

Обобщая данные по средней концентрации метана в поверхностном слое водной толщи на границе с атмосферой можно констатировать, что с 1976 г. (3.12–6.70 нМ·л⁻¹) по 1997 г. (3.6–5.8 нМ·л⁻¹) заметных изменений концентрации метана не происходило (табл. 7.1.11). Очевидная разница наблюдалась в 2017 г., когда пределы величин концентрации расширились от 5.8 до 29.95 нМ СН₄·л⁻¹ (ст. 5531), а средняя концентрация увеличилась до 15.8 нМ СН₄·л⁻¹.

ВЫВОДЫ

Методология исследований биогеохимических процессов в водной толще с участием микроорганизмов (бактерий и архей) основана на использовании геолого-геохимических, микробиологических, радиоизотопных и изотопных методов. Эта методология хорошо себя зарекомендовала при работе в других арктических морях России (Белом, Карском, Лаптевых, Восточно-Сибирском и Чукотском) [Леин и др., 1994, 1996, 2014; Саввичев и др., 2007; Lein, Lisitsyn, 2018].

Величины общей численности и биомассы микроорганизмов в водной толще южнее 74° с. ш. до 2017 г. были очень низкими (см. табл. 7.1.5) в поверхностном (0–10 м) слое, а к 2017 г. величины ОЧМ и биомассы выросли почти в пять раз (см. табл. 7.1.5). Севернее 74° с. ш. в более холодных водах величины ОЧМ и биомассы были заметно ниже, чем в южных районах моря.

Скорости биогеохимических процессов (СО₂-ассимиляции, сульфатредукции и метаноокисления) в водной толще Баренцева моря в 2017 г. были очень низкими, на пределе чувствительности радиоизотопного метода (0.00п нМ·л⁻¹). Максимальные ско-

рости биогеохимических процессов зафиксированы на геохимическом барьере «лед–водная толща» за счет массового развития водорослей.

Значения $\delta^{13}\text{C}-\text{C}_{\text{орг}}$ во взвеси Баренцева моря лежат в пределах $-22.6\dots-25.3\%$ в районе севернее 79° с. ш., а на юго-западе моря – в пределах от -22 до -30% . Эти данные подтверждают, что источниками $\text{C}_{\text{орг}}$ взвеси являются фитопланктоногенное автотонное ОВ с $\delta^{13}\text{C}-\text{C}_{\text{орг}} = -21\dots-22\%$ и аллохтонное ОВ в составе эолового ($\delta^{13}\text{C}-\text{C}_{\text{орг}} = -25\%$), абразионного, экзерационного и другого континентального материала ($\delta^{13}\text{C}-\text{C}_{\text{орг}} = -25\dots-30\%$), высвобождающегося при таянии ледников.

Низкие скорости биогеохимических процессов обусловлены высоким содержанием аллохтонного ОВ, лишённого лабильных составляющих, и в связи с этим мало пригодного для жизнедеятельности гетеротрофов (сульфатредукторов).

Концентрация метана в поверхностном слое водной толщи на границе с атмосферой практически не изменялась в течение более 20 лет (1976–1997 гг.) и заметно выросла лишь с 1997 до 2017 гг. с 3.3 до 15.8 нМ СН₄·л⁻¹, т. е. выросла так же, как величины ОЧМ и биомассы, почти в пять раз (см. табл. 7.1.11).

Результаты работ 2017 г. говорят об изменениях в экосистеме водной толщи Баренцева моря, которые привели к росту метана, ОЧМ и биомассы микроорганизмов. Характер и масштабы этих изменений находятся в процессе исследований по материалам наших экспедиций 2015–2019 гг.

Финансирование. Исследования поддержаны РФФИ: проект № 20-04-00487 (микробиологические работы) и проект № 19-05-50090 (геохимические работы).

7.2. Грибы Баренцева моря

Е.Н. Бубнова¹, С.А. Бондаренко^{1,2}, М.Л. Георгиева^{1,3}

¹ Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, г. Москва

² Федеральный исследовательский центр «Фундаментальные основы биотехнологии» РАН, г. Москва

³ ФГБНУ «Научно-исследовательский институт по изысканию новых антибиотиков имени Г.Ф. Гаузе», г. Москва

Роль морской микобиоты, к которой относятся морские грибы и грибоподобные, заключается, в первую очередь, в разложении детрита, а также в образовании симбиотических отношений с другими гидробионтами, и чаще всего это паразитизм или мутуализм. В работе представлено обобщение данных по микобиоте Баренцева моря как наиболее изученного из арктических морей, что позволило авторам оценить роль этого малоисследованного компонента экосистемы, а также определить будущие направления исследований морской микобиоты для арктического региона в целом.

Ключевые слова: морская микобиота, роль грибов, молекулярное разнообразие.

DOI: 10.29006/978-5-6045110-0-8/(24)

ОБЩИЕ ЗАМЕЧАНИЯ О РАЗНООБРАЗИИ АРКТИЧЕСКОЙ МОРСКОЙ МИКОБИОТЫ

Морская микобиота включает в себя грибы и так называемые грибоподобные организмы [Kohlmeyer, Kohlmeyer, 1979; Biology of..., 2012; Marine fungi..., 2012; Hassett et al., 2019b]. Морские грибы (представители царства Fungi) – это разнообразные мицелиальные и дрожжевые формы, а также хитридиевые (Chytridiomycetes) – одни из зооспоровых представителей этого царства [Kohlmeyer, Kohlmeyer, 1979; Biology of Marine Fungi, 2012; Jones et al., 2015]. Морские грибоподобные – это, в основном, представители страменопил (супергруппа Stramenopiles, SAR), среди которых наиболее важны оомицеты [Oomycota] и лабиринтуломицеты – Labyrinthulomycota [Biology of..., 2012; Hassett et al., 2019b]. Роль морской микобиоты заключается, в первую очередь, в разложении различных остатков, а также в образовании симбиотических отношений с другими гидробионтами, и чаще всего это паразитизм или мутуализм. Традиционно, в силу методических особенностей работы с разными группами их, как правило, изучают отдельно: культивируемые мицелиальные грибы или дрожжи, грибы, образующие плодовые тела на субстрате, зооспоровые паразиты или сапротрофы и так далее. Исключения составляют метагеномные исследования последних лет [Hassett, Gradinger, 2016; Hassett et al., 2019a, b], но в большинстве из них рассматриваются представители царства Fungi или другие эволюционные ветви. Только в одной работе [Hassett et al., 2019b] есть указание на относительную долю оомицетов в микобиоте в целом.

В 1970-х годах в морскую микологию было введено разделение облигатных и факультативных морских грибов [Kohlmeyer, Kohlmeyer, 1979]: облигатные могут развиваться только в морских и эстуарных местообитаниях, факультативные – также и в пресноводных и почвенных. Примерно 60% видов грибов, известных из морей, являются облигатными [Jones et al., 2015]. При исследованиях их разнообразия применяются прямые методы для обнаружения плодовых тел на субстрате и влажные камеры для инкубации. Группа факультативных морских грибов отличается не только своей способностью расти в самых разных экотопах, но и тем, что для их обнаружения используют культуральные методы с выделением чистых культур и дальнейшей идентификацией. В современных исследованиях разнообразия как облигатных, так и факультативных морских грибов зачастую используют молекулярные методы для уточнения таксономического положения. В настоящее время разделение морских грибов на облигатные и факультативные используется реже. Это связано, в том чис-

ле, с развитием молекулярных методов исследования разнообразия (высокопроизводительное секвенирование участков ДНК из природных образцов, метагеномный анализ) и обнаружением большого скрытого разнообразия грибов в морских условиях. В работах этого направления среди выделенных клонов всегда присутствует большая доля тех, для которых невозможно определить точное таксономическое положение [Rämä et al., 2017; Hassett et al., 2019b] в связи с отсутствием необходимых данных в анализируемых базах. При депонировании в базе они именуется как “uncultured clone No...”, и большой удачей для исследователей является выделение культур, соответствующих этим клонам [Bubnova, Konovalova, 2019]. В исследованиях микобиоты арктических морей доля клонов неизвестного положения может достигать 90% [Hassett et al., 2019b].

Первые единичные сведения о микобиоте морей Северного Ледовитого океана относятся к концу XIX – началу XX века [Kohlmeyer, Kohlmeyer, 1979]. Более пристальный интерес к морским грибам Арктики стал проявляться, начиная с 1960-х годов. К настоящему времени по грибам и грибоподобным в Арктических и Субарктических водах выполнена и опубликована одна обзорная статья [Rämä et al., 2017] и всего 42 исследовательских работы [Bubnova, 2017; Bubnova, Nikitin, 2017; Бубнова, Коновалова, 2019; Bubnova et al., 2018; Khusnullina et al., 2018; Bubnova, Konovalova, 2019; Hassett, Gradinger, 2016; Hassett et al., 2017, 2019a, b]. Для сравнения, такое количество публикаций о грибном населении тропических вод выходит каждые 3–5 лет [Jones et al., 2015]. Рост интереса к изучению арктических морских грибов и грибоподобных организмов в последние годы носит взрывной характер: около 3/4 всех работ (30 статей) опубликовано меньше чем за 10 лет, начиная с 2010 г.

Абсолютное большинство работ по микобиоте Северного Ледовитого океана посвящено исследованиям разнообразия грибов и грибоподобных организмов. Многие из них выполнены традиционными методами микологии – прямыми наблюдениями или с помощью выделения чистых культур [Rämä et al., 2017]. Работы последних лет посвящены исследованиям разнообразия микобиоты с помощью метагеномных методов [Zhang et al., 2015a, b; Rämä et al., 2016; Hassett et al., 2017, 2019a, b]. В одной работе содержатся сведения о биомассе грибов в донных грунтах [Bubnova, Nikitin, 2017], определённой прямыми микроскопическими методами с окраской калькофлюором; ещё в одной [Hassett et al., 2019a] дана оценка биомассы грибов комбинацией методов флюоресцентной гибридизации *in situ* (FISH – fluorescence *in situ* hybridization) и определения эргостерина в

пробах. Одна работа посвящена экспериментальному выделению культур грибов из донных грунтов в природных условиях [Bubnova et al., 2018]. Важно отметить, что поскольку значительная часть микологических работ в морях Северного Ледовитого океана выполнена в последние 10–15 лет, здесь широко применяются самые современные методы и подходы. Несмотря на то, что число обнаруженных видов относительно невелико, другие аспекты исследования микобиоты выглядят более впечатляющими. Как пример – применение молекулярных методов для идентификации выделенных культур существенно расширяет представление о культивируемом разнообразии за счёт уточнения таксономического статуса многочисленных стерильных форм [Кирцидели и др., 2012; Rämä et al., 2014b; Bubnova, Konovalova, 2019]. Сравнительно большое количество работ, выполненных метагеномными методами, расширяет представление о скрытом разнообразии микобиоты и соотношении различных групп грибов и грибоподобных [Rämä et al., 2017; Hassett et al., 2019a, b]. Использование FISH в сочетании с другими методами оценки биомассы и численности грибов позволяет точнее определять содержание различных групп грибов в пробах и судить об их значении в экосистеме [Hassett et al., 2019a].

Моря Северного Ледовитого океана обследованы микологами очень неравномерно, о грибах большинства районов сведений в литературе нет или они фрагментарны. Но в Баренцевом море исследования грибов относительно многочисленны: есть сведения о микобиоте различных субстратов на северном побережье Норвегии, восточном побережье Шпицбергена, участке Кольского побережья, а также некоторых удалённых от берега районов (рис. 7.2.1). Грибы и грибоподобные – сложная в изучении группа организмов, распространённость, разнообразие и значение которой в арктических экосистемах только начинает исследоваться и осознаваться. Обобщение данных по микобиоте Баренцева моря как наиболее изученного из арктических морей позволит оценить роль этого малоисследованного компонента экосистемы, а также определить будущие направления исследований морской микобиоты в целом для арктического региона.

ОБЛИГАТНЫЕ МОРСКИЕ ГРИБЫ БАРЕНЦЕВА МОРЯ

Работы по исследованию облигатных морских грибов проводились только в Норвегии, они обобщены в обзоре Теппо Рама с соавторами [Rämä et al., 2014a]. Эта работа очень основательная и подробная, в ней приводится обзор всех опубликованных к тому времени исследований микобиоты морей Норвегии.

По крайней мере три из этих работ были выполнены на берегах Баренцева моря. Кроме того, приводятся сведения об обнаружении новых для Норвегии ксилотрофных морских грибов и общий чек-лист морских грибов Норвегии.

Для материковой территории представлены находки с привязкой к провинциям и, таким образом, довольно просто определить, какие из находок были сделаны на побережье Баренцева моря в провинции Финнмарк. По Шпицбергену сведения приводятся без указаний точных локаций, и все их мы приводим в табл. 7.2.1. Общее разнообразие облигатных морских грибов для этих районов не очень высоко: всего 12 видов и ещё несколько неидентифицированных морфотипов. Вместе с тем, заметим, что среди перечисленных видов есть



Рис. 7.2.1. География исследований разнообразия грибов в Баренцевом море:

1–4 – морфологические; 11–13 – молекулярные; 21–23 – наши собственные неопубликованные данные.

1 – северное побережье Норвегии [Rämä et al., 2014a, b]; 2 – Шпицберген [Rämä et al., 2014a]; 3 – губы Ярнышная и Дальнезеленецкая [Артемчук, 1981; Коновалова, 2012; Бубнова, Коновалова, 2018]; 4 – удалённый от побережья район [Bubnova, Nikitin, 2017]; 11 – [Rämä et al., 2016]; 12 – [Hassett et al., 2017]; 13 – [Hassett et al., 2019]; исследование микобиоты литоральных грунтов: 21 – Новой Земли; 22 – Земли Франца-Иосифа; 23 – Кольского побережья Баренцева моря. Нет точных указаний на районы исследований [Кирцидели и др., 2012]

два, описанных с побережья Шпицбергена [Pang et al., 2011] и не встречающихся в более тёплых областях океана. Исследование экофизиологических свойств этих видов свидетельствует об их психрофильности.

Таким образом, облигатная морская микобиота арктических областей уникальна и ещё катастрофически недообследована. Все выявленные виды, кроме одного, являются ксилотрофами. Они обнаружены

или на природной древесине в морской воде, или были «пойманы» на специально подготовленные деревянные панели-приманки. По другим субстратам данных почти нет, только один вид – *Pleospora triglochinicola* был обнаружен в 1895 году где-то на побережье Финнмарка как сапротроф на триостреннике. Этот вид является первой находкой грибов в арктических водах вообще [Rämä et al., 2014a].

Таблица 7.2.1. Общий список видов грибов, обнаруженных в Баренцевом море

Обнаруженные виды	Источник
1	2
ZYGOMYCOTA	
<i>Mucor hiemalis</i> Wehmer	1, 3
<i>Umbelopsis isabellina</i> (Oudem.) W. Gams	2
ТЕЛЕОМОРФЫ ASCOMYCOTA	
<i>Corollospora luteola</i> Nakagiri & Tubaki	4
cf. <i>Halobyssothecium obiones</i> (P.Crouan & H.Crouan) Dayar., E.B.G.Jones & K.D.Hyde	4
<i>Halosphaeria tubulifera</i> Kohlm.	4
<i>Lentescospora submarina</i> Linder	4
<i>Lulwoana uniseptata</i> (Nakagiri) Kohlm., Volkm.-Kohlm., J. Campb., Spatafora & Gräfenhan	4
<i>Nereiospora comata</i> (Kohlm.) E.B.G. Jones, R.G. Johnson & S.T. Moss	4
<i>Pleospora triglochinicola</i> J. Webster	4
<i>Pseudogymnoascus roseus</i> Raillo (включая анаморфные изоляты <i>Geomyces pannorum</i> (Link) Sigler et J. W. Carmich)	1, 3, 5
<i>Pseudeurotium hygrophilum</i> (Sogonov, W. Gams, Summerb. & Schroers) Minnis & D.L. Lindner	1
<i>Remispora spitsbergensis</i> K.L. Pang & Vrijmoed	4
<i>R. stellata</i> Kohlm.	4
<i>Stigmatidium ascophylli</i> (Cotton) Aptroot	5
АНАМОРФЫ ASCOMYCOTA	
<i>Acrostalagmus luteoalbus</i> (Link) Zare, W. Gams & Schroers	1
<i>Acremonium</i> cf. <i>alternatum</i> Link	5
<i>A. chrysogenum</i> (Thirum. & Sukapure) W. Gams	1
<i>A. fuci</i> Summerb., Zuccaro & W. Gams	1, 5
<i>A. furcatum</i> Moreau & F. Moreau ex Gams	1
<i>A. murorum</i> (Corda) W. Gams	1, 2
<i>A. potronii</i> Vuill.	1, 5
<i>A. roseolum</i> (G. Sm.) W. Gams	1
<i>A. rutilum</i> W. Gams	5
<i>A. salmoneum</i> W. Gams & Lodha	1
<i>A. tubakii</i> W. Gams	5
<i>Acrodontium album</i> de Hoog	5
<i>Alternaria alternata</i> (Fr.) Keissl.	2
<i>A. tenuissima</i> (Kunze) Wiltshire	3
<i>Aspergillus versicolor</i> (Vuill.) Tiraboschi	5

1	2
<i>Asteromyces cruciatus</i> Moreau & F. Moreau ex Hennebert	4
<i>Beaveria bassiana</i> (Balsamo) Vuillemin	5
<i>Broomella acuta</i> Shoemaker & E. Müll.	1
<i>Cadophora fastigiata</i> Lagerb. et Melin	2
<i>C. luteo-olivacea</i> (J.F.H. Beyma) T.C. Harr. & McNew	1, 5
<i>C. malorum</i> (Kidd & Beaumont) W. Gams	1, 3
<i>Cephalotrichum nanum</i> (Ehrenb.) S. Hughes	1
<i>Chrysosporium carmichaelii</i> Oorschot	5
<i>Cladosporium cladosporioides</i> (Fresen.) G.A. de Vries	1, 2, 5
<i>C. halotolerans</i> Zalar, de Hoog & Gunde-Cim.	5
<i>C. herbarum</i> (Pers.) Link	3
<i>Cladosporium</i> cf. <i>fusiforme</i> Zalar, de Hoog et Gunde-Cim.	2
<i>Cladosporium</i> cf. <i>psychrotolerans</i> Zalar, De Hoog et Gunde-Cim.	2
<i>C. sphaerospermum</i> Penz.	1, 2
<i>Debaryomyces hansenii</i> (M. Ota) Nakase et M. Suzuki	3
<i>Dipodascus geotrichum</i> (E.E. Butler & L.J. Petersen) Arx	1
cf. <i>Eionia tunicata</i> Kohlm.	4
<i>Engyodontium album</i> (Limber) de Hoog	5
<i>Exophiala heteromorpha</i> (Nannf.) de Hoog & Haase	1
<i>Havispora longyearbyenensis</i> K.L. Pang & Vrijmoed	4
<i>Fusarium oxysporum</i> E.F. Sm. & Swingle	1
<i>Gibberella gordonii</i> C. Booth	1
<i>Lecanicillium lecanii</i> (Zimm.) Zare & W. Gams	1
<i>Microascus chartarum</i> (G. Sm.) Sandoval-Denis, Gené & Guarro	1
<i>Nectria mauritiicola</i> (Henn.) Seifert & Samuels	5
<i>Paradendryphiella arenariae</i> (Nicot) Woudenb. & Crous	1
<i>P. salina</i> (G.K. Sutherl.) Woudenb. & Crous	1
<i>Penicillium atramentosum</i> Thom	1, 3
<i>P. aurantiogriseum</i> Dierckx	1, 3, 5
<i>P. brevicompactum</i> Dierckx	1, 3, 5
<i>P. chrysogenum</i> Thom	1, 3
<i>P. citrinum</i> Thom	1, 3
<i>P. corylophilum</i> Dierckx	5
<i>P. echinulatum</i> Raper & Thom ex Fassat.	1
<i>P. jensenii</i> K. M. Zalesky	3
<i>P. glabrum</i> (Wehmer) Westling	1
<i>P. lanosum</i> Westling	3
<i>P. madriti</i> G. Sm.	2
<i>P. nalgiovense</i> Laxa	1
<i>P. roseopurpureum</i> Dierckx	5
<i>P. simplicissimum</i> (Oudem.) Thom	1, 3

1	2
<i>P. spinulosum</i> Thom	1, 3
<i>P. thomii</i> Maire	1
<i>Phialophora cinerescens</i> (Wollenw.) J.F.H. Beyma	1
<i>Ph. fastigiata</i> (Lagerb. & Melin) Conant	1
<i>Phoma herbarum</i> Westend.	3
<i>Plectosphaerella cucumerina</i> (Lindf.) W. Gams	1
<i>Plectosporium tabacinum</i> (J.F.H. Beyma) M.E. Palm, W. Gams & Nirenberg	5
<i>Rhodotorula glutinis</i> (Fresen.) F. C. Harrison	3
<i>Sarocladium kiliense</i> (Grütz) Summerb.	1
<i>S. strictum</i> (W. Gams) Summerb.	1, 2
<i>Scopulariopsis brumptii</i> Salv.-Duval	1, 5
<i>Thelebolus microsporus</i> (Berk. et Broome) Kimbr.	3
<i>Thelonectria lucida</i> (Höhn.) P. Chaverri & C. Salgado	1
<i>Tolypocladium cylindrosporum</i> W. Gams	1
<i>T. geodes</i> W. Gams	1
<i>T. inflatum</i> W. Gams	1
<i>Trichoderma hamatum</i> (Bonord.) Bainier	1
<i>Tr. harzianum</i> Rifai	1
<i>Tr. polysporum</i> (Link) Rifai	1
<i>Tr. viride</i> Pers.	1, 5
<i>Trichurus spiralis</i> Hasselbr.	1
<i>Ulocladium chartarum</i> (Preuss) E.G. Simmons	2
<i>U. consortiale</i> (Thüm.) E.G. Simmons	1
<i>Verticillium dahliae</i> Kleb.	1
<i>Wardomyces ovalis</i> W. Gams	1

Примечание. 1 – [Бубнова, Коновалова, 2018]; 2 – [Бубнова, Никитин, 2017]; 3 – [Кирцидели и др., 2012]; 4 – [Rämä et al., 2014]; 5 – [Коновалова, 2012].

КУЛЬТУРАЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ГРИБОВ БАРЕНЦЕВА МОРЯ

Первые сведения о разнообразии культивируемых грибов Баренцева моря содержатся в книге Нины Яковлевны Артемчук «Микофлора морей СССР» [Артемчук, 1981]. Здесь представлены данные о родовом составе грибов, выделенных из проб воды, грунтов и водорослей губы Дальнезеленецкой на Кольском полуострове (рис. 7.2.1). К сожалению, трудно сопоставить эти сведения с современными, так как таксономия всех упоминаемых автором родов за почти сорок лет сильно изменилась. Например, у Н.Я. Артемчук указан род *Cephalosporium*, который сейчас не используется, а его виды перенесены в несколько других родов; многие виды из родов *Fusarium* и *Verticillium* также перенесены в другие

рода [Domsch et al., 2007; www.indexfungorum.org] и т. д. Тем не менее, интересным является замечание автора о богатстве и разнообразии выделенной микофлоры по сравнению, например, с более тёплым Балтийским морем. Автор предполагает, что это связано с лучшей аэрацией вод Баренцева моря. Очень долгое время после выхода этой книги никаких микологических работ на Баренцевом море не проводилось. Интерес к исследованиям грибов в этом регионе возобновился только в XXI веке.

В работе И.Ю. Кирцидели с соавторами [Кирцидели и др., 2012] приводятся сведения о грибах, выделенных из приповерхностной толщи прибрежных и открытых вод некоторых морей Северного Ледовитого океана, в том числе Баренцева. Авторы отмечают, что в прибрежных водах и числен-

ность, и разнообразие грибов выше, чем в открытых. Общее число видов, обнаруженных в водах Баренцева моря – 18 (табл. 7.2.1), наиболее разнообразным был род *Penicillium*. Высокую встречаемость в исследованных пробах демонстрировали представители родов *Cadophora*, *Geomyces*, *Penicillium*, *Thelebolus* и *Phoma*, а также дрожжевой гриб *Rhodotorula glutinis*. По видовому богатству Баренцево море стоит примерно на уровне Белого, оно богаче моря Лаптевых, но несколько беднее Карского. Различия в разнообразии грибов между открытыми и прибрежными районами показаны для всех исследованных авторами морей.

В губе Ярнышной на Кольском полуострове (рис. 7.2.1) О.П. Коновалова исследовала микобиоту бурой водоросли *Ascophyllum nodosum* и сопутствующих грунтов [Коновалова, 2012; Бубнова, Коновалова, 2018]. Эта обычная на литорали холодных морей водоросль интересна тем, что живёт в облигатном мутуалистическом симбиозе с аскомицетным грибом *Stigmatidium ascophylli* [Kohlmeyer, Kohlmeyer, 1979; Коновалова, 2012]. Кроме основного симбионта в талломе этой водоросли присутствуют многочисленные и разнообразные бессимптомные эндофитные грибы, а на его поверхности – эпифитные [Коновалова, 2012]. Данная работа важна в связи с большим значением этой водоросли для прибрежных экосистем холодных морей, а также с тем, что ранее все исследования этого симбиоза были сделаны в более тёплых водах (побережье Шотландии, Новой Шотландии); бессимптомные эндофиты из талломов этой водоросли были выделены впервые. Внутри талломов *A. nodosum* по разнообразию и численности преобладают виды рода *Acremonium* и некоторые другие *Cephalosporium*-подобные, значительно меньше представленные в сопутствующих грунтах [Коновалова, 2012]. Данные по микобиоте грунтов литорали губы Ярнышной были позднее опубликованы вместе с данными по литорали и сублиторали соседней губы Дальнезеленецкой [Бубнова, Коновалова, 2018]. Обнаружен богатый и разнообразный видовой состав грибов; с наибольшей частотой встречались виды *Tolypocladium cylindrosporum* и *T. inflatum*, последний был также и наиболее обильным видом в исследованных грунтах. Авторы отмечают, что численность колоний грибов в исследованных грунтах примерно такая же, что известна для прибрежных районов Карского моря, на порядок ниже, чем известно для Белого, и на 1–2 порядка ниже, чем в более тёплых морях, например, в Японском. Преобладание *T. cylindrosporum* и *T. inflatum* ранее уже отмечалось для других холодных морских районов, например, для донных грунтов Белого [Бубнова, 2009] и Карско-

го [Bubnova, 2010] морей. Вне морских экосистем они широко распространены в почвах от умеренных до холодных широт, а наиболее обычны в тундровых и высокогорных почвах [Bisset, 1983].

В одном удалённом от берега районе Баренцева моря (рис. 7.2.1) была исследована микобиота донных осадков на глубинах 128–472 м [Bubnova, Nikitin, 2017]. Кроме видового состава культивируемых грибов приводятся данные о содержании и структуре грибной биомассы, определённые прямыми микроскопическими методами с использованием флюоресцентной окраски. Культуральные исследования показали чрезвычайно низкую численность и разнообразие грибов: не более 13 колоний на 1 грамм, что на порядок ниже, чем в грунтах прибрежной зоны Баренцева моря [Бубнова, Коновалова, 2018]. Наиболее частыми были виды рода *Cladosporium* и стерильные изоляты. Исследование биомассы показало наличие мицелия и спор грибов также в очень низкой концентрации: от 0.1 до 0.6 мг/г субстрата, что на 1–2 порядка ниже, чем, например, в прибрежной зоне Белого моря. Это было первое исследование биомассы грибов в донных арктических грунтах, поэтому материал для сравнения отсутствует. Обращает на себя внимание абсолютное преобладание спор над мицелием грибов (88–99.7%). Авторы отмечают, что подобное соотношение спор и мицелия характерно для различных экстремальных местообитаний: высокогорных, мерзлотных и антарктических почв и почвоподобных образований. В целом, микобиота в грунтах удалённого от побережья района чрезвычайно бедна и малочисленна.

Ещё одна работа стоит несколько особняком. Она посвящена исследованию микобиоты погружённой в море древесины, собранной вдоль протяжённого участка побережья Норвегии [Rämä et al., 2014b]. Вся область отбора образцов разделена авторами на два района: западный и восточный; последний примерно соответствует баренцевоморскому побережью Норвегии (провинция Финнмарк). Собранные фрагменты древесины инкубировали в чашках Петри с мальт-экстракт агаром, а идентификацию выросших культур проводили исключительно с помощью молекулярных методов, в связи с большим количеством стерильных форм. Со всех фрагментов было выделено 577 культур грибов, которые при молекулярных исследованиях разделились на 147 кластеров (OTUs – operation taxonomical units) по генам ITS. Для части из кластеров в GeneBank было найдено соответствие на уровне вида, но для многих – только на уровне семейства или порядка. Определённо, это высокое разнообразие: выше, чем обнаруживалось культуральными методами в дон-

ных и литоральных грунтах Баренцева моря. Это связано, конечно, и с большим количеством образцов, и с широким географическим охватом. Авторы не указывают, в каком районе (западном или восточном) были обнаружены культуры, соответствующие определённым генетическим кластерам, поэтому мы не включили идентифицированные ими виды в таблицу. При этом была выявлена разница между районами. В частности, для западного района показано в целом большее количество OTUs, чем для восточного, хотя индексы разнообразия в обоих случаях почти одинаковы. Немного различается таксономическая структура микобиоты: например, в западном районе выше численность OTUs, принадлежащих к семейству Helotiales, а в восточном – к семейству Nurostreales. Но в целом отмечено, что преобладают представители Ascomycota, кроме них обнаружены в относительно небольшом количестве представители Basidiomycota (7% OTUs), Mucoromycota (3% OTUs) и Chytridiomycota (1% OTUs).

Таким образом, опубликованными культуральными микологическими работами охвачено три района: на небольшом участке Кольского побережья и в одном отдалённом от побережья районе исследована микобиота грунтов и, отчасти, водорослей-макрофитов; на побережье Норвегии – микобиота древесины. В работе о микобиоте воды [Кирцидели и др., 2012] районы работ не указаны. Общее разнообразие культивируемой микобиоты по всем перечисленным публикациям составляет 83 вида из 42 родов (табл. 7.2.1). В ней представлены зигомицеты (2 вида из 2 родов), телеоморфы аскомицетов (3 вида из 3 родов), а преобладают анаморфы аскомицетов (78 видов из 37 родов). Наиболее разнообразным является род *Penicillium* (17 видов), несколько меньше видов в родах *Acremonium* (10) и *Cladosporium* (6); в большинстве родов по 1–2 вида. Большинство видов упоминается только в какой-то одной публикации. Только четыре вида упомянуты в трёх публикациях и их можно считать обычными для вод Баренцева моря: *Pseudogymnoascus roseus*, *Cladosporium cladosporioides*, *Penicillium aurantiigriseum* и *P. brevicompactum*. Первый из перечисленных видов известен своей психро- и галотолерантностью, в целом он приурочен в основном к почвам и водоёмам холодных природных зон. Остальные распространены повсеместно и являются космополитами.

При исследовании микобиоты грунтов и водной толщи была обнаружена очень хорошо заметная разница в обилии и разнообразии грибного населения прибрежных и удалённых от берега районов. При удалении от берега и от устьев рек концентрация терригенных материалов падает, соответственно

падает и концентрация факультативных морских грибов, которые относительно несложно выделить в культуру. Кроме того, учитывая суровость условий Северного Ледовитого океана, можно предположить, что значительная часть пропагул просто погибает или не способна развиваться в таких условиях. Кроме собственно количественного показателя, микобиота прибрежных и удалённых от берега районов различается и качественными характеристиками. В грунтах удалённого от берега района относительно высоко обилие стерильных форм, которых значительно меньше в грунтах прибрежной зоны. Обычно это считается признаком экстремальности местообитания. Интересно, что в воде обнаружена высокая численность дрожжей, не показанная для исследованных грунтов.

ЧТО ИЗВЕСТНО О МОЛЕКУЛЯРНОМ РАЗНООБРАЗИИ МИКОБИОТЫ БАРЕНЦЕВА МОРЯ

Начало использования молекулярных методов для изучения разнообразия грибов в морских экосистемах позволило по-новому взглянуть на структуру микобиоты Мирового океана. Согласно традиционным представлениям, являющимся следствием применения культуральных или прямых методов исследований, абсолютными доминантами в морской среде являются грибы из отдела Ascomycota. Молекулярные методы также показывают высокое обилие аскомицетов, но, кроме того, демонстрируют заметное присутствие представителей Basidiomycota. В арктическом морском льду этими методами показано доминирование представителей Chytridiomycota [Hassett, Gradinger, 2016]. Таксономическая структура внутри аскомицетов, получаемая морфолого-культуральными и молекулярными методами, также различается [Rämä et al., 2016]. Кроме того, при использовании молекулярных методов в морской микобиоте можно обнаружить совершенно неизвестные ранее группы грибов, которые пока даже не совсем понятно как именно лучше классифицировать. Большинство из них неизвестно в культуре. Работы молекулярного направления, проводившиеся в Северном Ледовитом океане [Zhang et al., 2015a, b; Hassett, Gradinger, 2016], и, в частности, в Баренцевом море [Rämä et al., 2016; Hassett et al., 2019a, b], демонстрируют эти тенденции в полной мере.

Работа по исследованию молекулярного разнообразия микобиоты древесных фрагментов, собранных на норвежском побережье [Rämä et al., 2016], по району отбора материала примерно соответствует предыдущей работе этой группы [Rämä et al., 2014b], но сделана другими методами. Из 49

фрагментов древесины были выделены образцы тотальной ДНК и разделены на 807 кластеров (OTUs) по ITS2, которые были в дальнейшем исследованы. Обнаружено, что обилие OTUs аскомицетов несколько ниже, чем при культуральных исследованиях, и составляет 74%. Доля базидиомицетов, наоборот, выше (20%). При этом около четверти всех выделенных кластеров не удалось отнести ни к какой группе грибов. Авторы обнаружили, что при длительном экспонировании фрагментов древесины в природных условиях в них уменьшается доля базидиомицетных кластеров и увеличивается доля аскомицетных. Авторы отмечают высокое разнообразие исследованной ксилотрофной микобиоты и её отличие от подобной микобиоты в наземных экосистемах.

Одна работа посвящена исследованию распространения, сезонности и экологии оомицетов в донных осадках, воде и льду у берегов Аляски, Гренландии и Шпицбергена [Hassett et al., 2019b]. В Баренцевом море образцы были отобраны в его северной части. Работа по исследованию оомицетов проводилась молекулярными методами и показала стабильное, хотя и низкое (в среднем 1%, максимум в отдельных образцах до 6–10%) присутствие клонов, принадлежащих этой группе во всех пробах в общем пуле эукариотных гетеротрофных микробов. Среди оомицетов наиболее обильными (в среднем около 50%, в отдельных образцах от 30 до 75%) были клоны, принадлежащие виду *Miracula helgolandica*, недавно описанному паразиту диатомовых водорослей. Описан он был из более тёплых областей – из Балтийского моря и с побережья Канады, но, как выяснилось, уверенно чувствует себя и в высоких арктических широтах. При этом среди клонов, отнесённых к этому виду, обнаружено по крайней мере 2 группы, имеющие небольшие отличия, и, возможно, являющиеся новыми видами. Второй по массовости более-менее идентифицированной группой были клоны, относящиеся к также недавно описанному виду паразитов диатомовых водорослей *Olpidiopsis drebesii* и близкие к ним. *Miracula helgolandica* и *Olpidiopsis drebesii* примитивные внутриклеточные паразиты диатомовых, относящиеся к базальным группам оомицетов. Кроме того, были обильны клоны, которые на современном этапе невозможно точно классифицировать внутри оомицетов, и среди которых, предположительно, присутствуют новые таксоны высоких рангов. Таким образом, арктические морские оомицеты – ещё один огромный ресурс неисследованного разнообразия микобиоты.

ЧТО ИЗВЕСТНО О РОЛИ ГРИБОВ В БАРЕНЦЕВОМ МОРЕ

Несмотря на то, что уже понятно широкое распространение в океане грибов и грибоподобных организмов, общего представления об их биологической роли в этих экосистемах до сих пор не сформировалось. В основном понятны какие-то отдельные, частные моменты. Например, очевидно, что аско- и базидиомицеты – основные деструкторы древесины в морской среде. Учитывая объёмы древесины, попадающие в Северный Ледовитый океан со стоком многочисленных рек Сибири, роль грибов в возвращении этого углерода в глобальный цикл чрезвычайно важна [Rämä et al., 2014]: только они могут сделать этот углерод доступным для других организмов. Есть сведения, что в морском арктическом льду преобладают хитридиевые грибы [Hassett, Gradinger, 2016], причём пик их численности связан с максимумом развития здесь диатомовых водорослей. Одна из многочисленных точек отбора образцов для этой работы была расположена на баренцевоморском побережье Шпицбергена (рис. 7.2.1). Для неё характерна такая же структура микобиоты морского льда, как и для остальных. Хитридиевые грибы паразитируют на крупных диатомовых, которые не могут быть съедены планктонными беспозвоночными из-за их больших размеров и прочных панцирей. Развиваясь, хитриды продуцируют многочисленные зооспоры, богатые питательными веществами, и их уже с удовольствием поедает зоопланктон. Таким образом, углерод, ассимилированный диатомовыми, через хитрид попадает к другим участникам пищевых цепей, а панцири отправляются на дно, в осадки.

Для того чтобы лучше понять роль организмов в экосистеме, хорошо иметь представление не только об их таксономическом составе, но и о численности, биомассе и особенностях экофизиологии. Попытка такого комплексного исследования микобиоты была предпринята как раз в арктических водах – у берегов Аляски и Шпицбергена, частично (рис. 7.2.1) – в северной части Баренцева моря [Hassett et al., 2019a]. Это уникальная, изящная и прогрессивная работа, в которой был использован широкий набор методов для максимально полной характеристики вклада грибов в экосистему Северного Ледовитого океана. Авторы использовали определение содержания эргостерина в пробах (стерина, характерного для мембран дикариомицетов, но отсутствующего у хитрид) – для определения биомассы аско- и базидиомицетов в пробах; флюоресцентную гибридизацию (CARD-FISH) со специфическими зондами для хитридиевых грибов – для подсчёта их клеток; определение функциональных генов в пробах, высокопроизводитель-

ное пироксенирование 18S рДНК; были проведены эксперименты по заселению фекальных пеллет грибами и по выживаемости спор грибов в холодной морской воде. Авторы обнаружили повсеместное распространение хитридиомицетов, в основном в связи с диатомовыми водорослями, а максимальные их концентрации обнаружены в морском льду. Биомасса аско- и базидиомицетов заметно превышает биомассу хитридиевых, а общая биомасса всех грибов составляет в среднем 1.77 мгС/м³ или от 1 до 15% общего углерода по данным для исследованных экосистем. Обнаружено высокое содержание ДНК грибов неизвестной таксономической принадлежности: в некоторых пробах её доля превышала 90%. Кроме того, показана высокая выживаемость спор грибов в холодной морской воде и способность грибов заселять фекальные пеллеты. Из всего перечисленного авторы делают вывод о том, что грибы определённо имеют значительный биологический потенциал в арктических морских экосистемах, у отдельных таксономических групп роли в экосистеме различаются. И, хотя исследования грибов и грибоподобных чрезвычайно трудоёмки, они необходимы для получения наиболее полной картины функционирования этих экосистем.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Баренцево море – одно из немногих арктических морей, где проводились неоднократные микологические исследования. Данные по его микобиоте содержатся в десяти опубликованных работах. Эти работы бессистемны, посвящены исследованию различных субстратов и географических точек, выполнены различными методами. Большинство работ проведено на прибрежных территориях (рис. 7.2.1); в удалённом от берега районе выполнена только одна работа. Тем не менее, на фоне общей слабой изученности микобиоты арктических морей, исследования в Баренцевом море можно назвать многочисленными.

Работы по исследованию микобиоты этого региона продолжаются и в России, и в Норвегии. Нашей группой были получены данные (пока неопубликованные) по микобиоте нескольких неисследованных ранее районов (рис. 7.2.1): литорали Новой Земли и Земли Франца-Иосифа, а также на побережье Кольского полуострова (Териберская губа) и п-ова Рыбачий (губа Скорбеевская и губа Большая Волоковая).

При исследованиях микобиоты грунтов литорали Новой Земли и Земли Франца-Иосифа обнаружено, что численность прорагул грибов невысока и составляет в среднем 30–40 на 1 грамм грунта, на литорали Земли Франца-Иосифа она ниже. Это примерно столько же, сколько в грунтах литорали Кольского

полуострова [Бубнова, Коновалова, 2018]. Интересно, что в грунтах Новой Земли и Земли Франца-Иосифа чрезвычайно велика доля культур, которые невозможно идентифицировать морфолого-культуральными методами, а требуются генетические исследования: это многочисленные стерильные культуры и культуры, не подходящие под описания известных видов. Доля таких морфотипов в общем разнообразии превышает 70%, а их общее обилие – около 50%. Из тех грибов, которые могли быть идентифицированы, самым распространённым являлся *Pseudogymnoascus roseus*, в основном в анаморфной стадии.

На неисследованных ранее участках Кольского побережья была изучена микобиота песчаных грунтов. Работы в этом районе были частью комплексного исследования щелочеустойчивой и солеустойчивой микобиоты песчаных грунтов морей севера России (Балтийского, Белого и Баренцева). Исследования проводили культуральными методами, с использованием среды на основе морской воды и щелочной среды. Отмечено высокое обилие темноокрашенных грибов, в том числе стерильные морфотипы. Тенденция к преобладанию темноокрашенных грибов отмечена для песчаных грунтов всех исследованных морей. Среди щелочеустойчивых микромицетов были выделены культуры, предварительно отнесенные к группе *Acremonium (Emericellopsis)*-подобных грибов, а также представители семейства *Plectosphaerellaceae (Acrostalagmus luteoalbus и Furcasterigmium furcatum)*. В данном случае удивительным оказалось значительное отличие видового разнообразия и щелочеустойчивых, и не обладающих такими свойствами культур, обнаруженных ранее на литорали полярного острова Западный Шпицберген, где значительную часть выделенных изолятов формируют холодоустойчивые и приуроченные к морским местообитаниям виды, такие как *Pseudogymnoascus pannorum* и *Wardomyces inflatus* [Георгиева и др., 2019].

Может возникнуть вопрос: зачем вообще изучать микобиоту арктических морей? Ответ на него связан, во-первых, с возможной значительной ролью грибов и грибоподобных организмов в этих экосистемах. Показано, что в морях более тёплых регионов грибы чрезвычайно важны [Jones et al., 2015]: они разлагают всевозможные органические остатки, контролируют численность различных гидробионтов в качестве паразитов и в целом являются одним из факторов устойчивости морских экосистем. В Арктических морях в силу слабой изученности микобиоты пока сложно говорить о роли и значении здесь грибов. Пока слишком мало известно даже об их таксономическом разнообразии. Одни из немногих сведений

о роли микобиоты – это данные о роли хитридиомицетов и паразитических оомицетов в контроле численности популяций диатомовых водорослей во льдах [Hasset, Gradinger, 2017; Hassett et al., 2019a, b], а также аско- и базидиомицетов в разложении древесных остатков [Rämä et al., 2016]. Вторым важным моментом связан с тем, что в суровых условиях арктических морей могут и будут найдены новые для науки таксоны грибов как с уникальными особенностями

адаптации, так и обладающие высоким биотехнологическим потенциалом, образующие полезные для человека метаболиты.

Баренцево море совмещает в себе два выгодных качества: суровость Арктики и относительную доступность для исследователей. В связи с этим, а также с общей актуальностью работ в этих широтах, микологические исследования в этом регионе имеют несомненные перспективы в ближайшем будущем.