

Микроскопические грибы донных грунтов Белого моря

А. И. ХУСНУЛЛИНА, Е. Н. БИЛАНЕНКО, А. В. КУРАКОВ

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
119234, Москва, Ленинские горы, 1, стр. 12
E-mail: kurakov57@mail.ru

Статья поступила 20.02.2018

Принята к печати 30.03.2018

АННОТАЦИЯ

Определена численность, таксономическая структура комплекса микроскопических грибов в донных грунтах Белого моря и выявлены виды, способные к жизнедеятельности в зоне литорали и на глубинах от 10 до 30 м. Численность грибов в грунтах небольшая (от сотен до нескольких тысяч жизнеспособных зачатков в 1 г), а видовое богатство довольно значительное. Всего выделено 70 видов, большинство из них (90 %) составили анаморфы аскомицетов порядков Capnodiales, Eurotiales, Нурокреалес, Микроаскалес, Плеоспоралес, Сахаромыцеталес и Incertae sedis, в меньшей степени представлены зигомицеты (8 %) порядков Мукоралес и Умбелопсидалес и базидиомицеты (2 %) порядка Агарикалес. Грибы, активно функционирующие в грунтах, установлены по способности развиваться на внесенных органических субстратах (крахмале, целлюлозе, хитине, кусочках таллома ламинарии), по способности к росту на средах с морской водой, при низких температурах и при разном уровне обеспеченности кислородом, т. е. в условиях, имитирующих таковые изучаемого экотопа. В эту группу входят *Paradendryphiella salina*, *Acremonium tubakii*, *A. potronii*, *Pseudeurotium hygrophilum*, *Pseudogymnoascus pannorum*, *Emericellopsis sphaerospora*, *Oidiodendron periconioides*, *Parengyodontium album*, *Lecanicillium muscarium*, представители родов *Tolypocladium*, *Sarocladium*. Это виды, характерные для морских и холодных местообитаний. Среди них присутствуют известные хитинолитики, ассоцианты насекомых и водорослей, многие могут расти в анаэробных условиях. У ряда видов эта способность обнаружена впервые (*Aspergillus brasiliensis*, *A. sydowii*, *Cladosporium cladosporioides*, *Emericellopsis sphaerospora*, *Oidiodendron periconioides*, *Pseudeurotium hygrophilum*, *Tolypocladium cylindrosporium*, *T. tundrense*, *Umbelopsis vinacea*, *Penicillium* spp. и *Talaromyces* spp.). В дальнейшем требуются исследования по детальной экофизиологической характеристике морских изолятов тех видов, которые могут активно функционировать в донных грунтах.

Ключевые слова: грибы донных грунтов, Белое море, морские микромицеты, селективное выделение, видовое разнообразие, анаэробный рост.

Современные представления о видовом составе, распространении и функциях грибов в морях довольно ограничены. Вместе с тем это важные для водных экосистем организмы. Они являются деструкторами органических веществ, патогенами водорослей, бес-

позвоночных, рыб и теплокровных животных [Пивкин и др., 2006; Raghukumar, 2017]. К настоящему времени подавляющее большинство работ посвящено изучению микобиоты различных экотопов (морской воды, пены, илов, коралловых рифов, ассоциантов водо-

рослей, беспозвоночных) в теплых и умеренно теплых водах Мирового океана [Kohlmeyer J., Kohlmeyer E., 1979; Rice, Currah, 2005; Пивкин и др., 2006; Damare et al., 2006; Zuccaro et al., 2008; Besitulo et al., 2010; Arfi et al., 2012; Gnavi et al., 2017; Raghukumar, 2017]. О составе грибов в северных морях, особенно в их донных отложениях, имеется скудная информация [Худякова и др., 2000; Пивкин и др., 2006; Raghukumar, 2017]. Только в единичных работах содержатся сведения о микробиоте донных грунтов Белого моря [Артемчук, 1981; Бубнова, 2009; Бубнова, Коновалова, 2015]. В них дается таксономическая структура комплекса микромицетов с учетом частоты выделения видов, в ряде случаев их некоторые физиологические свойства. Однако нет возможности сделать вывод о том, какие виды могут функционировать в условиях донных грунтов, а не находятся в них в виде покоящихся структур.

В то же время знание грибной биоты донных грунтов как ключевой экониши, где идет деструкция органических остатков, необходимо для понимания специфики распространения грибов в Мировом океане и их функциональной роли в морских экосистемах. Интерес к этой топической группе грибов обусловлен и возможностью обнаружения среди них новых таксонов со свойствами, нужными для биоиндустрии и медицины [Bugni et al., 2004; Пивкин и др., 2006].

Для выявления грибов, способных к жизнедеятельности в донных грунтах, необходимо применение селективных сред (в первую очередь приготовленных на морской воде со слабощелочным значением рН) и инкубация посевов в условиях, характерных для этих экотопов (при низких температурах и разном уровне обеспечения кислородом). Прямым подходом для установления активно развивающихся грибов в каком-либо местообитании можно считать их непосредственное выделение под контролем микроскопа из развивающегося мицелия с различных субстратов-приманок (растительных или животных остатков, хлопчатобумажной ткани и т. д.), которые стерильными внесены и проинкубированы *in vitro* или *in situ*.

Цель работы – характеристика таксономического состава и количественный анализ

микроскопических грибов в донных грунтах Белого моря на основе методов посева и использования субстратов-приманок, выявление видов, способных к функционированию в этих экотопах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Пролив Великая Салма, где проводили исследования, расположен на юго-западном побережье Кандалакшского залива Белого моря (координаты: 66°33'14" с. ш., 33°07'26" в. д.) (рис. 1).

Образцы. Изучали верхние слои (до 3–5 см) донных грунтов, которые в Кандалакшском заливе сформированы песком и галькой с примесью ила [Медведев и др., 1970]. Среднемесячная температура воды и грунтов в зоне литорали варьирует от –0,3 до 13,8 °С, на глубине 10 м от –1,2 до 12,6 °С, 20 м – от –0,9 до 7,8 °С, 30 м – от –0,7 до 3,9 °С, максимальное значение температуры воды 26,7 °С, соленость поверхностных вод составляет 26 ‰, глубинных вод – до 31 ‰ (http://data.oceaninfo.info/atlas/Balt/3_watertemp_stats_table_8621569TWMR.html). Насыщенность вод кислородом в начале лета в Кандалакшском заливе находится в среднем на уровне 97 %, иногда достигая в холодные годы рекордных 158,7 %, что связано с массовым фотосинтезом. К середине лета происходит размножение зоопланктона, и уровень насыщенности кислородом падает до 93–94 % у поверхности и 83 % у дна, еще ниже он в донных грунтах [Добровольский, Залогин, 1982]. Сезонные и суточные колебания количества растворенного кислорода особенно велики в грунтах, богатых отложениями органических остатков. Содержание органических веществ в поверхностном слое ила донных грунтов составляет 1,58–3,82 мг/г белков и 2,39–4,04 мг/г углеводов, при этом содержание последних падает с увеличением глубины, а количество первых остается практически неизменным [Агатова и др., 2012].

Образцы отбирали в 3-кратной повторности в зоне литорали и с глубин 10, 20 и 30 м методом дайвинга в стерильные пластиковые флаконы в летние сезоны 2014–2016 гг. В местах отбора донных грунтов зарегистрирова-



Рис. 1. Схема расположения пролива Великая Салма на юго-западном побережье Кандалакшского залива Белого моря

ны остатки водорослей. Посев проводили в день отбора образцов или после нескольких суток их хранения при +4 °С.

Методы изоляции и оценки относительного обилия видов. Грибы изолировали из донных грунтов несколькими методами. Повторность образцов в посевах 3–6-кратная, чашек Петри из каждого образца 3-кратная при каждом способе посевов.

1. Посев из разведения 1 : 10 на сусло-агар, приготовленный на морской воде (САм). Для подавления роста бактерий в среду добавляли антибиотики рифампицин (0,5 г/л), стрептомицин (0,5 г/л), пенициллин, левомецетин (0,5 г/л) [Пивкин и др., 2006]. Навеску образца массой 1 г переносили в пробирку с 10 мл стерильной воды, перемешивали на мешалке “Вортекс” в течение 5 мин. Проводили поверхностный посев – по 0,5 мл и 1 мл суспензии вносили в чашки со средой САм, шпателем распределяли по поверхности среды. При глубинном посеве 1 мл суспензии помещали в стерильные чашки Петри и заливали 10 мл расплавленной, охлажденной до 40 °С среды (САм), после чего ее перемешивали [Пивкин и др., 2006].

2. При посеве мелкоземом частицы песка и ила (0,005–0,015 г) раскладывали равномерно на поверхность САм и инкубировали в аэробных условиях при +25 и +5 °С. Посевы периодически просматривали и отсеивали разные морфотипы колоний для идентификации.

Рассчитывали общее число колониеобразующих единиц (КОЕ) в 1 г воздушно-сухого грунта, относительное обилие представителей разных видов (как процентное отношение числа колоний вида к общему числу колоний). Математическая обработка данных проведена и применением программы Excel 6.0.

3. Для выделения грибов, развивающихся на субстратах-приманках, использовали стерильные полоски фильтровальной бумаги (ФБ), крахмал водорастворимый, порошковый хитин и кусочки таллома водоросли *Laminaria saccharina*. Образцы, пропитанные морской водой, помещали в стерильные чашки Петри диаметром 35 мм. На их поверхность наносили в виде полоски 10 × 32 мм субстрат-приманку с добавкой антибактериального антибиотика (рифампицина). Чашки инкубировали во влажной камере при +5 °С и периодически просматривали. Мицелий, появ-

ляющийся на субстрате, изолировали стерильной препаровальной иглой под контролем стереоскопического микроскопа на сусло-агар (СА). Оценивали площадь покрытия мицелием разных видов грибов поверхности субстрата в процентах от его общей поверхности.

4. Выделение грибов в анаэробных условиях проводили методом посева мелкозема из разведений свежих образцов донных грунтов на СА. Для подавления роста бактерий в стерильную, расплавленную среду добавляли антибиотики стрептомицин и хлорамфеникол в концентрации 200 мг/л среды. Чашки Петри с посевным материалом помещали в специальные пластиковые боксы ("BioMérieux Co", Франция) и инкубировали в течение 30–40 сут в анаэробных условиях при +5 °С. Анаэробиз создавали с помощью газовых анаэробных пакетов "GENbox anaer" ("BioMérieux Co", Франция). Поглощение кислорода и повышение уровня диоксида углерода в боксах происходило в течение 2,5 ч. Анаэробные условия в них контролировали индикаторами на основе резазурина ("Oxoid Limited", Англия) [Кураков и др., 2011].

Идентификация грибов. Чистые культуры грибов хранили в пробирках со скопленным СА при +5 °С. Идентификацию культур проводили по морфолого-культуральным признакам на СА и агар Чапека с использованием определителей [Gams, 1971; Kohlmeyer J., Kohlmeyer E., 1979; Bissett, 1983; Zare, Gams, 2001; Klich, 2002; Rice, Currah, 2005; Crous et al., 2007; Domsch et al., 2007; Seifert et al., 2011; и др.] и по генетическим признакам с помощью ПЦР и дальнейшего секвенирования ITS-региона рДНК. Мицелий получали культивированием чистых культур на СА или на жидком сусле при 25 °С в течение 7–20 сут в зависимости от роста гриба, отделяли от среды и растирали с жидким азотом в стерильной керамической ступке. Выделение ДНК проводили СТАВ буфером (0,5 М NaCl, 10 mM *трис*-HCl (pH 7,5), 10 mM EDTA, 2 % (w/v) СТАВ) по стандартному протоколу экстракции [Rogers, Bendich, 1985]. Для амплификации рДНК использовали универсальные праймеры ITS1 и ITS4 (TCCGTAGGTGAACCTGCGG/TCCTCCGCT

TATTGATATGC) с применением стандартных ПЦР-протоколов [White et al., 1990]. ПЦР осуществляли HS Taq ДНК-полимеразой производства компании "Евроген" (Россия). Фрагменты ДНК разделяли стандартным электрофорезом в 1,2%-м агарозном геле с добавлением EtBr. В качестве буферной системы использовали *трис*-ацетат-ЭДТА-буфер (ТАЕ). После электрофореза гели анализировали в УФ-свете с длиной волны 360 нм. Ампликон экстрагировали из геля с помощью набора CleanUp Mini компании "Евроген". Секвенирование последовательностей проводила компания "Евроген". ДНК секвенировали с использованием набора реактивов BigDye® Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kit (Applied Biosystems, CA, USA) на автоматическом секвенаторе Applied Biosystems 3730 xl (Applied Biosystems, CA, USA). Полученные последовательности нуклеотидов использовали для поиска соответствия в GenBank для видового определения с помощью программы BLASTn.

Названия и положение таксонов актуализировали в соответствии с современной таксономической базой данных Index Fungorum (www.indexfungorum.org/Names/fungic.asp).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Количество грибов в верхних слоях грунтов литорали и с глубин 10–30 м варьировало от 170 до 3000 колониеобразующих единиц (КОЕ) в 1 г. Такое число культивируемых пропагул выявляли как в аэробных, так и анаэробных условиях, при 25 и 5 °С инкубации посевов. Отмечена некоторая тенденция снижения численности КОЕ с повышением глубины отбора образцов.

Из донных грунтов Белого моря выделено 278 изолятов, 251 – методом посева и 27 культур – непосредственно с субстратов, инкубировавшихся на поверхности грунтов. 241 чистая культура идентифицирована с помощью как культурально-морфологического, так и молекулярно-генетического анализов. Всего выделено 70 видов, которые относились к 26 родам, 18 семействам, 10 порядкам, восьми классам и трем отделам (табл. 1). Список видов, изолированных разными методами из донных грунтов литорали и с глубин 10–30 м, приведен в табл. 2. Наи-

Таксономическая принадлежность грибов, изолированных из донных грунтов Белого моря

Отдел	Класс	Порядок	Число видов порядка	Представленность видов порядка, %
Ascomycota	Eurotiomycetes	Eurotiales	33	47,1
	Sordariomycetes	Hypocreales	22	31,4
		Microascales	2	2,9
		Leotiomycetes	Incertae sedis	3
	Dothideomycetes	Capnodiales	1	1,4
		Pleosporales	2	2,9
	Saccharomycetes	Saccharomycetales	1	1,4
Zygomycota	Mucoromycetes	Mucorales	3	4,3
	Incertae sedis	Umbelopsidales	2	2,9
Basidiomycota	Agaricomycetes	Agaricales	1	1,4

более разнообразным в таксономическом отношении оказался отдел Ascomycota, который включал порядки и семейства Hypocreales (Nectriaceae, Cordycipitaceae, Ophiocordycipitaceae, Hypocreaceae, Stachybotryaceae и Incertae sedis), Microascales (Microascaceae), Eurotiales (Trichocomaceae), Capnodiales (Cladosporiaceae), Pleosporales (Pleosporaceae), Saccharomycetales (Debaryomycetaceae), Incertae sedis (Muxotrichaceae и Pseudoeurotiaceae). К отделу Zygomycota принадлежали представители порядков Mucorales (Cunninghamellaceae, Mucoraceae, Rhizopodaceae) и Umbelopsidales (Umbelopsidaceae), к отделу Basidiomycota – Agaricales (Psathyrellaceae).

Отдел Zygomycota представлен видами *Abidia caerulea*, *Mucor hiemalis*, *Rhizopus arrhizus*, *Umbelopsis ramanniana* и *U. vinacea* (см. табл. 2). Наиболее часто изолируемые дрожжевые грибы принадлежали к виду *Meyerozyma guilliermondii* (Ascomycota, Saccharomycetes, Saccharomycetales, Debaryomycetaceae). Один из стерильных мицелиев, идентифицированный с помощью молекулярных методов, отнесен к виду базидиомицетов *Coprinellus disseminatus*. Подавляющее же большинство видов, выделенных из донных отложений Белого моря, относились к мицелиальным анаморфным видам аскомицетного аффинитета (Ascomycota) (см. табл. 1, 2). Самое большое число видов (33) содержалось среди грибов порядка Eurotiales класса Eurotiomycetes (47,1 % от всех выявленных видов), затем следовал порядок Hypocreales

класса Sordariomycetes (31,4 %). Все другие порядки представлены 1–3 видами, что соответствовало 1,4–4,3 % от общего числа обнаруженных в донных грунтах видов (см. табл. 1). Наиболее насыщенными по числу видов оказались роды *Penicillium* (25 видов), *Trichoderma* (шесть видов), *Talaromyces* (пять видов), *Aspergillus* (четыре вида), *Acremonium* (три вида), *Tolyposcladium* (три вида) (см. табл. 2). Представители 26 видов выделены из донных грунтов не только при аэробной, но и при анаэробной инкубации посевов. Это *Cladosporium cladosporioides*, *Emericellopsis sphaerospora*, *Lecanicillium muscarium*, *Oidiodendron periconioides*, *Pseudoeurotium hygrophilum*, *Talaromyces variabilis*, *T. verruculosus*, *Tolyposcladium cylindrosporium*, *T. inflatum*, *T. tundrense*, *Umbelopsis vinacea* и ряд видов родов *Penicillium*, *Trichoderma*, *Aspergillus*, *Fusarium* (см. табл. 2).

Обнаружены различия комплексов грибов донных грунтов при движении от литорали к глубине 30 м. Обилие многих видов родов *Aspergillus*, *Penicillium*, *Alternaria*, *Stachybotrys* уменьшалось, или они не выделялись из образцов с больших глубин. Обилие видов *Mucor hiemalis*, *Paradendryphiella salina*, *Cladosporium cladosporioides*, *Fusarium* spp., *Acremonium* spp., *Talaromyces* spp., *Umbelopsis* spp. существенно не менялось. У *Aspergillus sydowii*, *Meyerozyma guilliermondii*, *Penicillium aurantiogriseum*, *P. dipodomys*, *P. janczewskii*, *P. montanense*, *Pseudogymnoascus pannorum*, *P. hygrophilum*, *Tolyposcladium* spp., *Trichoderma* spp. и некоторых других обилие возрастало с глуби-

Т а б л и ц а 2

Виды грибов, изолированные из донных грунтов литорали и с глубин 10–30 м Белого моря¹

Вид	Глубина, м								
	Литораль		10		20		30		
	5 °С	25 °С	5 °С	25 °С	5 °С	25 °С	5 °С	25 °С	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	
<i>Absidia caerulea</i> Bainier ²								O ₂ +	
<i>Acremonium potronii</i> Vuill.								O ₂ +	
<i>Acremonium</i> sp.1 ³	O ₂ +						O ₂ +		
<i>A. tubakii</i> W. Gams		O ₂ +							
<i>Alternaria</i> sp.1 ³		O ₂ +	O ₂ +						
<i>Aspergillus brasiliensis</i> Varga, Frisvad et Samson ³	O ₂ +	O ₂ +					O ₂ +		
<i>A. flavus</i> Link		O ₂ +							
<i>A. sydowii</i> (Bainier et Sartory) Thom et Church ²	O ₂ -			O ₂ +					
<i>A. tamarii</i> Kita									O ₂ +
<i>Cladosporium cladosporioides</i> (Fresen.) G. A. de Vries ²	O ₂ +		O ₂ +			O ₂ -			O ₂ +
<i>Coprinellus disseminatus</i> (Pers.) J. E. Lange ^{2, 3}							O ₂ +		
<i>Emericellopsis sphaerospora</i> Udagawa et Furuya						O ₂ -			
<i>Fusarium culmorum</i> (Wm. G. Sm.) Sacc. ⁴	O ₂ -								
<i>F. oxysporum</i> Schltdl			O ₂ +			O ₂ +			O ₂ -
<i>Gibberella zeae</i> (Schwein.) Petch		O ₂ +							
<i>Lecanicillium muscarium</i> (Petch) Zare et W. Gams			O ₂ +			O ₂ -			
<i>Meyerozyma guilliermondii</i> (Wick.) Kurtzman et M. Suzuki ^{2, 4}	O ₂ +		O ₂ +			O ₂ +	O ₂ +	O ₂ +	O ₂ -
<i>Mucor hiemalis</i> Wehmer ^{3, 4}	O ₂ +		O ₂ +	O ₂ -		O ₂		O ₂ +	
<i>Oidiodendron periconioides</i> Morrall ^{2, 4}						O ₂ -	O ₂ +		
<i>Paradendryphiella salina</i> (G. K. Sutherl.) Woudenb. et Crous ⁴	O ₂ +					O ₂ +		O ₂ +	
<i>Parengyodontium album</i> (Lim- ber) C. C. Tsang, J. F. W. Chan, W. M. Pong, J. H. K. Chen, A. H. Y. Ngan, M. Cheung, C. K. C. Lai, D. N. C. Tsang, S. K. P. Lau, P. C. Y. Woo						O ₂ +			
<i>Penicillium antarcticum</i> A. D. Ho- cking & C. F. McRae ⁴						O ₂ +			

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>P. aurantiogriseum</i> Dierckx ²	O ₂ + O ₂ -	O ₂ +	O ₂ +	O ₂ + O ₂ -	O ₂ -		O ₂ + O ₂ -	O ₂ +
<i>P. brevicompactum</i> Dierckx ³	O ₂ +		O ₂ +		O ₂ +		O ₂ +	
<i>P. chysogenum</i> Thom ⁴	O ₂ +		O ₂ +					
<i>P. citrinum</i> Thom					O ₂ +			
<i>P. dipodomys</i> (Frisvad, Filt. et Wichlow) Banke, Frisvad et S. Rozend	O ₂ + O ₂ -	O ₂ +			O ₂ +		O ₂ +	
<i>P. echinulatum</i> E. Dale ^{3, 4}	O ₂ +							
<i>P. expansum</i> Link	O ₂ +							
<i>P. janczewskii</i> K. M. Zaleski					O ₂ + O ₂ -			
<i>P. jensenii</i> K. M. Zaleski		O ₂ +						
<i>P. lanosum</i> Westling					O ₂ +			
<i>P. lemhi-flumine</i> S. W. Peterson, Jurjevic et Frisvad ⁴		O ₂ +						
<i>P. montanense</i> M. Chr. et Baccus ^{2, 4}					O ₂ -			O ₂ +
<i>P. oxalicum</i> Currie et Thom							O ₂ +	
<i>P. roqueforti</i> Thom ³	O ₂ +	O ₂ +			O ₂ +			
<i>P. roseopurpureum</i> Dierckx**	O ₂ -	O ₂ +						
<i>P. sanguifluum</i> (Sopp) Biourge ⁴								O ₂ +
<i>P. simplicissimum</i> (Oudem.) Thom					O ₂ +			
<i>P. solitum</i> Westling ³		O ₂ +			O ₂ -			
<i>P. spinulosum</i> Thom ²	O ₂ + O ₂ -	O ₂ +	O ₂ + O ₂ -		O ₂ + O ₂ -	O ₂ +	O ₂ +	
<i>Penicillium</i> sp. 1 ³					O ₂ +			
<i>Penicillium</i> sp. 2 ³							O ₂ +	
<i>P. thomii</i> Maire	O ₂ + O ₂ -	O ₂ +					O ₂ +	
<i>P. verrucosum</i> Dierckx ²	O ₂ -		O ₂ +	O ₂ +			O ₂ +	
<i>P. waksmanii</i> K. M. Zaleski ⁴					O ₂ +			
<i>Pseudeurotium hygrophilum</i> (Sogonov, W. Gams, Summerb. et Schroers) Minnis et D. L. Lindner ²	O ₂ + O ₂ -				O ₂ + O ₂ -		O ₂ -	
<i>Pseudogymnoascus pannorum</i> (Link) Minnis et D. L. Lindner ^{2, 4}	O ₂ +		O ₂ +		O ₂ + O ₂ -		O ₂ +	
<i>Rhizopus arrhizus</i> A. Fisch ⁴		O ₂ +						
<i>Sarocladium strictum</i> (W. Gams) Summerb. ^{3, 4}						O ₂ +		
<i>Scopulariopsis asperula</i> (Sacc.) S. Hughes	O ₂ +							
<i>Scopulariopsis</i> sp.1			O ₂ +		O ₂ +			
<i>Simplicillium lamellicola</i> (F. E. V. Sm.) Zare & S. Gams ⁴					O ₂ +			
<i>Stachybotrys chartarum</i> (Ehrenb.) S. Hughes ^{3, 4}	O ₂ +							

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Talaromyces diversus</i> (Raper et Fennell) Samson, N. Yilmaz et Frisvad ^{3, 4}				O ₂ +		O ₂ +		
<i>T. funiculosus</i> (Thom) Samson, N. Yilmaz, Frisvad et Seifert		O ₂ +						
<i>T. minioluteus</i> (Dierckx) Samson, N. Yilmaz, Frisvad et Seifert ⁴							O ₂ +	
<i>T. variabilis</i> (Sopp) Samson, N. Yilmaz, Frisvad et Seifert ^{2, 4}	O ₂ -	O ₂ +				O ₂ +		O ₂ +
<i>T. verruculosus</i> (Peyronel) Samson, N. Yilmaz, Frisvad et Seifert	O ₂ +							
<i>Tolypocladium cylindrosporum</i> W. Gams ²	O ₂ +		O ₂ -		O ₂ +		O ₂ +	
<i>T. inflatum</i> W. Gams ^{2,4}	O ₂ +		O ₂ +	O ₂ +	O ₂ +	O ₂ +	O ₂ +	O ₂ +
<i>T. tundrense</i> Bissett					O ₂ -			
<i>Trichoderma atroviride</i> P. Karst.				O ₂ +				
<i>T. aureoviride</i> Rifai ³		O ₂ +		O ₂ +		O ₂ +		
<i>T. harzianum</i> Rifai ⁴	O ₂ -	O ₂ +		O ₂ +				
<i>T. minutisporum</i> Bissett ⁴							O ₂ +	
<i>T. piluliferum</i> J. Webster et Rifai							O ₂ +	
<i>T. polysporum</i> (Link) Rifai ³					O ₂ +			
<i>Umbelopsis ramanniana</i> (Möller) W. Gams ⁴	O ₂ +		O ₂ +		O ₂ -		O ₂ +	
<i>U. vinacea</i> (Dixon-Stew.) Arx ^{2, 4}	O ₂ +		O ₂ +		O ₂ +			O ₂ +
					O ₂ -			

Примечание. ¹ – выделение грибов глубинным и поверхностным посевом из разведений и мелкоземом грунтов на САМ, непосредственно с субстратов-приманок, при инкубации в аэробных и/или анаэробных условиях (O₂+, O₂-), при двух температурных режимах, пустая клетка – вид не выделен; ² относительное обилие вида – более 3 %, ³ 1–3 %, остальные виды – менее 1 %; ⁴ вид определен по культурально-морфологическим и генетическим признакам.

ной. Такие виды, как *Coprinellus disseminatus*, *Emericellopsis sphaerospora*, *Oidiodendron periconioides*, *Parengyodontium album*, *Penicillium antarcticum*, *Sarocladium strictum*, *Simplicillium lamellicola* и ряд других, выделены только из донных грунтов с глубин 10–30 м.

Проведение инкубации посевов при характерной температуре для морских донных грунтов (5 °С) не только в аэробных, но и в анаэробных условиях, на средах с морской водой, позволило очертить круг видов, которые могут обитать в изучаемом экотопе (табл. 3). На основании приведенных критериев в эту группу можно включить *Cladosporium cladosporioides*, *Emericellopsis sphaero-*

spora, *Fusarium oxysporum*, *Lecanicillium muscarium*, *Oidiodendron periconioides*, *Penicillium janczewskii*, *P. aurantiogriseum*, *P. montanense*, *P. solitum*, *Pseudeurotium hygrophilum*, *Pseudogymnoascus pannorum*, *Tolypocladium cylindrosporum*, *T. inflatum*, *T. tundrense*, *Trichoderma polysporum*, *Umbelopsis vinacea* (см. табл. 3).

Установлен состав видов грибов, развивающихся при низкой температуре на поверхности различных субстратов (крахмал, целлюлоза в виде фильтровальной бумаги, хитин, кусочки ламинарии) в донных грунтах (рис. 2). Хороший рост мицелия наблюдали после первого месяца инкубации, до этого

Таксономическая принадлежность грибов, способных к обитанию в донных грунтах Белого моря

Показатель	Число / список видов
Общее число обнаруженных видов с применением всех методов и условий изоляции штаммов	70
Число видов, представители которых изолированы при 5 °С в аэробных условиях	51
Число видов, представители которых изолированы при 5 °С в анаэробных условиях	23
Виды, изолированные при 5 °С в аэробных и анаэробных условиях из образцов с глубин 10–30 м, на среде с морской водой	16 / <i>Cladosporium cladosporioides</i> , <i>Emericellopsis sphaerospora</i> , <i>Fusarium oxysporum</i> , <i>Lecanicillium muscarium</i> , <i>Oidiodendron. periconioides</i> , <i>Penicillium aurantiogriseum</i> , <i>P. janczewskii</i> , <i>P. montanense</i> , <i>P. solitum</i> , <i>Pseudodeurotium hygrophilum</i> , <i>Pseudogymnoascus pannorum</i> , <i>Tolypocladium cylindrosporum</i> , <i>T. inflatum</i> , <i>T. tundrense</i> , <i>Tichoderma polysporum</i> , <i>Umbelopsis vinacea</i>
Виды, выделенные непосредственно с субстратов, внесенных в донные грунты (с глубин 10–30 м)	17 / <i>Penicillium antarcticum</i> , <i>P. aurantiogriseum</i> , <i>P. brevicompactum</i> , <i>P. chrysogenum</i> , <i>P. dipodomyis</i> , <i>P. expansum</i> , <i>P. simplicissimum</i> , <i>P. verrucosum</i> , <i>P. waksmanii</i> , <i>Penicillium</i> spp., <i>Mucor hiemalis</i> , <i>Paranguodontium album</i> , <i>Pseudogymnoascus pannorum</i> , <i>Sarocladium bactrocephalum</i> , <i>Simplicillium lamellicola</i> , <i>Scopulariopsis</i> sp.1
Виды, способные к обитанию в донных грунтах Белого моря)*	18 / <i>Aspergillus sydowii</i> , <i>Cladosporium cladosporioides</i> , <i>Fusarium oxysporum</i> , <i>Meyerozyma guilliermondii</i> , <i>Mucor hiemalis</i> , <i>Paradendryphiella salina</i> , <i>Penicillium aurantiogriseum</i> , <i>P. dipodomyis</i> , <i>P. montanense</i> , <i>P. solitum</i> , <i>P. spinulosum</i> , <i>P. verrucosum</i> , <i>Talaromyces variabilis</i> , <i>Tolypocladium cylindrosporum</i> , <i>T. inflatum</i> , <i>T. harzianum</i> , <i>Tichoderma polysporum</i> , <i>Umbelopsis vinacea</i>

* Виды активно развивались на субстратах, внесенных в грунты, и/или часто выделялись на среды с морской водой в условиях, приближенных к таковым в грунтах.




на субстратах и поверхности грунтов обнаруживали только редкие гифы. Ко второму месяцу покрытие мицелием данных поверхностей достигало 45–90 % от их общей площади. Видовой состав грибов, разрушающих различные субстраты, отличался в образцах донных грунтов, отобранных с разной глубины, и зависел от внесенного субстрата (см. рис. 2). Наиболее разнообразным по видовому составу оказалось сообщество грибов, развивающееся на фрагментах таллома ламинарии, наиболее простым – на целлюлозе. Комплекс грибов, разлагающих в донных грунтах хитин и крахмал, занимал промежуточное положение по богатству видов.

Среди видов, наиболее активно колонизирующих различные субстраты в донных

грунтах, преобладали *Pseudogymnoascus pannorum*, *Penicillium aurantiogriseum*. В грунтах литорали и на глубине 10 м в грибных сообществах доминировали виды рода *Penicillium*, в меньшей мере представлены *Pseudogymnoascus pannorum*, *Scopulariopsis asperula*, *Scopulariopsis* sp. и *Mucor hiemalis*. В донных грунтах с больших глубин на внесенных субстратах активно развивался *Pseudogymnoascus pannorum*, а также *Simplicillium lamellicola*, *Sarocladium bactrocephalum*, *Paranguodontium album*, *Penicillium waksmanii*, *P. antarcticum* (см. рис. 2). В донных грунтах с глубины 30 м на разных субстратах преимущественно развивался *Pseudogymnoascus pannorum*.

Видовой состав грибных сообществ на субстратах, типичных для донных грунтов с глу-

Субстрат	Литораль	Глубина, м		
		10	20	30
Крахмал	<i>Penicillium</i> (<i>P. brevicompactum</i> , <i>P. dipodomys</i> , <i>Penicillium</i> sp.1)			
		<i>Simplicillium lamelicola</i>		
				<i>Pseudogymnoascus pannorum</i>
Целлюлоза	<i>P. expansum</i>			
	<i>P. aurantiogriseum</i>			
		<i>P. simplicissimum</i>		
				<i>Penicillium</i> sp.2
Кусочки таллома <i>Luminaria sacharina</i>	<i>P. aurantiogriseum</i>			
		<i>P. brevicompactum</i>		
		<i>P. chrysogenum</i>		
		<i>P. verrucosum</i>		
			<i>Scopulariopsis</i> sp.1	
			<i>P. waksmanii</i>	
			<i>P. antarcticum</i>	
				<i>Pseudogymnoascus pannorum</i>
Хитин	<i>Scopulariopsis asperula</i>			*
		<i>Pseudogymnoascus pannorum</i>		
			<i>Mucor hiemalis</i>	
			<i>Sarocladium bactrocephalum</i>	
			<i>Parengyodontium album</i>	

Рис. 2. Видовой состав грибных сообществ на различных субстратах в донных грунтах:  – обилие > 25 %,  – 5–25 % и  – < 5 %; * по составу грибов на хитине для образцов с глубины 30 м данных нет

бин 10–30 м, включал *Penicillium brevicompactum*, *P. antarcticum*, *P. aurantiogriseum*, *P. chrysogenum*, *P. dipodomys*, *P. simplicissimum*, *P. expansum*, *P. verrucosum*, *P. waksmanii*, *Penicillium* spp., *Mucor hiemalis*, *Parengyodontium album*, *Pseudogymnoascus pannorum*, *Sarocladium bactrocephalum*, *Simplicillium lamelicola*, *Scopulariopsis* sp.1 (см. табл. 3). Некоторые виды, развившиеся на внесенных в донные грунты субстратах, отмечены и в посевах на среде (*Penicillium dipodomys*, *P. aurantiogriseum*, *Mucor hiemalis*, *Pseudo-*

gymnoascus pannorum), другие выявлены только на внесенных в грунты субстратах (*Parengyodontium album*, *Sarocladium bactrocephalum*, *S. strictum*, *Scopulariopsis asperula*, *Simplicillium lamelicola*).

ОБСУЖДЕНИЕ

Выделение гриба из различных местобитаний, в том числе из донных грунтов, на стандартные рекомендуемые питательные среды не доказывает, что этот вид в них

активен. Он, возможно, покоится в виде спор или фрагментов гиф, а действительным критерием его жизнедеятельности может служить способность прорасти и формировать мицелий в естественных условиях. Именно поэтому авторами использованы, наряду с общепринятыми методами изоляции грибов, подходы, имитирующие условия в морских донных грунтах. Они позволили выделить грибы, способные к росту в условиях недостатка кислорода, концентрации солей, соответствующих морской воде, низкой температуре, развивающиеся в донных грунтах на полисахаридах, входящих в состав панцирей беспозвоночных животных и водорослей (хитине, крахмале, целлюлозе), а также на более сложном субстрате – фрагментах таллома ламинарии.

Количество грибов, выделяемых на питательные среды из донных грунтов Белого моря, небольшое и варьирует от сотен до нескольких тысяч КОЕ в 1 г грунта. Сходная численность грибов в морских донных отложениях установлена в других работах [Худякова и др., 2000; Бубнова, Киреев, 2009]. Число грибных пропагул в донных грунтах на 1–3 порядка меньше, чем в минеральных и органических горизонтах почв. Такая низкая численность КОЕ грибов отмечается только в экстремальных для жизнедеятельности этих организмов местообитаниях (например, в засоленных и щелочных почвах). В то же время, количество пропагул грибов, выявляемых при анаэробной инкубации посевов из морских донных грунтов, сходно с таковым в почвах и торфах болот (несколько сотен КОЕ/г) [Кураков и др., 2008; Головченко и др., 2013]. Доля грибов способных к анаэробному росту в донных грунтах (определяемых часто как аквапочвы) намного больше, чем в почвах наземных экосистем. В почвах она составляет 0,5–2 %, а в первых достигает 50 %. Так как при анаэробной инкубации посевов колонии на питательных средах формируются из фрагментов гиф, то полученные данные свидетельствуют о наличии жизнеспособного мицелия в морских донных грунтах [Кураков и др., 2008].

Сравнение таксономической структуры комплекса обнаруженных видов показывает его сходство с таковым в работе Е. Н. Бубно-

вой [2009]. Подтверждаются данные относительно преобладания доли анаморфных аскомицетов среди грибов, выделяемых из морских грунтов [Пивкин и др., 2006; Бубнова, 2009]. Это согласуется с данными, полученными как культуральными методами, так и с помощью метагеномного анализа, позволяющего выявить большее разнообразие видов [Andreakis et al., 2015]. Значительное число выделенных из донных грунтов видов можно обнаружить и в других местообитаниях. Это *Aspergillus brasiliensis*, *A. flavus*, *A. sydowii*, *Cladosporium cladosporioides*, *Fusarium oxysporum*, *F. culmorum*, *Mucor hiemalis*, *Rhizopus arrhizus*, *Umbelopsis vinacea*, виды родов *Penicillium*, *Talaromyces*, *Trichoderma*, *Umbelopsis*, *Scopulariopsis*, которые изолировали из почв, с растений и растительных остатков, воздуха [Кирцидели, 1999; Domsch et al., 2007; Кураков и др., 2008]. *Aspergillus sydowii*, *A. flavus*, *Cladosporium cladosporioides*, *Fusarium oxysporum*, *F. culmorum*, *Mucor hiemalis*, *Trichoderma polysporum*, *Alternaria* sp., *Stachybotrys chartarum*, *Penicillium aurantiogriseum*, *P. brevicompactum*, *P. expansum*, *P. spinulosum*, *P. janczewskii*, *P. waksmanii* можно отнести к часто выделяемым также из морских донных грунтов, с поверхности и внутренних тканей таллома морских водорослей, соленых эстуариев и болот [Пивкин и др., 2006; Domsch et al., 2007; Бубнова, Киреев, 2009; Головченко и др., 2013; Bilanenko, Grum-Grzhimaylo, 2016; Grum-Grzhimaylo et al., 2016; Raghukumar, 2017]. В подавляющем большинстве случаев нет сведений о физиологических свойствах морских изолятов этих видов. Наряду с ними, выявлены виды, характерные для морских местообитаний – *Paradendryphiella salina*, *Acremonium tubakii*, *A. potronii*, *Pseudeurotium hygrophilum*, *Emericellopsis sphaerospora*, *Oidiodendron periconioides*, *Pseudogymnoascus pannorum*, *Meyerozyma guilliermondii*. Некоторые из них (*Pseudogymnoascus pannorum*, *Pseudeurotium hygrophilum*) типичны также для заболоченных и холодных экотопов [Кирцидели, 1999; Domsch et al., 2007; Кочкина и др., 2007].

Для ряда видов, характерных для морских донных грунтов, имеются данные о физиолого-биохимических свойствах и экологии. *Pseudogymnoascus pannorum* (syn. *Geomyces*

rapporum), активно растущий в грунтах на субстратах-приманках, является психротолерантом. Известно, что он часто встречается в северных, часто переувлажненных почвах, заболоченных и засоленных, в глубинных горизонтах почв, отмечен в незамерзающих прослойках соленой воды (криопэгах) и в морских отложениях Арктики [Кирцидели, 1999; Domsch et al., 2007; Кочкина и др., 2007]. Для его роста оптимальны концентрации солей, соответствующие таковым в морской воде, он способен потреблять крахмал, пектин, ксилан, целлюлозу в самых разнообразных формах и многие другие органические соединения [Domsch, 2007].

В донных отложениях Кандалакшского залива широко представлены дрожжи из генетически гетерогенного комплекса *Meyerozyma guilliermondii* (анаморфа *Candida guilliermondii*). Это психро- и галотолерантные микроорганизмы, их обнаруживали также в замерзшей морской воде, арктических льдах и донных осадках у Новой Зеландии [Zalar, Gunde-Cimerman, 2014; Raghukumar, 2017].

Особенностью микобиоты донных грунтов Белого моря является высокое относительное обилие видов, известных своими энтомопатогенными свойствами (*Tolyocladium cylindrosporum*, *T. inflatum*, *T. tundrense*, *Paronyodontium album*, *Sarocladium* spp., *Lecanicillium muscarium*).

В донных грунтах выявлены виды (*Coprinellus disseminatus*, *Cladosporium cladosporioides*, *Penicillium simplicissimum*, *P. brevicompactum*, *P. solitum*, *Sarocladium strictum*, *Talaromyces variabilis*, *Emericellopsis/Acremonium* spp. и др.), которые могут являться ассоциантами зеленых (*Flabellia petiolata*) и бурых водорослей порядка *Fucales* [Zuccaro et al., 2008; Бубнова, Киреев, 2009; Jones et al., 2009; Gnavi et al., 2017].

Из донных грунтов в аэробных и анаэробных условиях инкубации посевов при исследовании изолирован *Oidiodendron periconioides*. Виды рода *Oidiodendron* – сапробионты, способные к разрушению разнообразных субстратов, они отмечены на разлагающихся растениях, животных, сфагновых мхах, лишайниках, в морских донных отложениях, на голотуриях [Rice, Currah, 2005]. Предста-

вители этого таксона обильны в торфе и иле водоемов, отделившихся в результате поднятия береговой зоны от Белого моря [Grum-Grzhimaylo et al., 2016].

Acremonium – подобные анаморфы рода *Emericellopsis* известны как обитатели мест со слабой аэрацией – зон периодического или постоянного затопления, включая гиперсоленые содовые озера [Grum-Grzhimaylo et al., 2013]. *Pseudeurotium hygrophilum* (*Teberdinia hygrophila*) характерен для переувлажненных плохо аэрируемых глубинных слоев торфяников, в том числе отделившихся от Белого моря и заболачивающихся водоемов [Grum-Grzhimaylo et al., 2016].

Подавляющее большинство мицелиальных аскомицетов являются аэробами, однако их способность к брожению и альтернативному дыханию и возможность развиваться в условиях гипоксии, по-видимому, недооценена [Морозкина, Кураков, 2007]. В отличие от облигатных анаэробов, занимающих такие специфические экологические ниши, как пищеварительный тракт жвачных животных, факультативно анаэробные грибы представлены более широко [Кураков и др., 2008, 2011]. Показано, что у грибных обитателей морских донных грунтов эта способность распространена довольно широко. 26 из 70 видов выделены не только в аэробных, но и в анаэробных условиях, что существенно выше, чем при изоляции грибов из почв наземных экосистем.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Дана характеристика таксономического состава и количественная оценка микроскопических грибов в донных грунтах Белого моря и установлена группа видов, наиболее адаптированных к функционированию в условиях этого экотопа. Отмечены характерные особенности комплекса видов донных грунтов, а также его сходство с микобиотой донных отложений других морей и с отделившимися от Белого моря, заболачивающимися водоемами [Пивкин и др., 2006; Grum-Grzhimaylo et al., 2016; Bilanenko, Grum-Grzhimaylo et al., 2016; Raghukumar, 2017]. Выявлены виды грибов, способные развиваться при низких температурах на крахмале, хитине, целлю-

лозе, кусочках таллома ламинарии, т. е. на субстратах и соединениях, которые поступают с растительными и животными остатками в донные грунты. Видовой состав грибных сообществ различался в зависимости от субстрата и глубины отбора морских донных грунтов. Из общего числа (70) выделенных видов только 16 показали способность колонизировать указанные субстраты. Можно полагать, что эти виды обладают свойствами, необходимыми для обитания в морских грунтах. При внесении других субстратов и создании иных условий, по-видимому, можно установить активное функционирование и других видов, которые выделяли на питательные среды с морской водой при низкой температуре и разном уровне обеспечения кислородом. Среди них *Tolypocladium* spp., *Trichoderma* spp., *Sarocladium* spp., *Penicillium* spp., *Emericellopsis/Acremonium*, *Umbelopsis vinacea*, *Pseudeurotium hygrophilum*, *Fusarium oxysporum*, *Lecaniticillium muscarium*, *Aspergillus sydowii*, *Cladosporium cladosporioides*, *Meyerozyma guilliermondii*, *Oidiodendron periconioides*, *Coprinellus disseminatus* и ряд других. В группу наиболее адаптированных к жизнедеятельности в донных грунтах видов можно отнести *Aspergillus sydowii*, *Cladosporium cladosporioides*, *Fusarium oxysporum*, *Meyerozyma guilliermondii*, *Mucor hiemalis*, *Paradendryphiella salina*, *Pinicillium aurantigriseum*, *P. dipodomys*, *P. montanense*, *P. solitum*, *P. spinulosum*, *P. verrucosum*, *Talaromyces variabilis*, *Tolypocladium cylindrosporum*, *T. inflatum*, *Trichoderma harzianum*, *T. polysporum*, *Umbelopsis vinacea*. Для морских изолятов большинства видов в литературе нет сведений о физиологических и биохимических свойствах. Поэтому в дальнейшем требуются исследования по экофизиологической характеристике штаммов тех видов, которые, согласно представленным данным, способны к функционированию в донных грунтах в условиях действия лимитирующих факторов среды обитания.

Исследование проведено в рамках Государственного задания, части 2 п. 01 10 (тема № АААА-А16-116021660088-9). Работа А. В. Куракова по планированию эксперимента, созданию коллекции грибов поддержана программой фонда РФФИ, проект № 14-50-00029, работа Е. Н. Биланенко по идентификации грибов поддержана грантом РФФИ № 15-29-02553.

ЛИТЕРАТУРА

- Агатова А. И., Лапина Н. М., Торгунова Н. И. Органическое вещество Белого моря // Органическое вещество и биогенные элементы во внутренних водоемах. 2012. С. 271–273.
- Артемчук Н. Я. Микофлора морей СССР. М.: Наука, 1981. 192 с.
- Бубнова Е. Н. Грибы донных грунтов Кандалакшского залива Белого моря // Микол. и фитопатол. 2009. Т. 43, вып. 4. С. 284–290 [Bubnova E. N. Fungi in sediments of the Kandalaksha bay (White sea, NW Russia) // Mycol. and Phytopathol. 2009. Vol. 43, N 4. P. 284–290].
- Бубнова Е. Н., Киреев Я. В. Сообщества грибов на талломах бурых водорослей рода *Fucus* в Кандалакшском заливе Белого моря // Там же. 2009. Т. 43, вып. 5. С. 20–29 [Bubnova E. N., Kireev J. V. Fungal communities associated with brown seaweeds *Fucus* in the Kandalaksha bay (White sea, NW Russia) // Ibid. 2009. Vol. 43, N 5. P. 20–29].
- Бубнова Е. Н., Коновалова О. П. Экофизиологические особенности грибов, выделенных из донных грунтов Чукотского моря // Биоразнообразие и экология грибов и грибоподобных организмов северной Евразии. Екатеринбург, 2015. С. 38–40.
- Головченко А. В., Кураков А. В., Семенова Т. А., Звягинцев Д. Г. Обилие, разнообразие, жизнеспособность и факторная экология грибов в торфяниках // Почвоведение. 2013. Т. 2010, № 3. С. 270–281 [Golovchenko A. V., Kurakov A. V., Semenova T. A., Zvyagintsev D. G. Abundance, diversity, viability, and factorial ecology of fungi in peatbogs // Eurasian Soil Sci. 2013. Vol. 46, N 1. P. 74–90].
- Добровольский А. Д., Залогин Б. С. Моря СССР: учеб. пособие. М.: Изд-во Моск. гос. ун-та, 1982. 192 с.
- Кирцидели И. Ю. Почвенные микромицеты горных тундр Хибин (Кольский полуостров) // Микол. и фитопатол. 1999. Т. 33, вып. 6. С. 386–391.
- Кочкина Г. А., Иванушкина Н. Е., Акимов В. Н., Гиличинский Д. А., Озерская С. М. Галописхротолерантные грибы рода *Geomyces* из криопеггов и морских отложений Арктики // Микробиология. 2007. Т. 76, № 1. С. 39–47 [Kochkina G. A., Ivanushkina N. E., Akimov V. N., Ozerskaya S. M., Gilichinskiy D. A. Halo- and psychrotolerant *Geomyces* fungi from arctic cryopegs and marine deposits // Microbiology. 2007. Vol. 76, N 1. P. 31–38].
- Кураков А. В., Лаврентьев Р. Б., Нечитайло Т. Ю., Гольшин П. Н., Звягинцев Д. Г. Разнообразие факультативно-анаэробных мицелиальных микроскопических грибов в почвах // Там же. 2008. Т. 77, № 1. С. 103–112 [Kurakov A. V., Lavrent'ev R. B., Nechitailo T. Yu., Golyshin P. N., Zvyagintsev D. G. Diversity of facultatively anaerobic microscopic mycelial fungi in soils // Ibid. 2008. Vol. 77, N 1. P. 90–98].
- Кураков А. В., Хидиров К. С., Садыкова В. С., Звягинцев Д. Г. Способность к анаэробному росту и активность спиртового брожения у микроскопических

- грибов // Прикладная биохим. и микробиол. 2011. Т. 47, № 2. С. 169–173 [Kurakov A. V., Khidirov K. S., Sadykova V. S., Zvyagintsev D. G. Anaerobic growth ability and alcohol fermentation activity of microscopic fungi // Appl. Biochem. Microbiol. 2011. Vol. 47, N 2. P. 169–175].
- Медведев В. С., Невеский Е. Н., Говберг Л. И., Малясова Е. С., Джиноридзе Р. Н., Кириенко Е. А. О строении и стратиграфическом расчленении донных отложений Белого моря // Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое. Л., 1970. С. 253–267.
- Морозкина Е. В., Кураков А. В. Диссимилаторное восстановление нитратов грибами в условиях гипоксии и аноксии // Прикладная биохим. и микробиол. 2007. Т. 43, № 5. С. 544–550 [Morozkina E. V., Kurakov A. V. Dissimilatory nitrate reduction in fungi under conditions of hypoxia and anoxia: A review // Appl. Biochem. Microbiol. 2007. Vol. 43, N 5. P. 544–549].
- Пивкин М. В., Кузнецова Т. А., Сова В. В. Морские грибы и их вторичные метаболиты. Владивосток: Дальнаука, 2006. 286 с.
- Худякова Ю. В., Пивкин М. В., Кузнецова Т. А., Светашев В. И. Грибы грунтов Японского моря (Российское побережье) и их биологически активные метаболиты // Микробиология. 2000. Т. 69, № 5. С. 722–726 [Khudyakova Yu. V., Pivkin M. V., Kuznetsova T. A., Svetashev V. I. Fungi in sediments of the sea of japan and their biologically active metabolites // Microbiology. 2000. Vol. 69, N 5. P. 608–611].
- Arfi Y., Marchand C., Wartel M., Record E. Fungal diversity in anoxic-sulfidic sediments in a mangrove soil // Fungal. Ecol. 2012. Vol. 5, N 2. P. 282–285.
- Andreakis N., Høj L., Kearns P., Hall M. R., Ericson G., Cobb R. E. et al. Diversity of marine-derived fungal cultures exposed by DNA barcodes: The algorithm matters // PLoS ONE. 2015. Vol. 10, N 8. P. e0136130.
- Besitulo A., Moslem M. A., Hyde K. D. Occurrence and distribution of fungi in a mangrove forest on Siargao Island, Philippines // Bot. Marina. 2010. Vol. 53, N 6. P. 535–543.
- Bilanenko E. N., Grum-Grzhimaylo O. A. The comparative analysis of the cultured micromycetes in oligotrophic peatlands of natural biosphere reservations located in the northern and central parts of Russia // Nature Conservation Res. 2016. Vol. 1, N 2. P. 90–95.
- Bissett J. Notes on *Tolypocladium* and related genera // Canad. Journ. Bot. 1983. Vol. 61, N 5. P. 1311–1329.
- Bugni T. S., Ireland C. M. Marine-derived fungi: A chemically and biologically diverse group of microorganisms // Natural Product Reports. 2004. Vol. 21. P. 143–163.
- Crous P. W., Braun U., Schubert K., Groenewald J. Z. The genus *Cladosporium* and similar dematiaceous hyphomycetes // Stud. Mycol. 2007. Vol. 58. 253 p.
- Damare S., Raghukumar C., Raghukumar S. Fungi in deep-sea sediments of the Central Indian Basin // Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers. 2006. Vol. 53, N 1. P. 14–27.
- Domsch K. H., Gams W., Anderson T. H. Compendium of Soil Fungi. Sec. ed. IHW-Verlag & Verlagsbuchhandlung, 2007. 700 p.
- Gams W. Cephalosporium-artige Schimmelpilze (Hyphomycetes). Stuttgart: Gustav Fischer Verlag. 1971. 261 p.
- Gnavi G., Garzoli L., Poli A., Prigione V., Burgaud G., Varese G. C. The culturable mycobiota of *Flabellia petiolata*: First survey of marine fungi associated to a Mediterranean green alga // PLoS one. 2017. Vol. 12, N 4. P. e0175941.
- Grum-Grzhimaylo O. A., Debets A. J. M., Bilanenko E. N. The diversity of microfungi in peatlands originated from the White Sea // Mycologia. 2016. Vol. 108, N 2. P. 233–254.
- Grum-Grzhimaylo A. A., Georgieva M. L., Debets A. J. M., Bilanenko E. N. Are alkalitolerant fungi of the *Emmericellopsis lineage* (Bionectriaceae) of marine origin // IMA Fungus. 2013. Vol. 4, N 2. P. 213–228.
- Index Fungorum, the global fungal nomenclator. URL: <http://www.indexfungorum.org/names/names.asp>.
- Jones E. B. G., Sakayaroj J., Suetrong S., Somrithipol S., Pang K. L. Classification of marine Ascomycota, anamorphic taxa and Basidiomycota // Fungal Diversity. 2009. Vol. 35, N 1. P. 187.
- Klich M. A. Identification of common Aspergillus species. Centraalbureau voor Schimmelcultures. Utrecht. The Netherlands, 2002. 510 p.
- Kohlmeyer J., Kohlmeyer E. Marine Mycology – The Higher Fungi. New York: Academic Press, 1979. 690 p.
- Raghukumar S. Fungi in Coastal and Oceanic Marine Ecosystems. Marine Fungi. Springer International Publishing, 2017. 356 p.
- Rice A. V., Currah R. S. Oidiodendron: A survey of the named species and related anamorphs of *Myxotrichum* // Studies in Mycol. 2005. Vol. 53. P. 83–120.
- Rogers S. O., Bendich A. J. Extraction of DNA from milligram amounts of fresh, herbarium and mummified plant tissues // Plant Molec. Biol. 1985. Vol. 5, N 2. P. 69–76.
- Seifert K. A., Gams W. The genera of Hyphomycetes – 2011 update // Persoonia: Molecular Phylogeny and Evolution of Fungi. 2011. Vol. 27. P. 119.
- White T. J., Bruns T., Lee S. J. W. T., Taylor J. W. 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.
- Zalar P., Gunde-Cimerman N. Cold-adapted yeasts in Arctic habitats // Cold-adapted yeasts biodiversity. Berlin; Heidelberg: Springer; 2014. P. 49–74.
- Zare R., Gams W. A revision of *Verticillium* section Prost-rata. IV. The genera *Lecanicillium* and *Simplicillium*

gen. nov. // Nova Hedwigia. 2001. Vol. 73, N (1/2).
P. 1–50.
Zuccaro A., Schoch C. L., Spatafora J. W., Kohlmeyer J.,
Draeger S., Mitchell J. I. Detection and identification

of fungi intimately associated with the brown seaweed
Fucus serratus // Appl. Environ. Microbiol. 2008. Vol. 74.
P. 931–941.

Microscopic Fungi of the White Sea Sediments

A. I. KHUSNULLINA, E. N. BILANENKO, A. V. KURAKOV

Lomonosov Moscow State University
119234, Moscow, Leninskiye Gory, 1, page 12
E-mail: kurakov57@mail.ru

The number and taxonomic structure of the complex of micromycetes are determined and the species capable of active functioning in the sediments (bottom soils) of the White Sea (littoral and at depths of 10–30 m) are revealed. The number of fungi in the soil is small (from hundreds to several thousand colony – forming units (CFU) in 1 g), and the species richness is quite significant. A total of 70 species was distinguished, most of them (90 %) were anamorphs of *Ascomycota* (Capnodiales, Eurotiales, Hypocreales, Pleosporales, Saccharomycetales and Incertae sedis), the species of *Zygomycota* (*Mucoromycota*) – orders *Mucorales* and *Umbelopsidales* (8 %) and *Basidiomycota* – order *Agaricales* were less (2 %). Fungi, actively functioning in the soil were established by the ability to develop in the organic substrates (starch, cellulose, chitin, pieces of thallus laminaria), growth on media with seawater at low temperatures and at different levels of oxygen, i.e. conditions similar to those in the ecotope studied. This group of fungi includes about 20 species – *Paradendryphiella salina*, *Acremonium tubakii*, *A. potronii*, *Pseudeurotium hygrophilum*, *Pseudogymnoascus pannorum*, *Emericellopsis sphaerospora*, *Oidiodendron periconioides*, representatives of genera *Tolypocladium*, *Sarocladium*, *Parengyodontium album*, *Lecanicillium muscarium*. They are characteristic of the marine and cold habitats, some of them are known as chitinolytic, associates of insects and algae, many of them grow in anaerobic conditions. In some species, this ability was discovered for the first time (*Aspergillus brasiliensis*, *A. sydowii*, *Cladosporium cladosporioides*, *Emericellopsis sphaerospora*, *Oidiodendron periconioides*, *Pseudeurotium hygrophilum*, *Tolypocladium cylindrosporum*, *T. tundrense*, *Umbelopsis vinacea*, some species of the genera *Penicillium* and *Talaromyces*). Further study is required for detailed ecophysiological characterization of marine isolates of species that can function in bottom soils.

Key words: fungi of bottom soils, sediments, the White Sea, micromycetes, selective methods of isolation, species diversity, anaerobic growth.