Также у алкалофильных грибов обнаружена способность к синтезу природных биологически активных соединений, ферментов и антибиотиков, что указывает на их высокий биотехнологический потенциал. Выделены и изучены новые пептаболы – эмерициллипсины из *E. alkalina* [Rogozhin et al., 2018], новый гидрофобин из *S. alkalinus* [Kuvarina et al., 2022].

Фокус проведенного исследования был сосредоточен на культивируемых грибах, которые не случайно попали в щелочные условия, а присутствуют там постоянно, способны к росту в условиях многофакторного стресса, следовательно, адаптированы к ним в той или иной степени и осуществляют в этих условиях процессы деструкции органики.

Полученные данные о разнообразии и приуроченности щелочеустойчивых грибов Даурии согласуются с предыдущими исследованиями. Невысокое видовое разнообразие культивируемых щелочеустойчивых грибов с доминированием исключительно аскомицетов из Sordariomycetes (Glomerellales, Hypocreales) и Dothideomycetes (Pleosporales) отмечено во многих засоленных и щелочных местообитаниях (озера Кулундинской степи, озера Забайкалья, оз. Магади, солончаки Монголии, оз. Баскунчак и др.), что свидетельствует о достоверности данных, подтверждаемых анализами образцов из разных регионов [Биланенко, Георгиева, 2005; Георгиева и др., 2012а, б; Grum-Grzhimaylo et al., 2016; Бондаренко и др., 2018а, 2019]. При этом видовой состав грибов может варьировать в зависимости от конкретных условий в момент взятия образцов и мест их отбора. Грибы с облигатно-алкалофильным типом адаптации приурочены к местам с постоянно высокими значениями рН среды. Алкалотолерантные и факультативно-алкалофильные грибы могут встречаться и при локальном формировании щелочных условий, например, в дерново-подзолистых и садовых почвах [Бондаренко и др., 2016], при разрушении памятников архитектуры [Ponizovskaya et al., 2019].

Облигатно-алкалофильные виды рода *Sodiotyces* имеют ограниченное распространение и встречаются в местах со стабильно высокими значениями pH среды [Bilanenko et al., 2005; Grum-Grzhimaylo et al., 2013a; Бондаренко и др., 2019]. Виды рода активно исследуются [Бондаренко и др., 2018; Kozlova et al., 2018]. Геном *S. alkalinus* полностью секвенирован [Grum-Grzhimaylo et al., 2018]. Проведенная на этой основе реконструкция эволюции ферментов *S. alkalinus*, осуществляющих катаболические процессы, показала, что растительные остатки, представляющие основной субстрат для большинства видов грибов, не являются для него предпочтительными, поскольку он обладает низкоактивными целлюлазами и гемицеллюлазами. По-видимому, гриб предпочитает белковые субстраты, например, остатки цианобактериальных матов и ракообразных, в том числе яйца рачка *A. salina*, что согласуется с местами его обнаружений, которые близки к воде и полностью лишены растительности [Grum-Grzhimaylo et al., 2018]. Обнаружение со 100%-й встречаемостью во всех образцах *S. alkalinus* на побережье оз. Хангей также может быть связано с местами скопления яиц *A. salina*. Для оз. Зун-Торей характерно образование в береговой зоне песчаных матов, которые представляют собой рыхлый песок, проросший цианобактериями. Поверхность песчаного мата покрыта тонкой бактериальной пленкой. Формирование подобных матов в содовых озерах встречается крайне редко [Захарюк и др., 2010а, б]. Алкалофильный гриб *S. alkalinus* изолирован из подобных субстратов побережья оз. Зун-Торей. Гриб предпочитает обводненные местообитания, о чем говорят особенности его жизненного цикла – замкнутые плодовые тела вскрываются при набухании в воде наполняющего их матрикса, в который погружены аскоспоры [Kozlova et al., 2018]. Распространение аскоспор возможно только во влажной среде. Это позволяет трактовать телеоморфу *S. alkalinus* как совершенное адекватное приспособление к обитанию на побережье засоленных озер, имеющее конвергентное сходство с клейстотелиальными морскими грибами и с обитателями затопливаемых субстратов. В геноме *S. alkalinus* обнаружены ферменты, разрушающие клеточные стенки бактерий, некоторые из них он

приобрел через горизонтальный перенос генов из бактерий [Grum-Grzhimaylo et al., 2018], что говорит о возможной ассоциации *S. alkalinus* с бактериями. Возможно, виды рода существуют в составе биопленок, в том числе и в составе цианобактериальных пленок.

В случае другого доминанта в сообществе, *E. alkalina*, сложно выделить определенный характерный субстрат, к которому он приурочен. Как показал филогенетический анализ, этот вид близок к морской группе видов рода, которые довольно часто обнаруживаются в засоленных и морских биотопах на самых различных субстратах – в глубоководных илах, на поверхности водорослей-макрофитов, на беспозвоночных животных [Grum-Grzhimaylo et al., 2013b; Gonçalves et al., 2020; Hagestad et al., 2021]. Факультативно-алкалофильный *E. alkalina* отмечен с высокой частотой встречаемости на побережьях как щелочных, так и засоленных нейтральными солями озер Кулундинской степи, без какой-то приуроченности к определенному типу засоления, в том числе выделялся из частей цианобактериальных матов [Биланенко, Георгиева, 2005; Grum-Grzhimaylo et al., 2013b]. Вероятно, *E. alkalina*, как и другие виды этого рода, обладает широким ферментативным аппаратом, что позволяет ему использовать самые различные субстраты на побережьях засоленных озер, от цианобактериальных матов до остатков *A. salina* и поверхности растений-солянок. В литературе также имеются указания на возможную деструкцию грибами *Emericellopsis* поверхностных слоев цианобактериальных матов на морском побережье [Carreira et al., 2015].

Для литоральной зоны засоленных озер характерно наличие биопленок и микробных матов различного состава. В целом, микробные маты чрезвычайно широко распространены на земном шаре, особенно в экстремальных местообитаниях, и трактуются как первые, наиболее древние экосистемы на Земле [Flemming, Wuertz, 2019]. Немногочисленные исследования включают грибы как обязательный компонент мата наряду с вирусами и бактериями [Cantrell et al., 2013; Carreira et al., 2020]. Помимо деструкции органического вещества в матах, грибы за счет роста мицелия обеспечивают связь и перенос субстрата между разными его слоями [Carreira et

al., 2020]. Подобные маты, как высохшие, так и влажные, имеющие характерную слоистую структуру, обнаружены на побережье исследованных озер Даурии. Выделения щелочустойчивых микромицетов из них подтверждает наличие и функционирование грибов в этих условиях.

Темноокрашенные представители Pleosporales (*Alternaria* spp., *Neocamarosporium* spp.) и Plectosphaerellaceae (*G. nigrescens*) обитают в почве и способны колонизировать как подземные, так и наземные части широкого круга растений, включая лечебные растения с высоким содержанием фенольных соединений [Gonçalves et al., 2019; Alisaac, Götz, 2022]. Считается, что клеточные стенки этих грибов, содержащие меланин, обладают защитными свойствами и обеспечивают устойчивость грибов к экстремальным температурам, высыханию и высоким концентрациям солей в среде. Вероятно, развиваясь в растениях, грибы могут повышать их устойчивость к стрессу [Furtado et al., 2019]. Наличие многочисленных темноокрашенных толстостенных хламидоспор позволяет грибам этой группы долгое время сохраняться в почве и на остатках растений, перенося неблагоприятные условия в течение длительного времени. Виды рода *Neocamarosporium* известны как галотолеранты, встречающиеся обычно в засоленных местообитаниях, таких как эстуарии, гиперсоленые почвы и особенно в ассоциации с растениями-галофитами. Так, *N. salicornicola* Dayar., E. B. G. Jones & K. D. Hyde выявлен на стеблях *Salicornia* sp. в Таиланде, *N. salsolae* Wanas., Gafforov & K. D. Hyde – на стеблях *Salsola* sp. в Узбекистане, *N. obiones* (Jaap) Wanas. & K. D. Hyde – на стеблях *Halimione portulacoides* (L.) Aell. в Нидерландах, *N. calvescens* (Fr. ex Desm.) Ariyaw. & K. D. Hyde – на *Atriplex prostrata* Boucher ex DC. в Германии, *N. chichastianum* Papizadeh, Crous, Shahz. Faz. & Amoозegar обнаружен в засоленной почве оз. Урима в Иране, *N. jorjanensis* Papizadeh, Wijayaw., Amoозegar, Fazeli & K. D. Hyde, *N. persepolisi* Papizadeh, Wijayaw., Amoозegar, Fazeli & K. D. Hyde и *N. solicola* Papizadeh, Wijayaw., Amoозegar, Fazeli & K. D. Hyde изолированы из засоленных почв в Иране [Gonçalves et al., 2019]. Многие виды р. *Neocamarosporium* в морских и засоленных местообитаниях отмечаются как эндофиты.

Большинство выделенных изолятов темноцветных грибов из Даурии приурочено к местам произрастания растений-галофитов. Они могут быть сапротрофами или эндофитами.

Разнообразие субстратов на побережье щелочных озер дает возможности для развития различных экологических групп грибов. Главным условием развития является способность мицелия функционировать в условиях постоянно высоких значений pH и концентраций солей, значительных колебаний температуры и доступности воды. Все изолированные грибы имеют морфологические адаптации для перенесения неблагоприятных условий. Для представителей Нурocreales и Glomerellales – это спороношения с обилием слизи, что наблюдается как при конидиальном спороношении, так и при образовании плодовых тел, многочисленных мицелиальных тяжей. Для темноокрашенных грибов, в первую очередь из Pleosporales, характерны толстые меланизированные клеточные стенки, а также образование многочисленных хламидоспор, которые во многих случаях собраны в цепочки или отдельные конгломераты.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования таксономической структуры щелочустойчивых грибов в различных субстратах береговой зоны озер Даурии (Хангей и Зун-Торей), подтвердили специфику невысокого видового разнообразия с доминированием таксонов, которые представлены исключительно аскомицетами из Sordariomycetes (Glomerellales, Нурocreales) и Dothideomycetes (Pleosporales). Данные по составу грибов на побережье одного озера могут сильно отличаться в зависимости от локальных мест отбора. Многочисленные субстраты, распространенные на побережье озер, также способствуют обнаружению грибов из разных экологических групп. Облигатно-алкалофильный *S. alkalinus*, вероятно, приурочен к влажным местам с цианобактериальными пленками, матами и рачками *A. salina*. Факультативно-алкалофильный гриб *E. alkalina* менее связан с конкретными субстратами и уровнем увлажнения, он встречается как в образцах цианобактериальных матов, так и в образцах с рачками *A. salina*, с растительными остатками. Часть обнаруженных

видов из родов *Alternaria* и *Neocamarosporium*, вероятно, имеют связь с растениями-галлофитами, которыми покрыты побережья засоленных озер. Они могут быть сапротрофами или эндофитами. Эти грибы имеют темноокрашенные хламидоспоры или микросклероции, помогающие долгое время переносить неблагоприятные факторы среды, такие как периодические засухи, высокие концентрации солей, щелочные значения pH. Таким образом, несмотря на низкое видовое разнообразие щелочустойчивых грибов, они играют важную роль в биотопах. Происходящие процессы высыхания Торейских озер и расширение территории засоленных почв, занимаемых солеустойчивыми растениями, приводят к переменам в сообществе галоалкалотолерантных грибов, смене доминирующих видов. Если работы по геохимии, гидрологии и микробиологии регулярно проводятся в заповеднике “Даурский”, то данное исследование щелочустойчивых грибов проведено здесь впервые.

Работа М. Л. Георгиевой (морфолого-культурные исследования грибов) выполнена при поддержке РФН в рамках научного проекта № 22-25-00353; работа Е. Н. Биланенко и Е. Н. Бондаренко (работа с коллекцией грибов) выполнена в рамках научного проекта государственного задания МГУ № 121032300079-4; работа Н. Н. Маркеловой (молекулярно-генетические исследования грибов) выполнена в рамках научного проекта государственного задания ФГБНУ “НИИНА”. Исследования с использованием электронного микроскопа проведены в центре коллективного пользования “Электронная микроскопия в науках о жизни” МГУ им. М. В. Ломоносова (УНУ “Трехмерная электронная микроскопия и спектроскопия”).

Авторы благодарны организаторам поездки в государственный биосферный заповедник “Даурский” Е. Б. Матюгиной (ИИПРЭК СО РАН) и Е. С. Задереву (Институт биофизики СО РАН), проходившей в рамках 13-й Международной конференции по изучению соленых озер (13th International Conference on Salt Lake Research (ICSLR 2017), за возможность посетить уникальные природные биотопы и собрать образцы для исследования. Авторы благодарны сотрудникам Даурского заповедника за помощь в организации сбора образцов и проведении исследований; А. А. Котову (ИПЭЭ РАН) за предоставленные для исследования образцы, собранные на побережье озера Зун-Торей в 2018 г.; сотрудникам кафедры микологии и альгологии биологического факультета МГУ Е. Ю. Благовещенской и А. А. Георгиеву за активное участие в обсуждении результатов.

ЛИТЕРАТУРА

Афонина Е. Ю., Ташлыкova Н. А. Планктон минеральных озер Юго-Восточного Забайкалья: трансформация и факторы среды // Сиб. экол. журн. 2019.

Т. 26, № 2. С. 192–209. doi: 10.15372/SEJ20190204 [Afonina E. Yu., Tashlykova N. A. Plankton of saline lakes in Southeastern Transbaikalia: transformation and environmental factors // Contemporary Problems of Ecology. 2019. Vol. 12, N 2. P. 155–170. doi: 10.1134/S1995425519020021].

Баженова О. И. Современная динамика озерно-флювиальных систем Онон-Торейской высокой равнины (Южное Забайкалье) // Вестн. Том. гос. ун-та. 2013. № 371. С. 171–177.

Биланенко Е. Н., Георгиева М. Л. Микромитеты солончаков Южной Сибири (Кулундинская степь) // Микология и фитопатология. 2005. Т. 39, № 4. С. 6–13.

Бондаренко С. А., Георгиева М. Л., Биланенко Е. Н. Алкалотолерантные микромитеты в кислых и нейтральных почвах умеренных широт // Микробиология. 2016. Т. 85, № 6. С. 722–731. [Bondarenko S. A., Georgieva M. L., Bilanenko E. N. Alkalitolerant Micromycetes in Acidic and Neutral Soils of the Temperate Zone // Microbiology. 2016. Vol. 85, N 6. P. 754–761.]

Бондаренко С. А., Георгиева М. Л., Биланенко Е. Н. Грибы побережья содового озера Магади // Сиб. экол. журн. 2018а. Т. 25, № 5. С. 503–513. doi: 10.15372/SEJ20180501 [Bondarenko S. A., Georgieva M. L., Bilanenko E. N. Fungi inhabiting the coastal zone of Lake Magadi // Contemporary Problems of Ecology. 2018a. Vol. 11, N 5. P. 439–448. doi: 10.1134/S1995425518050049]

Бондаренко С. А., Георгиева М. Л., Кокаева Л. Ю., Биланенко Е. Н. Первое обнаружение щелочустойчивых грибов на побережье хлоридного озера Баскунчак // Вестн. МГУ. Сер. 16, Биология. 2019. Т. 74, № 2. С. 73–79. [Bondarenko S. A., Georgieva M. L., Kokaeva L. Yu., Bilanenko E. N. First discovery of alkali-resistant fungi on the coast of chloride lake Baskunchak // Moscow University Biological Sciences Bulletin. 2019. Vol. 74, N 2. P. 57–62. doi: 10.3103/S0096392519020020]

Бондаренко С. А., Януцевич Е. А., Сеницына Н. А., Георгиева М. Л., Биланенко Е. Н., Терешина В. М. Динамика растворимых углеводов цитозоля и мембранных липидов в ответ на изменения внешнего pH у алкалофильных и алкалотолерантных грибов // Микробиология. 2018б. Т. 87, № 1. С. 12–22. [Bondarenko S. A., Yanutsevich E. A., Sinitsyna N. A., Georgieva M. L., Bilanenko E. N., Tereshina V. M. Dynamics of the cytosol soluble carbohydrates and membrane lipids in response to ambient pH in alkaliphilic and alkalitolerant fungi // Microbiology. 2018b. Vol. 87, N 1. P. 21–32. doi: 10.1134/S0026261718010034]

Георгиева М. Л., Грум-Гржимайло А. А., Ямнова И. А., Биланенко Е. Н. Мицелиальные грибы в почвах сульфатно-содового засоления пустыни Гоби (Монголия) // Микология и фитопатология. 2012а. Т. 46, № 1. С. 27–32.

Георгиева М. Л., Лебедева М. П., Биланенко Е. Н. Мицелиальные грибы в почвах Западного Забайкалья // Почвоведение. 2012б. № 12. С. 1–10. [Georgieva M. L., Lebedeva M. P., Bilanenko E. N. Mycelial fungi in saline soils of the Western Transbaikalian region // Eur. Soil Sci. 2012b. Vol. 45, N 12. P. 1159–1168.]

Государственный природный биосферный заповедник “Даурский” [электронный ресурс]. URL: <http://www.daurzapoved.com/> (дата обращения: 16.01.2023).

Заварзин Г. А. Алкалофильные микробные сообщества // Тр. Ин-та микробиологии им. С. Н. Виноград-

- ского. Вып. XIV. "Алкалофильные микробные сообщества". М.: Наука, 2007. С. 58–87.
- Замана Л. В., Борзенко С. В. Гидрохимический режим соленых озер Юго-Восточного Забайкалья // География и природ. ресурсы. 2010. № 4. С. 100–107. [Zamana L. V., Borzenko S. V. Hydrochemical regime of saline lakes in the southeastern Transbaikalia // Geography and Natural Resources. 2010. Vol. 31, N 4. P. 370–376. doi: 10.1016/j.gnr.2010.11.011]
- Захарюк А. Г., Козырева Л. П., Егорова Д. В., Намсараев Б. Б. Физико-химическая и микробиологическая характеристика песчаных матов содового озера Зун-Торей (Забайкалье) // Вестн. Моск. гос. обл. ун-та. Сер. Естественные науки. 2010а. № 1. С. 104–107.
- Захарюк А. Г., Козырева Л. П., Намсараев Б. Б. Численность и активность бактерий-деструкторов органического вещества содово-соленого озера Хилганта (Южное Забайкалье) в градиенте pH – соленость // Сиб. экол. журн. 2010b. Т. 17, № 4. С. 641–648. [Zakharyuk A. G., Kozyreva L. P., Namsaraev B. B. Abundance and activity of the bacteria-destructors of organic matter in saline-and-soda lake Khilganta (South Transbaikalia) in the ph-salinity gradient // Contemporary Problems of Ecology. 2010. Vol. 3, N 4. P. 463–468.]
- Козырева Л. П., Егорова Д. В., Ананьина Л. Н., Плотнова Е. Г., Намсараев Б. Б. Микробное разнообразие целлюлозоразлагающего сообщества песчаного мата озера Зун-Торей (Южное Забайкалье) // Биология внутр. вод. 2014. № 2. С. 40–46. [Kozyreva L. P., Egorova D. V., Anan'ina L. N., Plotnikova E. A., Namsaraev B. B. Microbial diversity of cellulolytic community of the sandy mat from lake Zun-Torey (Southern Transbaikalia) // Inland Water Biol. 2014. Vol. 7, N 2. P. 134–140.]
- Компанцева Е. И., Брянцева И. А., Комова А. В., Намсараев Б. Б. Структура фототрофных сообществ в содовых озерах Юго-Восточного Забайкалья // Микробиология. 2007. Т. 76, № 2. С. 243–252. [Kompan'tseva E. I., Bryantseva I. A., Komova A. V., Namsaraev B. B. The structure of phototrophic communities of soda lakes of the Southeastern Transbaikal region // Microbiology. 2007. Vol. 76, N 2. P. 211–219.]
- Намсараев Б. Б., Бархутова Д. Д. Содовые озера Южного Забайкалья – уникальные экосистемы // Вестн. Бурят. гос. ун-та. Биология, география. 2018. № 1. С. 82–86. [Namsarev B. B., Barkhutova D. D. The soda lakes of Transbaikalia are a unique ecosystem // Bull. Buryat St. Univ. Biol. 2018. N 1. P. 82–86.]
- Содовые озера Забайкалья: экология и продуктивность / под ред. Л. И. Локоть; Т. А. Стрижова, Е. П. Горлачева и др. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1991. 216 с.
- Ткачук Т. Е., Жукова О. В. Динамика растительности Даурского заповедника // Уч. зап. Забайкал. гос. ун-та. Сер. Биол. науки. 2013. Т. 48, № 1. С. 46–57.
- Цыбекмитова Г. Ц. Гидрохимия некоторых озер Онон-Торейской высокой равнины // Междунар. журн. прикл. и фундамент. исследований. 2018. № 11-1. С. 144–148.
- Цыренова Д. Д., Брянская А. В., Козырева Л. П., Намсараев З. Б., Намсараев Б. Б. Структура и особенности формирования галоалкалофильного сообщества озера Хилганта // Микробиология. 2011. Т. 80, № 2. С. 251–257.
- Цыренова Д. Д., Намсараев Б. Б., Брянская А. В. Анализ таксономического спектра цианобактерий солоноватых и соленых озер Южного Забайкалья // Вестн. Бурят. гос. ун-та. Биология, география. 2009. № 4. С. 105–108.
- Afonina E. Y., Tashlykova N. A. Fluctuations in plankton community structure of endorheic soda lakes of southeastern Transbaikalia (Russia) // Hydrobiologia. 2020. Vol. 847. P. 1383–139. <https://doi.org/10.1007/s10750-020-04207-z>
- Alisaac E., Götz M. First report of *Gibellulopsis nigrescens* on peppermint in Germany // J. Plant. Dis. Prot. 2022. Vol. 129. P. 207–209. <https://doi.org/10.1007/s41348-021-00540-0>
- Azpiazu-Muniozguren M., Perez A., Rementeria A., Martinez-Malaxetxebarria I., Alonso R., Laorden L., Gamboa J., Bikandi J., Garaizar J., Martinez-Ballesteros I. Fungal Diversity and Composition of the Continental Solar Saltern in Añana Salt Valley (Spain) // J. Fungi. 2021. Vol. 7. 1074. <https://doi.org/10.3390/jof7121074>
- Bilanenko E., Sorokin D., Ivanova M., Kozlova M. *Heleococcum alkalinum*, a new alkalitolerant ascomycete from saline soda soils // Mycotaxon. 2005. Vol. 91. P. 497–507.
- Boros E., Kolpakova M. A review of the defining chemical properties of soda lakes and pans: an assessment on a large geographic scale of Eurasian inland saline surface waters // PLoS One. 2018. Vol. 13, N 8. e0202205.
- Cantrell S. A., Tkavc R., Gunde-Cimerman N., Zalar P., Acevedo M., Báez-Félix C. Fungal communities of young and mature hypersaline microbial mats // Mycologia. 2013. Vol. 105, N 4. P. 827–836. doi: 10.3852/12-288
- Carreira C., Lønborg C., Kühl M., Lillebø A. I., Sandaa R. A., Villanueva L., Cruz S. Fungi and viruses as important players in microbial mats // FEMS Microbiol. Ecol. 2020. Vol. 96, N 11. fiae187. <https://doi.org/10.1093/femsec/fiae187>
- Carreira C., Staal M., Falkoski D., Vries R. P., Middelboe M., Brussaard C. P. Disruption of photoautotrophic intertidal mats by filamentous fungi // Environ. Microbiol. 2015. Vol. 17, N 8. P. 2910–2921.
- Dayarathne M. C., Jones E. B. G., Maharachchikumbura S. S. N., Devadatha B., Sarma V. V., Khongphinitbunjong K., Chomnunti P., Hyde K. D. Morpho-molecular characterization of microfungi associated with marine based habitats // Mycosphere. 2020. Vol. 11, N 1. P. 1–188. doi: 10.5943/mycosphere/11/1/1
- Espinosa-Asuar L., Monroy-Guzmán C., Madrigal-Trejo D., Navarro-Miranda M., Sánchez-Pérez J., Buenrostro Muñoz J., Villar J., Cifuentes Camargo J. F., Kalam-bokidis M., Esquivel-Hernandez D. A., Viladomat Jasso M., Escalante A. E., Velez P., Figueroa M., Martinez-Cardenas A., Ramirez-Barahona S., Gasca-Pineda J., Eguiarte L. E., Souza V. Diversity of an uncommon elastic hypersaline microbial mat along a small-scale transect // Peer J. 2022. Vol. 10. e13579. <https://doi.org/10.7717/peerj.13579>
- Flemming H. C., Wuertz S. Bacteria and archaea on Earth and their abundance in biofilms // Nat. Rev. Microbiol. 2019. Vol. 17. P. 247–260.
- Furtado B. U., Szymańska S., Hryniewicz K. A window into fungal endophytism in *Salicornia europaea*: deciphering fungal characteristics as plant growth promoting agents // Plant Soil. 2019. Vol. 445. P. 577–594. <https://doi.org/10.1007/s11104-019-04315-3>
- Gonçalves M. F. M., Aleixo A., Vicente T. F. L., Esteves A. C., Alves A. Three new species of *Neocamarosporium* isolated from saline environments: *N. aestuarinum* sp. nov., *N. endophyticum* sp. nov. and *N. halimiones* sp.

- nov. // *Mycosphere*. 2019. Vol. 10, N 1. P. 608–621. doi: 10.5943/mycosphere/10/1/11
- Gonçalves M. F. M., Vicente T. F., Esteves A. C., Alves A. Novel halotolerant species of *Emericellopsis* and *Parasarcocladium* associated with macroalgae in an estuarine environment // *Mycologia*. 2020. Vol. 112. P. 154–171. doi: 10.1080/00275514.2019.1677448
- Grant W. D., Jones B. E. Bacteria, archaea and viruses of soda lakes // *Soda Lakes of East Africa* / Ed. M. Schagerl. Springer, 2016. P. 97–147.
- Grant W. D., Sorokin D. Y. Distribution and diversity of soda lake alkaliphiles. *Extremophiles. Handbook*; Springer, Japan, 2011. P. 27–54.
- Grum-Grzhimaylo A. A., Debets A. J. M., van Diepeningen A. D., Georgieva M. L., Bilanenko E. N. *Sodiomyces alkalinus*, a new holomorphic alkaliphilic Ascomycete within the Plectosphaerellaceae // *Persoonia*. 2013a. Vol. 31. P. 147–158.
- Grum-Grzhimaylo A. A., Falkoski D. L., van den Heuvel J., Valero-Jiménez C. A., Min B., Choi I. G., Lipzen A., Daum C. G., Aanen D. K., Tsang A., Henrissat B., Bilanenko E. N., de Vries R. P., van Kan J. A. L., Grigoriev I. V., Debets A. J. M. The obligate alkaliphilic soda-lake fungus *Sodiomyces alkalinus* has shifted to a protein diet // *Mol. Ecol.* 2018. Vol. 27, N 23. P. 4808–4819.
- 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 Diversity*. 2016. Vol. 76, N 1. P. 27–74.
- Grum-Grzhimaylo A. A., Georgieva M. L., Debets A. J. M., Bilanenko E. N. Are alkalotolerant fungi of the *Emericellopsis* lineage (*Bionectriaceae*) of marine origin? // *IMA Fungus*. 2013b. Vol. 4, N 2. P. 213–228.
- Hagestad O. L., Hou L., Andersen J. H., Hansen E. H., Altermark B., Li C., Kuhner E., Cox R. J., Crous P. W., Spatafora J. W., Lail K., Amirebrahimi M., Lipzen A., Pangilinan J., Andreopoulos W., Hayes R. D., Ng V., Grigoriev I. V., Jackson S. A., Sutton T. D. S., Dobson A. D. W., Rämä T. Genomic characterization of three marine fungi, including *Emericellopsis atlantica* sp. nov. with signatures of a generalist lifestyle and marine biomass degradation // *IMA Fungus*. 2021. Vol. 12. P. 1–23. doi: 10.1186/s43008-021-00072-0
- Horikoshi K. *Alkaliphiles – genetic properties and applications of enzymes*. Tokyo; Berlin: Springer, 2006. 270 p.
- Jeilu O., Gessesse A., Simachew A., Johansson E., Alexandersson E. Prokaryotic and eukaryotic microbial diversity from three soda lakes in the East African Rift Valley determined by amplicon sequencing // *Front. Microbiol.* 2022. Vol. 13. 999876. doi: 10.3389/fmicb.2022.999876
- Kozlova M. V., Bilanenko E. N., Grum-Grzhimaylo A. A., Kamzolnikina O. V. An unusual sexual stage in the alkaliphilic ascomycete *Sodiomyces alkalinus* // *Fungal Biol.* 2018. Vol. 123, N 2. P. 140–150.
- Kuvarina A. E., Rogozhin E. A., Sykonnikov M. A., Timofeeva A. V., Serebryakova M. V., Fedorova N. V., Kokaeva L. Y., Efimenko T. A., Georgieva M. L. and Sadykova V. S. Isolation and characterization of a novel hydrophobin, Sa-HFb1, with antifungal activity from an alkaliphilic fungus, *Sodiomyces alkalinus* // *J. Fungi*. 2022. Vol. 8, N 7. 659. https://doi.org/10.3390/jof8070659
- Luo W., Kotut K., Krienitz L. Hidden diversity of eukaryotic plankton in the soda lake Nakuru, Kenya, during a phase of low salinity revealed by a *SSU rRNA* gene clone library // *Hydrobiologia*. 2013. Vol. 702. P. 95–103.
- Maza-Márquez P., Lee M. D., Bebout B. M. The Abundance and Diversity of Fungi in a Hypersaline Microbial Mat from Guerrero Negro, Baja California, México // *J. Fungi*. 2021. N 7. 210. https://doi.org/10.3390/jof7030210
- Mycobank. Fungal Databases, Nomenclature and Species Banks. [электронный ресурс]. URL: https://www.mycobank.org/ (дата обращения: 16.01.2023).
- National Center for Biotechnology Information. Basic Local Alignment Search Tool. [электронный ресурс]. URL: https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi (дата обращения: 16.01.2023).
- Orwa P., Mugambi G., Wekesa V., Mwirichia R. Isolation of haloalkaliphilic fungi from Lake Magadi in Kenya // *Heliyon*. 2020. Vol. 6, N 1. e02823. https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2019.e02823
- Ponizovskaya V. B., Rebrikova N. L., Kachalkina A. V., Antropova A. B., Bilanenko E. N., Mokeeva V. L. Micromycetes as colonizers of mineral building materials in historic monuments and museums // *Fungal Biol.* 2019. Vol. 123, N 4. P. 290–306. https://doi.org/10.1016/j.funbio.2019.01.002
- Rogozhin E. A., Sadykova V. S., Baranova A. A., Vasilchenko A. S., Lushpa V. A., Mineev K. S., Georgieva M. L., Kul'ko A. B., Krashennnikov M. E., Lyundup A. V., Vasilchenko A. V., Andreev Ya. A. A novel lipopeptidol Emericellipsin A with antimicrobial and antitumor activity produced by the extremophilic fungus *Emericellopsis alkalina* // *Molecules*. 2018. Vol. 23, N 11. 2785. doi: 10.3390/molecules23112785
- Salano O. A., Makonde H. M., Kasili R. W., Wangai L. N., Nawiri M. P., Boga H. I. Diversity and distribution of fungal communities within the hot springs of soda lakes in the Kenyan rift valley // *African J. Microbiol. Res.* 2017. Vol. 11, N 19. P. 764–775.
- Samylina O. S., Namsaraev Z. B., Grouzdev D. S., Slobodova N. V., Zelenev V. V., Borisenko G. V., Sorokin D. Y. The patterns of nitrogen fixation in haloalkaliphilic phototrophic communities of Kulunda Steppe soda lakes (Altai, Russia) // *FEMS Microbiol. Ecol.* 2019. Vol. 95, N 11. fiz174. https://doi.org/10.1093/femsec/fiz174
- Schagerl M., Renaut R. W. Dipping into the soda lakes of East Africa // *Soda Lakes of East Africa* / Ed. M. Schagerl. Springer, 2016. P. 3–24.
- Sharma R., Prakash O., Sonawane M. S., Nimonkar Y., Golellu P. B., Sharma R. Diversity and distribution of phenol oxidase producing fungi from soda lake and description of *Curvularia lonarensis* sp. nov. // *Front. Microbiol.* 2016. Vol. 7. 1847. https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.01847
- Somogyi B., Felföldi T., Boros E., Szabó A., Vörös L. Where the little ones play the main role – picophytoplankton predominance in the soda and hypersaline lakes of the Carpathian basin // *Microorganisms*. 2022. Vol. 10, N 4. 818. https://doi.org/10.3390/microorganisms10040818
- Sorokin D. Y., Berben T., Melton E. D., Overmars L., Vavourakis C. D., Muyzer G. Microbial diversity and biogeochemical cycling in soda lakes // *Extremophiles*. 2014. Vol. 18. P. 791–809.
- Vidaković D., Krizmanić J., Dojčinović B. P., Pantelić A., Gavrilović B., Živanović M., Novaković B., Čirić M. Al-

- kaline soda lake Velika Rusanda (Serbia): the first insight into diatom diversity of this extreme saline lake // *Extremophiles*. 2019. Vol. 23. P. 347–357. <https://doi.org/10.1007/s00792-019-01088-6>
- Wei Y., Zhang S. H. Haloalkaliphilic fungi and their roles in the treatment of saline-alkali soil // *Fungi in Extreme Environments: Ecological Role and Biotechnological Significance* / Eds: S. Tiquia-Arashiro, M. Grube. Springer, Cham, 2019. P. 535–557.
- Westerdijk Fungal Biodiversity Institute. Pairwise alignment. [электронный ресурс]. URL: https://wi.knaw.nl/page/Pairwise_alignment (дата обращения: 16.01.2023).
- White T. J., Bruns T., Lee S., Taylor J. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics // *PCR protocols: a guide to methods and applications*. 1990. Vol. 18, N 1. P. 315–322.
- Zhilina T. N., Zavarzin G. A. Alkaliphilic anaerobic community at pH 10 // *Curr. Microbiol.* 1994. Vol. 29. P. 109–112. <https://doi.org/10.1007/BF01575757>

Alkali-resistant filamentous fungi of the coastal zone of the Dauria saline lakes

M. L. GEORGIEVA^{1,2}, S. A. BONDARENKO¹, N. N. MARKELOVA², E. N. BILANENKO¹

¹*Lomonosov Moscow State University
119234, Moscow, Leninskie Gory, 1-12
E-mail: i-marina@yandex.ru*

²*Gause Institute of New Antibiotics, Federal State Budgetary Scientific Institution
119021, Moscow, Bol'shaya Pirogovskaya str., 11-1*

The study of alkali-resistant fungi was carried out for the first time on the coast of saline lakes in the south of the Trans-Baikal region on the territory of the Daurian Biosphere Reserve (lakes Zun-Torey, Khangei). Indicated changes in the structure of the community of alkali-resistant ascomycetes depended on local conditions. The coast of Khangei was devoid of halophytes, but with a high content of *Artemia* eggs and was characterized by the absolute dominance of the alkaliphilic ascomycete *Sodiomyces alkalinus* (100 % occurrence) and *Emericellopsis alkalina* (80 %), with a minimum diversity of other fungi. *S. alkalinus* predominated (100 %) on the coast of Lake Zun-Torey in damp places without plants. Dark-colored fungi from Dothideomycetes (*Alternaria*, *Neocamarosporium*, etc.) predominated in the alkaline soil samples of this lake not far from the halophytes, the occurrence of *E. alkalina* was 60 %, and *S. alkalinus* was not found here, but the high occurrence was shown for the other species from Plectosphaerellaceae (*Chordomyces*, *Gibellulopsis*). The distribution, substrate preferences, and functional roles of alkaliphilic and alkalitolerant fungi in extreme natural habitats with soda salinity are discussed in this paper.

Key words: *Sodiomyces*, *Emericellopsis*, *Neocamarosporium*, Pleosporales, alkaline soils, saline soils, alkaliphilic fungi, alkalitolerant fungi.