

ГРИБЫ АРКТИЧЕСКИХ МОРЕЙ

© 2024 г. Г. А. Кочкина^{a, *}, И. П. Пинчук^a, Н. Е. Иванушкина^a, А. Н. Автух^a, Н. В. Пименов^b

^aИнститут биохимии и физиологии микроорганизмов им. Г.К. Скрябина, ФИЦ Пушчинский научный центр биологических исследований РАН, 142290, Пушкино, Россия

^bИнститут микробиологии им. С.Н. Виноградского, ФИЦ биотехнологии РАН, Москва, 119071, Россия

*e-mail: gak@dol.ru

Поступила в редакцию 10.11.2023 г.

После доработки 19.12.2023 г.

Принята к публикации 28.12.2023 г.

Изучены численность и разнообразие мицелиальных грибов в донных отложениях морей Северного Ледовитого океана — Гренландского, Баренцева и Карского. Пробы поверхностных донных отложений были отобраны в 84-м (июль–август 2021 г.) и 86-м (октябрь–ноябрь 2021 г.) рейсах НИС “Академик Мстислав Келдыш”. Таксономическую принадлежность выделенных грибов определяли с помощью полифазной таксономии. Выделенные грибы были отнесены к 16 родам разных классов аскомицетовых, базидиомицетовых и зигомицетовых грибов. Было определено влияние температуры и разных концентраций NaCl в среде на рост грибов, а также влияние условий культивирования на профиль жирных кислот для штаммов, способных к росту на средах с повышенным осмотическим потенциалом. Показано, что состав жирных кислот изменяется в зависимости от условий солености среды, но ответ на осмостресс у изученных культур из глубоководных донных отложений различается.

Ключевые слова: мицелиальные грибы, донные отложения, биоразнообразие, моря Северного Ледовитого океана

DOI: 10.31857/S0026365624030039

Существуют многочисленные данные, говорящие о наличии грибов в арктических местообитаниях, где они не только сохраняются, но и могут функционировать. Грибы найдены в многолетнемерзлых грунтах, криопэгах, мерзлом вулканическом пепле, ископаемых семенах, сохранившихся в многолетней мерзлоте (Кочкина и соавт., 2007; Стахов и соавт., 2008; Margesin, Miteva, 2011; Ozerskaya et al., 2009).

Осадочные отложения арктических морей являются одной из наименее изученных сред обитания, что связано со многими трудностями, в том числе и с организацией работы в этом регионе. Между тем исследования последних лет свидетельствуют о значительном таксономическом разнообразии прокариотных микробных сообществ, выявленных в водной толще и осадочных отложениях разных районах Арктических морей (Мамаева и соавт., 2016; Rapp et al., 2018; Begmatov et al., 2021; Namsaraev et al., 2023; Savvichev et al., 2023). Грибы же в морских водоемах Арктики изучены значительно меньше. Однако поскольку их участие в трансформации органического вещества в наземных экосистемах, связанное с особенностями мицелиального роста и обилием гидролитических ферментов, высоко, то очевидно, что и в морских

экосистемах они могут играть существенную роль (Shukla, Shukla, 2022). Использование культуральных методов, а также масштабных метагеномных исследований позволяет предположить наличие значительного числа видов грибов в холодной глубоководной среде, причем многие из них удастся идентифицировать только на уровне порядков, что говорит о большом количестве еще не описанных, новых для науки таксонов (Hagestad et al., 2020).

Между тем основные направления многолетних исследований микробиоты полярных регионов связаны не только с оценкой грибного разнообразия и описанием новых видов грибов. Большое внимание уделяется изучению адаптации грибов к жизни в экстремальных местообитаниях, поскольку изоляты из арктических регионов испытывают действие множества стрессоров — низкая температура, повышенная соленость, а глубоководные грибы — еще и высокое гидростатическое давление (Burgaud et al., 2015).

Еще одним направлением исследования экстремотолерантных грибов является изучение их метаболитов и поиск новых, полезных для биотехнологии веществ. За последнее десятилетие появились данные о том, что микроорганизмы, адаптированные к жизни в экстремальных средах

обитания, в том числе выделенные из регионов Арктики и Антарктики, являются источниками новых специализированных метаболитов (Sayed, 2020). Глубоководные грибы не исключение. Они способны синтезировать биологически активные вещества, обладающие антибактериальными, противовирусными, противоопухолевыми свойствами и высокой ферментативной активностью (Wang et al. 2020). Есть данные, что 37% биологически активных метаболитов, производимых глубоководными грибами, обладают цитотоксичностью, а 33% имеют антимикробную активность, что подчеркивает практическую значимость экстремотолерантов как источников биомолекул с большим биотехнологическим потенциалом, причем 22% потенциальных продуцентов выделяются из донных отложений (Jin et al., 2016).

Сегодня численность и таксономическое разнообразие грибов в глубоководных морских грунтах северных морей изучаются во многом благодаря работе полярных экспедиций, которые позволили получить образцы морского грунта, лежащие под большой толщей воды. Появилась информация по видовому составу микобиоты морей Северного Ледовитого океана — Чукотского моря (Бубнова, Коновалова, 2019), Белого моря (Хуснуллина и соавт., 2018), а также Баренцева и Карского морей (Бубнова, Никитин, 2017; Бубнова и соавт., 2020). Вместе с тем, малочисленность этих работ и, следовательно,

отсутствие значимых статистических данных, пока не позволяют делать обобщающие выводы о частоте встречаемости отдельных таксонов и биоразнообразии в этих биотопах в целом.

Цель настоящей работы состоит в получении данных о биоразнообразии мицелиальных грибов в донных отложениях морей Северного Ледовитого океана. В задачи исследования входило выделение чистых культур грибов, определение их физиологических особенностей, а также изучение основных характеристик липидов отдельных штаммов при изменении условий их культивирования.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследованные образцы. Пробы поверхностных донных отложений (21 образец) были отобраны в 84-м (июль–август 2021 г.) и 86-м (октябрь–ноябрь 2021 г.) рейсах НИС “Академик Мстислав Келдыш”. Пробы осадков отбирали дночерпателем “Океан” в глубоководном Норвежско-Гренландском бассейне, более мелководном Баренцевом море вблизи острова Шпицберген, а также в Карском море около полуостровов Таймыр и Ямал. Немедленно после подъема дночерпателя на борт судна верхний ненарушенный слой донных отложений отбирали в стерильные пластиковые контейнеры и хранили в холодильнике при температуре 4°C (табл. 1). Отобранные осадки были

Таблица 1. Образцы морских донных отложений

№ образца	Точка отбора	Глубина станции (м)	Место отбора образца	Координаты		Слой керна (см)
				Долгота	Широта	
1	7063	319	Гренландское море	76.99693 с.ш.	13.10681 в.д.	0–1
2						5–6
3	7068	1206	Гренландское море	79.00308 с.ш.	6.9284 в.д.	0–1
4						5–6
5	7087	1204	Гренландское море	79.00783 с.ш.	6.90065 в.д.	0–1
6						5–6
7	7091	156	Баренцево море	78.74123 с.ш.	24.4776 в.д.	0–1
8						5–6
9	7104	269	Баренцево море	78.90373 с.ш.	35,64986 в.д.	0–1
10						5–6
11	7192	21	Карское море	73.88383 с.ш.	85.049 в.д.	0–3
12	7194	27.5	Карское море	73.17083 с.ш.	79.87167 в.д.	0–2
13	7198	18	Карское море	72.068117 с.ш.	73.0438 в.д.	1–2
14	7200	50	Карское море	71.849 с.ш.	67.19662 в.д.	0–3
15	7211	40	Карское море	69.96287 с.ш.	65.3411 в.д.	1–4
16	7212	37.5	Карское море	69.96287 с.ш.	65.3411 в.д.	1–4
17	7218	47	Карское море	74.915 с.ш.	69.72267 в.д.	1–4
18	7220	48	Карское море	74.91553 с.ш.	69.72088 в.д.	1–2
19	7222	320	Карское море	75.83237 с.ш.	68.90918 в.д.	0–3
20	7262	28	Карское море	73.77577 с.ш.	73.01417 в.д.	0–4
21	7267	130	Карское море	74.46808 с.ш.	68.01367 в.д.	0–4

представлены окисленными алевроитово-пелитовыми илами, часто с примесью песчаной фракции. Дальнейшую работу с осадками проводили в стационарной лаборатории.

Изучение численности и таксономического состава грибов. Для количественного и качественного анализа микромицетов из донных отложений применяли метод посева на агаризованные среды — синтетическую среду Чапека с 2% сахарозы (CZA) и органическую среду Мальц-агар (МА) с добавлением молочной кислоты (0.4% по объему) для подавления роста бактерий.

Перед посевом навеску изучаемых отложений помещали в пробирки с 5 мл стерильной воды при 20°C, встряхивали в течение 3 мин при комнатной температуре (Vortex, 3000 об./мин). Высевы производили из разведения 1:10 в трех повторностях для каждого образца. Учет количества и характера грибных колоний проводили на 21 (культивирование при 20°C) и 45 (культивирование при 4°C) сутки. Число колониеобразующих единиц (КОЕ) определяли в 1 г воздушно-сухой навески, для чего измеряли влажность образцов весовым способом. Для контроля стерильности воздуха в микробиологическом боксе открытые чашки Петри со средами CZA и МА оставляли на 10 мин, а затем инкубировали при 4 и 20°C. Параллельно использовали накопительный метод, при этом навески образцов заливали жидкой питательной средой (сусло 3.5°Б) и инкубировали при температуре 20°C в течение 60 сут с периодическим визуальным наблюдением. При наличии роста проводили выделение грибов. Для дальнейших исследований изоляты отсеивали на среду МА с последующим хранением культур при 4°C.

Скорость роста выделенных культур при разных температурах (4, 15, 20, 25°C) проверяли на среде МА. Для оценки роста культур при повышенной концентрации соли в питательные среды добавляли NaCl, доводя концентрацию соли в среде до 5, 10 и 20%. Посев культур осуществляли уколом в центр чашки Петри. Наблюдения за развитием грибов проводили еженедельно в течение месяца.

Идентификацию культур осуществляли на основании культурально-морфологических признаков, изученных при посеве на рекомендуемые среды в соответствии с требованиями современных руководств и определителей, активно используя современные номенклатурные базы данных по грибам Mycobank (<https://www.mycobank.org>) и Index Fungorum (<http://www.indexfungorum.org>). Выделенные штаммы мицелиальных грибов помещены в рабочую коллекцию и основной фонд Всероссийской коллекции микроорганизмов.

Молекулярно-генетические исследования. Параллельно проводили молекулярно-генетическую идентификацию выделенных культур. Для этого получали биомассу на среде PDA с целлофаном при 25°C. ДНК выделяли с помощью набора

Фитосорб (“Синтол”, Москва, Россия). Концентрацию ДНК измеряли с использованием флуориметра Qubit 3.0 (“Life Technologies”, Карлсбад, Калифорния, США).

ПЦР-амплификацию фрагментов участка региона ITS и D1-D3 домена rDNA LSU (1500 bp) для каждого из исследуемых образцов проводили с использованием подходящих праймеров. Параметры амплификации на термоциклере (“Bio-Rad”, Hercules, CA, США) были следующими: реакционная смесь (25 мкл) содержала 5 мкл шаблонной ДНК, по 0.5 мкл праймеров, 10 мкл мастер-микса (реакционная смесь для ПЦР-PB; “Синтол”, Москва, Россия) и 7.5 мкл ddH₂O.

Ампликоны очищали с помощью набора Cleanup Standard (“Евроген”, Москва, Россия). Автоматизированное секвенирование ДНК проводилось с использованием праймеров ITS5, ITS3, ITS4, LR0R, LR5 в ЦКП “Биоинженерия” ФИЦ Биотехнологии РАН.

Сборку последовательностей осуществляли с помощью программ BioEdit версии 7.1.11 (Hall, 1999), DNASTAR (SaqMan Pro v. 11.1.0). Последовательности были депонированы в Генбанк под номерами OQ553766–OQ553769, OQ612721, OQ612722, OR482635–OR482638, OR610793, OR612288.

Сходство последовательностей исследуемых культур и типовых/референтных штаммов ближайших видов оценивали с использованием программы BLAST (NCBI). Филогенетический анализ проводили при помощи пакета MEGAX (Kumar et al., 2018) методом максимального подобия (Maximum Likelihood), использовали модель Tamura-Nei со статистическим анализом устойчивости узлов, 1000-кратным бутстраппингом (Bootstrap method).

Определение состава жирных кислот. Биомассу грибов получали путем культивирования в жидкой среде CZA с разной концентрацией NaCl на орбитальном шейкере (180 об./мин) в колбах объемом 100 мл с 20 мл среды при 25°C в течение 48 ч, фильтровали, помещали в стерильные флаконы и лиофилизировали. Лиофильно высушенную биомассу после омыления (3.75 М NaOH/MeOH, 100°C, 30 мин) подвергали метанолизу (6 N HCl/MeOH, 80°C, 10 мин). Продукты метанолиза экстрагировали смесью гексан–метил-трет-бутиловый эфир (1 : 1, по об.). Анализ жирных кислот проводили с использованием газового хромато-масс-спектрометра 7890B+5977B (“Agilent Technologies”, США). Метилловые эфиры жирных кислот разделяли на капиллярной колонке HP-5MS (0.25 мкм × 30 м × 0.25 мм) при градиенте температуры от 50 до 300°C со скоростью 40°C/мин. Газ-носитель — гелий. Липидные компоненты были ионизированы электронным ударом и анализированы в режиме сканирования масс. Эфиры жирных кислот идентифицировали с использованием библиотеки масс-спектров NIST17. Концентрации жирных

кислот в образцах определяли в процентах от суммы площадей всех пиков на хроматограмме.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Численность и таксономический состав выделенных грибов. Грибы были обнаружены в 12-ти из 21-го образца (табл. 2). Численность их не высока — от единиц до тысяч КОЕ в пересчете на 1 г воздушно-сухих отложений.

В Норвежско-Гренландском бассейне и Баренцевом море вблизи острова Шпицберген большая часть грибов была выделена при культивировании посевов при 4°C, что закономерно, поскольку температура поверхностных осадочных отложений в этих районах не повышается выше 2°C. При этом в образце № 2 выявлено повышение численности до 8–9 тысяч КОЕ/г. Ранее нами было показано, что распределение грибов в многолетнемерзлых отложениях носит выраженный микроочаговый характер со всплесками численности в отдельных точках. При этом резкое увеличение данного показателя происходит за счет единичных видов (Озерская и соавт., 2008). В данном случае высокая численность достигнута за счет развития представителей единственного вида — *Penicillium chrysogenum*.

В образцах мелководного Карского моря численность грибов также была невысока, увеличиваясь только в образцах № 11 и 12, которые были отобраны вблизи полуострова Таймыр в районах впадения в море рек Пясины и Енисей.

Идентификация выделенных грибов проводилась на основании фенотипических и генотипических признаков. Все выделенные грибы были отнесены к 26 таксонам, которые принадлежат 7 классам грибов (табл. 3, рис. 1).

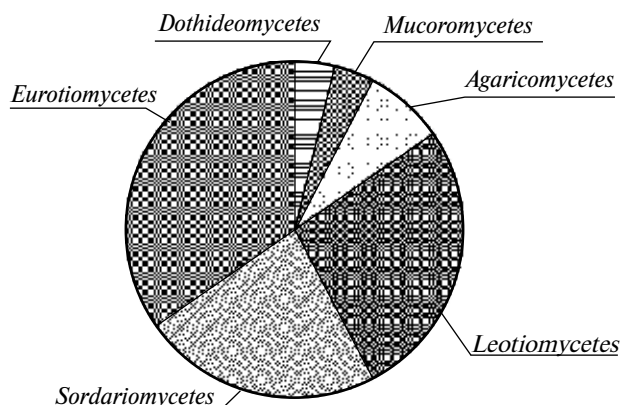


Рис. 1. Классы мицелиальных грибов.

С целью максимального выявления биоразнообразия в работе были использованы среды, наиболее универсальные для выделения грибов, и разные температуры культивирования посевов. Анализ результатов показал, что и натуральная (МА) и синтетическая (CZA) среды в равной степени удовлетворительны для выделения грибов из данных местообитаний. На численность грибов влияла температура культивирования посевов. При исследовании донных отложений Баренцева и Гренландского морей максимальная численность грибов наблюдалась при температуре культивирования 4°C. Особенно это характерно для образцов, где были отмечены всего 1–2 таксона (образцы 3, 4, 6, 8) (табл. 1). В 5 образцах из этого региона грибы выделились только при культивировании при 4°C. Для Карского моря картина обратная. Наибольшая численность грибов в образцах наблюдалась при культивировании посевов при 20°C.

Среди выделенных грибов обнаружено два базидиомицетовых, относящихся к классу *Agaricomycetes*

Таблица 2. Численность грибов в донных отложениях северных морей

№ образца	Местоположение	Точка отбора	Глубина станции (м)	Содержание анионов (мг/л)		Щелочность (мМ/л)	Число КОЕ/г при разных температурах культивирования	
				Cl ⁻	SO ₄ ²⁻		20°C	4°C
2	Гренландское море	7063, 5–6 см	319	17.82	2.76	2.5	7926.6	8997.8
3	Гренландское море	7068, 0–1 см	1206	18.02	2.83	2.2	0.0	10.1
4	Гренландское море	7068, 5–6 см	1206	18.09	2.87	2.4	0.0	33.9
5	Гренландское море	7087, 0–1 см	1204	18.04	2.73	2.2	335.7	447.5
6	Гренландское море	7087, 5–6 см	1204	17.62	2.79	2.4	0.0	32.0
8	Баренцево море	7091, 5–6 см	156	17.81	2.75	2.6	0.0	20.8
9	Баренцево море	7104, 0–1 см	269	17.88	2.92	2.3	36.7	48.9
10	Баренцево море	7104, 5–6 см	269	17.92	2.87	2.5	953.4	727.0
11	Карское море	7192, 0–3 см	21	16.26	2.61	9.30	2111.1	1222.2
12	Карское море	7194, 0–2 см	27.5	15.53	2.50	5.70	700.0	0.0
14	Карское море	7200, 0–3 см	50	17.42	2.85	8.00	62.5	0.0
21	Карское море	7267, 0–4 см	130	17.62	2.88	3.40	115.4	76.9

Таблица 3. Разнообразие грибов в донных отложениях северных морей

Виды грибов	Число образцов, в которых встретился вид в донных отложениях морей		
	Баренцево	Гренландское	Карское
<i>Aspergillus cibarius</i> S. B. Hong et R. A. Samson 2012	0	1	0
<i>Cadophora</i> sp.	0	0	1
<i>Cladosporium iridis</i> (Fautrey et Roum. 1891) G.A. de Vries 1952	0	1	0
<i>Coniochaeta</i> sp.	0	0	1
<i>Gymnostellatospora bhattii</i> (Samson 1972) Piątek et Czachura 2023 (syn. <i>Pseudogymnoascus bhattii</i> Samson 1972)	0	0	1
<i>Mucor zonatus</i> Milko 1967	0	0	1
<i>Oidiodendron periconioides</i> Morrall 1968	0	0	2
<i>Oidiodendron</i> sp.	0	0	1
<i>Oidiodendron tenuissimum</i> (Peck 1894) S. Hughes 1958	0	0	1
<i>Penicillium chrysogenum</i> Thom 1910	2	4	0
<i>Penicillium corylophilum</i> Dierckx 1901	0	0	1
<i>Penicillium glabrum</i> (Wehmer 1893) Westling 1911	1	0	0
<i>Penicillium lagenae</i> (Delitsch 1943) Stolk et Samson 1983	0	0	1
<i>Penicillium montanense</i> M. Chr. et Backus 1963	0	0	1
<i>Penicillium spinulosum</i> Thom 1910	0	0	1
<i>Penicillium swiecickii</i> K. W. Zaleski 1927	0	0	1
<i>Phanerochaete chrysosporium</i> Burds. 1974	0	0	1
<i>Phellinidium ferrugineofuscum</i> (P. Karst.1887) Fiasson et Niemelä 1984	0	1	0
<i>Pseudeurotium hygrophilum</i> (Sogonov, W. Gams, Summerb. et Schroers 2005) Minnis et D. L. Lindner 2013	0	0	1
<i>Pseudogymnoascus appendiculatus</i> A. V. Rice et Currah 2006	0	0	1
<i>Talaromyces proteolyticus</i> (Kamyschko 1961) Samson, Yilmaz et Frisvad 2011	0	0	1
<i>Tolypocladium inflatum</i> W. Gams 1971	0	0	1
<i>Trichoderma polysporum</i> (Link 1816) Rifai 1969	0	0	1
<i>Trichoderma paraviridescens</i> Jaklitsch, Samuels et Voglmayr 2013	0	0	1
<i>Trichoderma</i> sp.	0	0	1
<i>Verruciconidia persicina</i> (Nicot 1958) L. W. Hou, L. Cai et P. W. Crous 2023 (syn. <i>Acremonium persicinum</i> (Nicot 1958) W. Gams 1971)	0	1	0

(роды *Phellinidium* и *Phanerochaete*), и один зигомичетовый класса *Mucoromycetes* (род *Mucor*).

Все остальные штаммы, выделенные из донных отложений, были отнесены к 13 родам разных классов аскомицетовых грибов отдела *Pezizomycotina*:

Eurotiomycetes — роды *Aspergillus*, *Penicillium*, *Talaromyces*;

Leotiomycetes — роды *Cadophora*, *Gymnostellatospora*, *Oidiodendron*, *Pseudeurotium*, *Pseudogymnoascus*;

Sordariomycetes — роды *Coniochaeta*, *Tolypocladium*, *Trichoderma*, *Verruciconidia*;

Dothideomycetes — род *Cladosporium*.

Наши многолетние исследования арктических и антарктических многолетнемерзлых грунтов показали, что по частоте встречаемости в них обычно преобладают грибы классов *Leotiomycetes* и *Dothideomycetes* (Kochkina et al., 2019). В донных отложениях арктических морей преобладали

представители классов *Eurotiomycetes*, *Leotiomycetes* и *Sordariomycetes*.

Анализ имеющихся на сегодняшний день данных указывает на то, что, несмотря на существенные различия в физико-географических и климатических условиях, биоразнообразие низкотемпературных экотопов разной локализации схоже и определяется, в первую очередь, способностью организмов адаптироваться к экстремальным условиям среды обитания (Cox et al., 2016). Доминируют при этом эвритопные грибы с очень широким диапазоном распространения (Ding et al., 2016; Kochkina et al., 2019). Такие грибы способны использовать широкий спектр источников углерода, что важно в условиях непостоянного поступления органических веществ с потоками воды и глубоководными течениями.

Ранее проведенные исследования донных отложений в регионах Баренцева и Карского морей

свидетельствуют о высоком содержании в них грибов рода *Cladosporium* и стерильного мицелия (Бубнова, Никитин, 2017). В наших исследованиях наибольшей частотой встречаемости в районе Баренцева моря обладали грибы рода *Penicillium*. Эти грибы очень широко распространены в природе, обладают огромными возможностями в качестве продуцентов как полезных, так и токсических веществ, что сказывается на их конкурентоспособности и позволяет существовать в экстремальных местообитаниях. Известно, что грибы рода *Penicillium* способны расти при активности воды 0.85 (Sarkar et al., 2022). При анализе образцов донных отложений Чукотского моря китайские исследователи также установили доминирование представителей рода *Penicillium*, и, что интересно, практически все штаммы показали активный рост при 4°C (Luo et al., 2020). Большинство штаммов, выделенных нами в регионе Баренцева моря, кроме роста при пониженных температурах, обладали способностью к росту на средах с 10% NaCl, а некоторые штаммы — и с 20%.

В донных отложениях Гренландского моря, помимо грибов рода *Penicillium*, были найдены грибы не только других родов, но и классов. Среди них — аскомицетовые грибы *Cladosporium iridis*, *Verruciconidia persicina* (syn. *Acremonium persicinum*), *Aspergillus cibarius* и базидиомицетовый гриб — *Phellinidium ferrugineofuscum*. Последний ранее не встречался в донных отложениях, однако он является возбудителем белой гнили на корнях деревьев, и его находят преимущественно на сосне в зоне бореальных лесов (Ryvarden, Melo, 2017). По-видимому, его попадание в донные отложения связано с морскими течениями, характерными для исследованных районов Гренландского моря. *V. persicina* и *C. iridis* можно отнести к умеренным галотолерантам. Они растут при 10 и 15% NaCl в среде соответственно. Грибы рода *Cladosporium* часто обнаруживают в морских отложениях, но это относится к ограниченному числу видов — *C. cladosporioides*, *C. herbarum*, *C. perangustum* и *C. sphaerospermum*. Штамм вида *C. iridis*, представители которого обычно выделяются с травянистых растений, был обнаружен в донных отложениях впервые. Гриб *V. persicina*, напротив, часто находят в морских отложениях, в частности, в донных осадках Южно-Китайского моря (Luo et al., 2019). Он обладает высокой метаболической активностью и рассматривается как потенциальный продуцент редких антибиотических веществ (Yurchenko et al., 2021). Информации о нахождении грибов этого вида в морях Северного Ледовитого океана мы не обнаружили.

Наибольший интерес представляет ксеротолерантный гриб *A. cibarius* ВКМ F-4921 (de Hoog et al., 2005), принадлежащий секции *Aspergillus* рода *Aspergillus*. Грибы этой секции, ранее традиционно

относившиеся к роду *Eurotium*, являются ксеротолерантами и ксерофилами, часто выделяются из соленых растворов. Последние сведения об их возможностях свидетельствуют о способности некоторых штаммов расти в 2.1 М растворе $MgCl_2$, что близко к условиям поверхности Марса (Carre et al., 2022). Штамм *A. cibarius* был выделен нами с глубины 1206 м, т.е. может переживать высокое гидравлическое давление. Очевидно, что этот организм относится к группе грибов с высокими адаптивными способностями, которые могут функционировать при действии множества стрессоров. Такие грибы обычно проявляют оппортунистические свойства и часто становятся возбудителями микотических инфекций. В частности, представитель вида *A. cibarius* был отмечен как возбудитель полимикробного склероцератита (Hayashi et al., 2014).

Несмотря на то что только в 4 образцах донных отложений Карского моря из 11 были обнаружены грибы, их видовой состав там был значительно богаче. Наиболее широко были представлены грибы рода *Penicillium* (5 видов), *Trichoderma* (2 вида) и *Oidiodendron* (2 вида). Для двух последних родов не все штаммы удалось идентифицировать до вида даже с привлечением молекулярно-генетического метода.

Выделенные нами грибы рода *Trichoderma*, также как базидиомицетовый и зигомицетовый грибы — *Phanerochaete chrysosporium* и *Mucor zonatus*, тесно связаны с растительными и животными остатками и могут переноситься течениями на большие расстояния. Интересно, что первая и единственная находка гриба *M. zonatus* в экстремальных условиях была сделана недавно в Антарктиде на острове Кинг-Джордж (Martorell et al., 2019).

Микромицеты рода *Oidiodendron* ранее встречались в морских донных отложениях (Rice et al., 2005), в том числе и холодных северных морей (Хуснуллина и соавт., 2018). Грибы этого рода сапротрофы, обитающие на самых разных субстратах, поскольку являются продуцентами широкого набора ферментов — пектиназ, липаз, полифенолоксидаз и других. Среди представителей этого рода есть психрофилы и практически все штаммы являются психротолерантами. В нашем случае штаммы этого рода были выделены при температуре культивирования 4°C.

Среди остальных видов заслуживают особого внимания грибы класса *Leotiomycetes* (порядок *Thelebolales*) — *Gymnostellatospora bhattii*, *Pseudeurotium hygrophilum* и *Pseudogymnoascus appendiculatus*. Многие грибы этого порядка известны своим высоким адаптивным потенциалом и могут метаболизировать при действии множества стрессоров. Например, представители рода *Pseudogymnoascus* имеют высокую частоту встречаемости как в арктических местообитаниях, так и в Антарктиде, в том числе и в грунтах с высоким загрязнением нефтепродуктами. Более того,

штамм *P. pannorum*, выделенный из криопэга на Колымской низменности, обладал гало- и психротолерантными свойствами, его споры прорастали при температуре -2°C (Кочкина и соавт., 2014; Kochkina et al., 2019). Недавние исследования глубоководных отложений холодных антарктических морей (Южный океан), проведенные методом метабаркодирования, обнаружили ДНК около 300 видов грибов, из которых около 6% были доминирующими. В их число входили грибы рода *Pseudogymnoascus* (Ogaki et al., 2021). Это подтверждает, что набор грибов, составляющих биоразнообразие микобиоты донных отложений северных морей, в первую очередь зависит от способности микромицетов адаптироваться к экстремальным местообитаниям, и в меньшей степени определяется географическим местоположением холодного водоема.

Таким образом, в донных отложениях арктических морей обнаружены грибы, имеющие широкий ареал наземного распространения, но приспособившиеся к существованию или переживанию в условиях морских глубин. Однако среди всех обнаруженных грибов выделяется группа штаммов, способных к росту на средах с повышенным содержанием солей и имеющих активный рост при пониженных температурах. Именно среди них было проведено изучение изменения жирнокислотного профиля в ответ на осмотический стресс.

Физиологические особенности микромицетов, выделенных из изученных образцов. Было определено влияние температуры культивирования и разных концентраций NaCl в среде на рост штаммов всех идентифицированных грибов. Установлено, что культуры большинства видов имели оптимум роста в интервале температур $20\text{--}25^{\circ}\text{C}$. Исключение составили штаммы видов *Penicillium swiecickii*, *Pseudeurotium hygrophilum*,

Pseudogymnoascus appendiculatus. Скорость роста этих культур при 15°C была на 40–50% выше, чем при 25°C . Ранее при изучении культур из многолетнемерзлых грунтов Арктики и Антарктики мы обнаружили сдвиг температурных границ роста культур отдельных видов в сторону низких температур по сравнению с литературными данными, представленными в определителях, связанный с адаптацией их метаболизма к пониженным температурам (Ivanushkina et al., 2005; Кочкина и соавт., 2014). Это были виды родов *Penicillium*, *Cladosporium*, *Pseudogymnoascus*. Сходные результаты были получены и в настоящем исследовании.

Все выделенные из морских донных отложений штаммы были проверены на способность к росту на средах с добавлением NaCl (от 5 до 20%). Штаммы базидиомицетовых грибов, зигомицетовый гриб, представители всех видов родов *Oidiodendron* и *Trichoderma* и некоторые другие не росли даже при 5% соли в среде. Представители остальных таксонов, представленные в табл. 4, развивались на разных концентрациях соли в среде.

Наиболее устойчивым к соли оказался штамм *Aspergillus cibarius*, выделенный из донных отложений Гренландского моря (глубина 319 м). Более того, данный штамм проявил ксерофильные свойства. Его рост на средах с 20% сахарозы и с концентрацией соли в среде до 15% был интенсивнее, чем в контроле. Концентрация соли до 20% в среде не подавляла полностью рост еще двух штаммов — *Penicillium chrysogenum* и *Cladosporium iridis*, также выделенных из глубинных отложений Гренландского моря (319 и 1206 м соответственно). Остальные 11 штаммов росли при 5% соли в среде, а 6 из них — и при 10%. Большая часть штаммов, проявивших рост на среде с 10% соли, была выделена с больших глубин Баренцева и Гренландского морей (269 и 1204 м соответственно). Три штамма были выделены с небольшой

Таблица 4. Отношение диаметров колоний грибов на средах с разными концентрациями NaCl к контролю* (%)

№ п/п	Штамм ВКМ	Таксон	Концентрация NaCl, %			
			5	10	15	20
1	F-4921	<i>Aspergillus cibarius</i>	394	350	136	75
2	F-4917	<i>Penicillium chrysogenum</i>	70	48	32	16
3	F-4919	<i>Cladosporium iridis</i>	71	29	21	4
4	F-4899	<i>Penicillium corylophilum</i>	84	31	6	0
5	F-4918	<i>Penicillium glabrum</i>	89	47	0	0
6	F-4965	<i>Penicillium swiecickii</i>	65	41	0	0
8	F-4923	<i>Pseudeurotium hygrophilum</i>	49	37	0	0
9	F-4925	<i>Tolypocladium inflatum</i>	29	27	0	0
10	F-4959	<i>Verruciconidia persicina</i>	29	12	0	0
11	F-4900	<i>Penicillium montanense</i>	42	0	0	0
12	F-4969	<i>Penicillium lagenae</i>	67	0	0	0
13	F-4960	<i>Pseudogymnoascus appendiculatus</i>	29	0	0	0
14	F-4929	<i>Gymnostellatospora bhattii</i>	10	0	0	0

*Контролем является среда без добавления соли.

глубины (21 м) Карского моря, из образца с самым богатым видовым разнообразием.

Изменение профилей жирных кислот штаммов при добавлении соли в среду. На основании полученных данных о росте грибов на средах с повышенным осмотическим потенциалом были отобраны штаммы для изучения изменения состава жирных кислот в зависимости от концентрации соли в среде культивирования (табл. 5).

Было установлено, что при 10% соли в среде у штаммов *P. corylophilum* и *P. swiecickii* снижается относительное содержание насыщенных (пальмитиновой и стеариновой) и увеличивается доля ненасыщенных (линолевой и олеиновой) жирных кислот. У штаммов *C. iridis* и *P. glabrum* доля длинноцепочечных кислот (с количеством атомов углерода выше 16) при повышении концентрации соли в среде практически не меняется, но несколько возрастает относительное содержание олеиновой и линолевой кислот соответственно.

У штаммов, снижающих темпы роста при повышении солености, линоленовая кислота не участвует в защите клеток при гиперсолености, в отличие от ранее проведенных наблюдений реакции аскомицетовых грибов на низкотемпературный стресс (Конова и соавт., 2009). Так, в процессе метаболизма штамма *P. chrysogenum* при повышении концентрации соли в среде снижается доля линоленовой кислоты, но увеличивается относительное содержание олеиновой и линолевой кислот.

Особый интерес представляет собой профиль жирных кислот штамма *A. cibarius*, скорость роста

которого повышается при добавлении соли в среду. Его рост при 20% NaCl в среде мало отличается от роста в среде без соли. А при 10% соли увеличивается в 3.5 раза по сравнению с контролем. Состав жирных кислот в биомассе этого штамма сильно отличается от других исследованных культур. В частности, полностью отсутствует линолевая кислота вне зависимости от состава среды. Добавление соли в среду не приводит к увеличению длинноцепочечных кислот. В среде, где культура растет быстрее, увеличивается количество полиненасыщенной линоленовой кислоты на 10–12%, которая обнаруживается во всех вариантах опыта.

Очевидно, что в глубоководных условиях грибы испытывают действие разных стрессоров. Но защита клетки от различных неблагоприятных воздействий может быть сходна. Например, есть данные, что низкая температура и высокое гидростатическое давление оказывают сходное воздействие на биологические мембраны. Давление 1000 атм при температуре 2°C оказывает на мембраны тот же эффект, как и температура –18°C при обычном атмосферном давлении. Считается, что глубоководные бактерии сохраняют функциональность при высоком давлении и низкой температуре за счет увеличения доли мононенасыщенных жирных кислот в их липидах, в частности, олеиновой кислоты (Simonato et al., 2006). При осмотическом стрессе одним из способов регулирования текучести мембраны микроорганизмов является изменение индекса ненасыщенности жирных кислот. Для одного из самых ксерофильных грибов *Xeromyces bisporus* показано, что тенденция к уменьшению индекса ненасыщенности жирных

Таблица 5. Изменения состава жирных кислот в биомассе штаммов грибов на средах с разной концентрацией NaCl

Штаммы	<i>Penicillium chrysogenum</i> BKM F-4917			<i>Penicillium glabrum</i> BKM F-4918		<i>Cladosporium iridis</i> BKM F-4919		<i>Penicillium swiecickii</i> BKM F-4965		<i>Penicillium corylophilum</i> BKM F-4899		<i>Aspergillus cibarius</i> BKM F-4921		
	0	10	20	0	10	0	10	0	10	0	10	0	10	15
Жирные кислоты, % от суммы														
C _{16:0} Пальмитиновая	14.76	14.07	13.63	18.01	18.47	31.07	28.08	17.95	14.36	17.58	13.98	13.01	12.52	10.78
C _{16:1} ω ₉ Пальмитолеиновая	—	0.34	—	3.13	2.51	0.97	—	1.74	—	6.32	1.76	—	—	—
C _{18:0} Стеариновая	5.62	4.02	2.75	6.08	5.67	7.22	5.78	4.61	3.14	6.16	4.46	10.28	7.31	6.89
C _{18:1} ω ₉ Олеиновая	—	10.65	12.47	23.52	14.98	19.68	37.81	19.32	23.53	20.04	24.16	20.87	14.64	29.27
C _{18:2} ω _{9,12} Линолевая	58.85	67.86	71.15	49.26	58.05	41.06	28.33	42.89	57.57	48.04	55.63	—	—	—
C _{18:3} ω _{9,12,15} Линоленовая	19.49	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	55.85	65.53	53.06
Другие	1.28	3.06	—	—	0.32	—	—	13.49	1.40	1.85	0.09	—	—	—
Степень ненасыщенности	1.8	1.5	1.5	1.2	1.3	1.0	0.9	1.1	1.4	1.2	1.4	1.9	2.1	1.9

кислот может рассматриваться как адаптивная реакция при остром стрессе (Sargar, 2022).

В нашем исследовании мы обнаружили, что состав жирных кислот изменяется в зависимости от условий солености среды, но ответ на острый стресс у изученных культур из глубоководных донных отложений различается. С ростом концентрации соли степень ненасыщенности жирных кислот для штамма *Penicillium chrysogenum* ВКМ F-4917 изменялась от 1.8 до 1.5, для штамма *Penicillium glabrum* ВКМ F-4918 — от 1.2 до 1.3, для штамма *Cladosporium iridis* ВКМ F-4919 — от 1.0 до 0.9, для штамма *Penicillium swiecickii* ВКМ F-4965 — от 1.1 до 1.4, для штамма *Penicillium corylophilum* ВКМ F-4899 — от 1.2 до 1.4, для штамма *Aspergillus cibarius* ВКМ F-4921 — от 1.9 до 2.1 (табл. 5).

В липидах биомассы штаммов, рост которых угнетается присутствием повышенного содержания соли, в среде с увеличенной концентрацией NaCl (10–20%) во всех случаях изменяется доля ненасыщенных и полиненасыщенных жирных кислот. У четырех штаммов рода *Penicillium* (табл. 5) наблюдается практически одинаковая реакция на увеличение соли в среде. Изменение профиля жирных кислот происходит в основном за счет линолевой кислоты, возрастание количества которой является ответной реакцией на солевой стресс. Иначе реагирует на действие стрессора гриб *Cladosporium iridis*. Снижение степени ненасыщенности липидов у него происходит за счет резкого уменьшения линолевой кислоты и увеличения олеиновой. Увеличение олеиновой кислоты при остром стрессе мы наблюдали ранее при изучении культуры гриба *Pseudogymnoascus ramporum*, выделенного из криопэггов Арктики (Коновая и соавт., 2009). Это свидетельствует об ином типе защиты клеток от стресса. Увеличивается жесткость мембраны (Simonato et al., 2006), и меняется ее проницаемость, что, возможно, защищает от выхода из клеток протекторов, которые могут образовываться при действии стрессора (многоатомные спирты, сахара и др.). Аналогичное повышение олеиновой кислоты и снижение линолевой, приводящее к увеличению жесткости мембраны, описано у грибов родов *Aspergillus* и *Penicillium* в ответ на осмотический стресс (Leong et al., 2015).

Совершенно иной профиль жирных кислот у *Aspergillus cibarius*. Видно, что у галофильной культуры с оптимумом роста при повышенном содержании соли, в липогенезе большую роль играет линоленовая кислота и полностью отсутствует линолевая. Клетки этого микроорганизма содержат в мембране полиненасыщенную жирную кислоту в большом количестве, и состав жирных кислот практически не меняется при увеличении соли в среде. Клетка защищена конститутивно, и изменение среды не является для нее стрессом. Таким образом, у культур с разной степенью галотолерантности наблюдается различная

реакция профиля жирных кислот на действие осмострессора.

В заключение необходимо отметить, что способность к росту в широком диапазоне температур, солености, гидростатического давления, которые имеют место в экстремальных глубоководных условиях, делают грибы, выделенные из донных отложений, перспективным объектом изучения в отношении ферментов и вторичных метаболитов, полезных для биотехнологии и фармацевтики.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации, соглашение № 075-15-2021-1051, госзадания ФИЦ ПНЦБИ РАН и госзадания ФИЦ Биотехнологии РАН.

БЛАГОДАРНОСТИ

Коллектив авторов благодарит руководителя ЦКП “Биоинженерия” ФИЦ Биотехнологии РАН Колганову Татьяну Владимировну за неоценимую помощь в установлении молекулярно-генетических диагнозов выделенных грибов, а также научный состав и экипаж НИС “Академик Мстислав Келдыш” за предоставленные образцы донных осадков.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит результатов исследований, в которых в качестве объектов использовались люди или животные.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бубнова Е. Н., Бондаренко С. А., Георгиева М. Л. Первые сведения о грибах арктических морей Сибири // Труды VIII Международной научно-практической конференции “Морские исследования и образование (MARESEDU-2019)”. Т. I (III). Тверь: ООО “ПолиПРЕСС”, 2020. С. 383–384.
- Бубнова Е. Н., Коновалова О. П. Грибы в донных грунтах Чукотского моря // Биология моря. 2019. Т. 45. № 2. С. 86–96.
<https://doi.org/10.1134/S0134347519020025>
- Бубнова Е. Н., Никитин Д. А. Грибы в донных грунтах Баренцева и Карского морей // Биология моря. 2017. Т. 43. С. 366–371.

- Bubnova E. N., Nikitin D. A. Fungi in bottom sediments of the Barents and Kara Seas // Russ. J. Mar. Biol. 2017. V. 43. P. 400–406.
- Конова И. В., Сергеева Я. Э., Галанина Л. А., Кочкина Г. А., Иванушкина Н. Е., Озерская С. М. Липогенез грибов *Geomyces pannorum* при воздействии стрессоров // Микробиология. 2009. Т. 78. С. 52–58.
- Konova I. V., Sergeeva Ya. E., Galanina L. A., Kochkina G. A., Ivanushkina N. E., Ozerskaya S. M. Lipid synthesis by *Geomyces pannorum* under the impact of stress factors // Microbiology (Moscow). 2009. V. 78. P. 42–47.
- Кочкина Г. А., Иванушкина Н. Е., Акимов В. Н., Гиличинский Д. А., Озерская С. М. Галописхротолерантные грибы рода *Geomyces* из криопэггов и морских отложений Арктики // Микробиология. 2007. Т. 76. С. 39–47.
- Kochkina G. A., Ivanushkina N. E., Akimov V. N., Gilchinsky D. A., Ozerskaya S. M. Halopsychrotolerant fungi of the genus *Geomyces* from cryopegs and marine sediments of the Arctic // Microbiology (Moscow). 2007. V. 76. P. 39–47.
- Кочкина Г. А., Озерская С. М., Иванушкина Н. Е., Чигинева Н. И., Василенко О. В., Спирина Е. В., Гиличинский Д. А. Разнообразие грибов деятельного слоя Антарктиды // Микробиология. 214. Т. 83. С. 236–244 <https://doi.org/10.7868/s002636561402013x>
- Kochkina G. A., Ozerskaya S. M., Ivanushkina N. E., Chigineva N. I., Vasilenko O. V., Spirina E. V., Gilichinskii D. A. Fungal diversity in the Antarctic active layer // Microbiology (Moscow). 2014. V. 83. P. 94–101.
- Мамаева Е. В., Галахьянц Ю. П., Хабудаев К. В., Петрова Д. П., Погодаева Т. В., Ходжер Т. В., Земская Т. И. Метагеномный анализ микробных сообществ донных осадков шельфа Карского моря и Енисейского залива // Микробиология. 2016. Т. 85. С. 187–198.
- Mamaeva E. V., Galach'yants Y. P., Khabudaev K. V., Petrova D. P., Pogodaeva T. V., Khodzher T. B., Zemskaya T. I. Metagenomic analysis of microbial communities of the sediments of the Kara Sea shelf and the Yenisei Bay // Microbiology (Moscow). 2016. V. 85. P. 220–230.
- Озерская С. М., Кочкина Г. А., Иванушкина Н. Е., Князева Е. В., Гиличинский Д. А. Структура комплексов микромицетов в многолетнемерзлых грунтах и криопэгах Арктики // Микробиология. 2008. Т. 77. С. 542–550.
- Ozerskaya S. M., Kochkina G. A., Ivanushkina N. E., Knyazeva E. V., Gilichinskii D. A. The structure of micro-mycete complexes in permafrost and cryopegs of the Arctic // Microbiology (Moscow). 2008. T. 77. P. 482–489.
- Стахов В. Л., Губин С. В., Максимович С. В., Ребриков Д. А., Савилова А. М., Кочкина Г. А., Озерская С. М., Иванушкина Н. Е., Воробьева Е. А. Микробные сообщества древних семян, извлеченных из многолетнемерзлых плейстоценовых отложений // Микробиология. 2008. Т. 77. С. 396–403.
- Stakhov V. L., Gubin S. V., Maksimovich S. V., Rebrikov D. V., Savilova A. M., Kochkina G. A., Ozerskaya S. M., Ivanushkina N. E., Vorobyova E. A. Microbial communities of ancient seeds derived from permanently frozen Pleistocene deposits // Microbiology (Moscow). 2008. V. 77. P. 348–355.
- Хуснуллина А. И., Биланенко Е. Н., Кураков А. В. Микроскопические грибы донных грунтов Белого моря // Сибирский экологический журнал. 2018. Т. 25. С. 584–598. <https://doi.org/10.15372/SEJ20180507>
- Khusnullina A. I., Bilanenko E. N., Kurakov A. V. Microscopic fungi of White Sea sediments // Contemp. Probl. Ecol. 2018. V. 11. P. 503–513.
- Begmatov S., Savvichev A. S., Kadnikov V. V., Beletsky A. V., Rusanov I. I., Klyuvitkin A. A., Novichkova E. A., Mardanov A. V., Pimenov N. V. Microbial communities involved in methane, sulfur, and nitrogen cycling in the sediments of the Barents Sea // Microorganisms. 2021. V. 9. Art. 2362. <https://doi.org/10.3390/microorganisms9112362>
- Burgaud G., Hué N. T. M., Arzur D., Coton M., Perrier-Cornet J. M., Jebbar M., Barbier G. Effects of hydrostatic pressure on yeasts isolated from deep-sea hydrothermal vents // Res. Microbiol. 2015. V. 166. P. 700–709. <https://doi.org/10.1016/j.resmic.2015.07.005>
- Carré L., Zaccari G., Delfosse X., Girard E., Franzetti B. Relevance of earth-bound extremophiles in the search for extraterrestrial life // Astrobiology. 2022. V. 22. P. 322–367. <https://hal.science/hal-03819312>
- Cox F., Newsham K. K., Bol R., Dungait J. A. J., Robinson C. Not poles apart: Antarctic soil fungal communities show similarities to those of the distant Arctic // Ecol. Lett. 2016. V. 19. P. 528–536. <https://doi.org/10.1111/ele.12587>
- de Hoog G. S., Zalar P., van den Ende B. G., Gunde-Cimerman N. Relation of halotolerance to human-pathogenicity in the fungal tree of life: an overview of ecology and evolution under stress // Adaptation to life at high salt concentrations in Archaea / Eds. Gunde-Cimerman N., Oren A., Plemenitas A. Dordrecht: Springer, 2005. P. 371–397.
- Ding Z., Li L., Che Q., Li D., Gu Q., Zhu T. Richness and bioactivity of culturable soil fungi from the Fildes Peninsula, Antarctica // Extremophiles. 2016. V. 20. P. 425–435. <https://doi.org/10.1007/s00792-016-0833-y>
- Hagestad O. C., Andersen J. H., Altermark B., Hansen E., Rämä T. Cultivable marine fungi from the Arctic Archipelago of Svalbard and their antibacterial activity // Mycology. 2020. V. 11. P. 230–242. <https://doi.org/10.1080/21501203.2019.1708492>
- Hayashi Y., Eguchi H., Toibana T., Mitamura Y., Yaguchi T. Polymicrobial sclerokeratitis caused by *Scedosporium apiospermum* and *Aspergillus cibarius* // Cornea. 2014. V. 33. P. 75–877.
- Ivanushkina N. E., Kochkina G. A., Ozerskaya S. M. Fungi in ancient permafrost sediments of the Arctic and Antarctic regions // Life in Ancient ice / Eds. J. Castello, S. Rogers. Ch. 9. Proc. Prins. Univ. Princeton: Princeton Univ. Press, 2005. P. 127–139.

- Jin L., Quan C., Hou X., Fan S. Potential pharmacological resources: natural bioactive compounds from marine-derived fungi // *Mar. Drugs*. 2016. V. 14. Art. 76. <https://doi.org/10.3390/md14040076>
- Kochkina G. A., Ivanushkina N. E., Lupachev A. V., Starodumova I. P., Vasilenko O. V., Ozerskaya S. M. Diversity of mycelial fungi in natural and human-affected Antarctic soils // *Polar Biol.* 2019. V. 42. P. 47–64. <https://doi.org/10.1007/s00300-018-2398-y>
- Kumar S., Stecher G., Li M., Knyaz C., Tamura K. MEGA X: molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms // *Mol. Biol. Evol.* 2018. V. 35. P. 1547–1549. <https://doi.org/10.1093/molbev/msy096>
- Leong S. L. L., Lantz H., Pettersson O. V., Frisvad J. C., Thrane U., Heipieper H. J., Dijksterhuis J., Grabherr M., Pettersson M., Tellgren-Roth C., Schnürer J. Genome and physiology of the ascomycete filamentous fungus *Xeromyces bisporus*, the most xerophilic organism isolated to date // *Environ. Microbiol.* 2015. V. 17. P. 496–513.
- Luo M., Zang R., Wang X., Chen Z., Song X., Ju J., Huang H. Natural hydroxamate-containing siderophore acremonpeptides A–D and an aluminum complex of acremonpeptide D from the marine-derived *Acremonium persicinum* SCSIO 115 // *J. Nat. Prod.* 2019. V. 82. P. 2594–2600. <https://doi.org/10.1021/acs.jnatprod.9b00545>
- Luo Y., Xu W., Luo Zh.-H., Pang K.-L. Diversity and temperature adaptability of cultivable fungi in marine sediments from the Chukchi Sea // *Bot. Mar.* 2020. V. 63. P. 197–207. <https://doi.org/10.1515/bot-2018-0119>
- Margesin R., Miteva V. Diversity and ecology of psychrophilic microorganisms // *Res. Microbiol.* 2011. V. 162. P. 346–361. <https://doi.org/10.1016/j.resmic.2010.12.004>
- Martorell M. M., Ruberto L. A. M., Fernandez P. M., De Figueroa L. I. C., Mac Cormack W. P. Biodiversity and enzymes bioprospection of Antarctic filamentous fungi // *Antarct. Sci.* 2019. V. 31. P. 3–12. <https://doi.org/10.1017/S0954102018000421>
- Namsaraev Z., Kozlova A., Tuzov F., Krylova A., Izotova A., Makarov I., Bezgreshnov A., Melnikova A., Trofimova A., Kuzmin D., Patrushev M., Toshchakov S. Biogeographic analysis suggests two types of planktonic prokaryote communities in the Barents Sea // *Biology*. 2023. V. 12. Art. 1310. <https://doi.org/10.3390/biology12101310>
- Ogaki M. B., Pinto O. H. B., Vieira R., Neto A. A., Convey P., Carvalho-Silva M., Rosa C. A., Camara P., Rosa L. H. Fungi present in Antarctic deep-sea sediments assessed using DNA metabarcoding // *Microb. Ecol.* 2021. V. 82. P. 157–164. <https://doi.org/10.1007/s00248-020-01658-8>
- Ozerskaya S., Kochkina G., Ivanushkina N., Gilichinsky D. Fungi in permafrost // *Permafrost soils* / Ed. R. Margesin (Austria). Berlin–Heidelberg: Springer Verlag, 2009. P. 85–95. https://doi.org/10.1007/978-3-540-69371-0_7
- Rapp J. Z., Fernández-Méndez M., Bienhold C., Boetius A. Effects of ice-algal aggregate export on the connectivity of bacterial communities in the Central Arctic Ocean // *Front. Microbiol.* 2018. V. 9. Art. 1035.
- Rice A. V., Currah R. S. *Oidiodendron*: A survey of the named species and related anamorphs of *Myxotrichum* // *Stud. Mycol.* 2005. V. 53. P. 83–120. <https://doi.org/10.3114/sim.53.1.83>
- Ryvarden L., Melo I. Poroid fungi of Europe // *Synopsis Fungorum*. V. 37. Oslo: Fungiflora A/S, 2017. 431 p.
- Sarkar S., Singh N. A., Rai N. Xerophilic fungi: physiology, genetics and biotechnology // *Extremophilic fungi* / Eds. Sahay S. Singapore: Springer Nature, 2022. P. 253–270.
- Savvichev A. S., Rusanov I. I., Kadnikov V. V., Beletsky A. V., Zakcharova E. E., Samylin O. S., Sigalevich P. A., Semiletov I. P., Ravin N. V., Pimenov N. V. Biogeochemical activity of methane-related microbial communities in bottom sediments of cold seeps of the Laptev Sea // *Microorganisms*. 2023. V. 11. Art. 250. <https://doi.org/10.3390/microorganisms11020250>
- Sayed A. M., Hassan M. H., Alhadrami H. A., Hassan H. M., Goodfellow M., Rateb M. E. Extreme environments: microbiology leading to specialized metabolites // *J. Appl. Microbiol.* 2020. V. 128. P. 630–657. <https://doi.org/10.1111/jam.14386>
- Shukla S., Shukla H. Ecology, physiology, and diversity of piezophilic fungi // *Extremophilic fungi* / Singapore: Springer Nature Singapore, 2022. P. 141–170. https://doi.org/10.1007/978-981-16-4907-3_8
- Simonato F., Campanaro S., Lauro F. M., Vezzi A., D'Angelo M., Vitulo N., Valle G., Bartlett D. H. Piezophilic adaptation: a genomic point of view // *J. Biotechnol.* 2006. V. 126. P. 11–25. <https://doi.org/10.1016/j.jbiotec.2006.03.038>
- Wang Y. N., Meng L. H., Wang B. G. Progress in research on bioactive secondary metabolites from Deep-Sea derived microorganisms // *Mar. Drugs*. 2020. V. 18. Art. 614. <https://doi.org/10.3390/md18120614>
- Yurchenko A. N., Girich E. V., Yurchenko E. A. Metabolites of marine sediment-derived fungi: Actual trends of biological activity studies // *Mar. Drugs*. 2021. V. 19. P. 88. <https://doi.org/10.3390/md19020088>

Fungi of the Arctic Seas

G. A. Kochkina^{1, *}, I. P. Pinchuk¹, N. E. Ivanushkina¹, A. N. Avtukh¹, and N. V. Pimenov²

¹*Skryabin Institute of Biochemistry and Physiology of Microorganisms, Pushchino Scientific Center for Biological Research, Russian Academy of Sciences, 142290, Pushchino, Russia*

²*Research Center of Biotechnology, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia*

**e-mail: gak@dol.ru*

Received November 10, 2023; revised November 19, 2023; accepted November 28, 2023

Abstract—The abundance and diversity of mycelial fungi in the bottom sediments of the Arctic Ocean seas (the Greenland, Barents and Kara seas) were studied. Samples of the surface bottom sediments were collected during the 84th (July–August 2021) and 86th (October–November 2021) cruises of RV *Akademik Mstislav Keldysh*. The taxonomic affiliation of the isolated fungi was determined using polyphasic taxonomy. The isolated fungi belonged to 16 genera of different classes of ascomycetous, basidiomycetous, and zygomycetous fungi. The effect of cultivation temperature and different NaCl concentrations on fungal growth was determined, as well as the effect of cultivation conditions on the fatty acid profile for the strains capable of growth on media with increased osmotic potential. While fatty acid composition was shown to be affected by changes in environmental conditions, the response to osmotic stress differed among the studied cultures from deep-sea sediments.

Keywords: filamentous fungi, bottom sediments, biodiversity, seas of the Arctic Ocean