

БИОРАЗНООБРАЗИЕ, СИСТЕМАТИКА,
ЭКОЛОГИЯ

УДК 631.466.1: 574.47: 582.28: 571.64

РАЗНООБРАЗИЕ МИКРОСКОПИЧЕСКИХ ГРИБОВ
НА ДРЕВЕСИНЕ ПРИБРЕЖНОЙ ЗОНЫ ОСТРОВА ХЕЙСА
(АРХИПЕЛАГ ЗЕМЛЯ ФРАНЦА-ИОСИФА)

© 2023 г. И. Г. Панькова^{1,*}, И. Ю. Кирцидели^{1,**}, В. А. Ильюшин^{1,***}, М. С. Зеленская^{2,****},
Д. Ю. Власов^{1,2,*****}, М. В. Гаврило^{3,4,*****}, Е. П. Баранцевич^{5,*****}

¹Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, 197022 Санкт-Петербург, Россия

²Санкт-Петербургский государственный университет, 199034 Санкт-Петербург, Россия

³Арктический и Антарктический научно-исследовательский институт, 198397 Санкт-Петербург, Россия

⁴Ассоциация “Морское наследие: исследуем и сохраним”, 198397 Санкт-Петербург, Россия

⁵Северо-Западный федеральный медицинский исследовательский центр имени В.А. Алмазова
Министерства здравоохранения Российской Федерации, 197341 Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: inna2008@nextmail.ru

**e-mail: microfungi@mail.ru

***e-mail: ilva94@yandex.ru

****e-mail: marsz@yandex.ru

*****e-mail: dmitry.vlasov@mail.ru

*****e-mail: m_gavrilo@mail.ru

*****e-mail: lenabara2003@inbox.ru

Поступила в редакцию 17.10.2022 г.

После доработки 04.11.2022 г.

Принята к публикации 07.11.2022 г.

Материалом для исследования послужили образцы древесины, которые были собраны в летний период 2021 г. на побережье о. Хейса (архипелаг Земля Франца-Иосифа) в Северном Ледовитом океане. Древесина была принесена морем (“плавник”) и находилась на берегу на разном удалении от линии воды или имела антропогенное происхождение и являлась частью заброшенных строений. В результате исследований выявлены комплексы микроскопических грибов на древесине хвойных и лиственных пород. Идентифицировано 30 видов микроскопических грибов, преимущественно из отдела *Ascomycota*. Виды рода *Cadophora* отмечены в наибольшем числе исследованных образцов. Показатели видового разнообразия и встречаемости представителей отдела *Basidiomycota* оказались крайне низкими. Виды дрожжевых и дрожжеподобных грибов (аско- и базидиомицеты) составили 23% от общего числа выделенных видов. Всего на образцах древесины, имеющей антропогенное происхождение, было отмечено 25 видов, а на образцах древесины плавника — 12 видов. При исследовании ферментативной активности микроскопических грибов показано, что лигнинолитическая активность отмечена у 50% исследуемых штаммов, амилазная — у 62%, а целлюлозолитическая — у 85% исследованных штаммов. Выделена группа психротрофных видов, обладающих высокой лигнинолитической активностью в совокупности с целлюлозолитической и амилазной активностью, и являющихся хорошо адаптированными к разложению древесного субстрата в экстремальных условиях Арктики. Проявление ферментативной активности во многих случаях различается у штаммов одного вида.

Ключевые слова: Арктика, вторично-водные грибы, древесина, микробные сообщества, микроскопические грибы, плавник, ферментативная активность

DOI: 10.31857/S0026364823030091, **EDN:** VCTKRY

ВВЕДЕНИЕ

Высокая метаболическая пластичность и морфологическое разнообразие грибов позволили им освоить многочисленные местообитания в наземной и водной средах. В первую очередь это относится к микроскопическим грибам. Перестройка их метаболических процессов способствует адап-

тации к меняющимся условиям окружающей среды (Sprenger et al., 2018; Sazanova et al., 2019; Naranjo-Ortiz, Gabaldón, 2019), в том числе в полярных экосистемах, где микромицеты колонизируют как природные, так и антропогенные субстраты. В высоких широтах появление древесных субстратов связано либо с деятельностью человека, либо с на-

коплением привнесенной морем древесины (плавник) в прибрежной зоне (Blanchette et al., 2004; Kirtsideli et al., 2018).

Процессы деструкции древесины микроскопическими грибами в высоких широтах стали активно изучаться учеными в последние десятилетия. В ряде работ (Blanchette et al., 2004; Held et al., 2005, 2017) при исследовании деструкции антропогенной древесины в Антарктике выделили виды родов *Cladosporium*, *Hormonema*, *Penicillium* и *Lecythophora* и ряд видов рода *Cadophora* (*C. malorum*, *C. luteo-olivacea*, *C. fastigiata*). Вид *Hypochniciellum molle* (*Amylocorticium molle*) был выделен из образцов антропогенной древесины в Арктике (арх. Шпицберген) и в Антарктике (Arenz et al., 2009; Mattsson et al., 2010). Виды этого рода известны как грибы, вызывающие бурую гниль древесины. С деловой древесины хижин Пирии из Форта Конгер (Blanchette et al., 2021) были выделены виды родов *Coniochaeta*, *Phoma*, *Cadophora*, *Graphium* и *Penicillium*. Виды других родов, таких как *Alternaria*, *Cosmospora*, *Phialophora*, *Sydowia* и *Valsa*, встречались с меньшей частотой.

При исследовании археологических объектов из древесины в Гренландии (Pedersen et al., 2020) отмечено, что представители отдела *Ascomycota* являются преобладающей группой грибов на древесных субстратах. По числу полученных изолятов доминирующим является род *Cadophora*. Виды родов *Chaetomium*, *Cladosporium*, *Lecythophora*, *Leptodontidium* и *Phialophora* были обнаружены в меньшем количестве. Единичными находками отмечены виды родов *Penicillium*, *Patinella*, *Xenoplyscytalum*, *Pseudeurotium* и *Phialemonium*. Кроме того, были отмечены единичные изоляты грибов из отдела *Basidiomycota*, причем большинство выявленных видов было обнаружено впервые на древесном субстрате в Арктике.

Следует отметить, что при изучении микроскопических грибов на плавнике в Арктике к числу наиболее распространенных на данном субстрате отнесены представители родов *Cadophora*, *Lecythophora* и *Penicillium* (Blanchette et al., 2016). Вид *Tolyposcladium cylindrosporium* наиболее часто отмечался в исследованиях древесины плавника вдоль побережья Норвегии (Terro et al., 2013).

Немало работ посвящено исследованиям происхождения древесины на побережье островов арктического региона (Karvinen et al., 2006; Hellman et al., 2013, 2015, 2016, 2017; Linderholm et al., 2021). Древесина плавника происходит в основном из бореальной зоны и попадает в Северный Ледовитый океан из рек, по которым происходит сплав древесины (Dyke et al., 1997). В ряде исследований (Eggertsson et al., 1994; Hellmann et al., 2017) указывается, что древесина на северном побережье Шпицбергена происходит из северной части России, а большинство изученных образцов древесины имеют следы лесозаготовок. Большин-

ство пород древесины плавника — сосна и лиственница, которые сплавлялись по реке Енисей, а также ель, попавшая в арктические моря из рек Двина и Печора (Peterson et al., 2002; Hellman et al., 2016). При исследовании происхождения привнесенной древесины на побережье Исландии, было показано — плавник здесь представлен в основном сибирской лиственницей (Chuchala et al., 2021).

Появление известных наземных грибов в морской воде отмечалось широким кругом исследователей (Kirtsideli et al., 2012; Kejžareta, 2015; Rama et al., 2014, 2017; Gunde-Cimerman et al., 2018). Формирование комплексов микроскопических грибов может происходить как за счет видов, встречающихся на древесине в материковой зоне, так и морских и вторично-водных видов (Kirtsideli et al., 2021). В работе (Richards et al., 2012) показано, что переход к морскому существованию у микроскопических грибов из наземных местообитаний происходит сравнительно часто, как и обратный процесс.

Целью данной работы было исследование микроскопических грибов на древесине о. Хейса (архипелаг Земля Франца-Иосифа), проведение сравнительного анализа видового состава микроскопических грибов на плавнике и антропогенно привнесенной древесине (находящейся в условиях Арктики в течение длительного времени), а также оценка ферментативной активности выявленных микромицетов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Образцы древесины для микологического анализа отбирали на побережье о. Хейса (архипелаг ЗФИ) в Северном Ледовитом океане (80°27' с.ш., 58°03' в.д.) в июне—июле 2021 г. о. Хейса представляет собой останцы почти горизонтального базальтового плато, расчлененного тектоническими разломами. Мощность четвертичных отложений не превышает нескольких метров. Современные донные осадки имеют преимущественно алевропелитовый состав. Характеристика вещественного состава донных отложений сильно зависит от состава пород, лежащих под четвертичными осадками (Govorukha, 1968). о. Хейса имеет размеры примерно 10 × 15 км. Рельеф его слегка холмистый с обрывистыми и плавными спусками. Грунты проморожены вечной мерзлотой. Активный слой составляет не более 30 см. Растительность острова расположена пятнами, преимущественно на южных склонах холмов, где преобладают мхи и лишайники. Температура воздуха редко поднимается выше 0°C градусов. Самый теплый месяц — июль со среднемесячной температурой воздуха 0.2°C. Самый холодный месяц — март (среднемесячная температура — -24.4°C). Среднегодовая температура воздуха составляет -12.7°C, а относи-

тельная влажность воздуха — 88%. За год выпадает 304 мм осадков.

В пределах архипелага смешиваются холодные воды арктического происхождения, местные распресненные воды, образующие тонкий поверхностный слой в проливах, а также сравнительно теплые морские воды, характеризующиеся высокой соленостью (до 35‰) (Govorukha, 1968, 1970; Dryupin, 2004; Chilingarov, 2009).

Архипелаг ЗФИ относится к зоне полярных пустынь (Aleksandrova, 1977), а древесина на данной территории может иметь антропогенное происхождение или привнесена морем. В исследование были включены образцы плавника, которые имели признаки недавнего пребывания в морской воде (наличие морских водорослей и животных), а также антропогенно-привнесенная древесина, используемая в постройках.

Фрагменты древесины были помещены в стерильные контейнеры и хранились при температуре 4°C. Размер одного образца, как правило, составлял 10–20 см³.

Определение пород древесины проводилось с.н.с. сектора Химико-биологических исследований Государственного Русского музея Н.Г. Соловьевой на основе анализа микроструктурных признаков внутреннего строения древесины (Yatsenko-Khmelevskiy, 1954; Kolosova, Solovyeva, 2013).

Каждый образец был разделен на несколько мелких фрагментов, которые были помещены на поверхность питательной среды (прямой посев). Использовали следующие питательные среды: агар Чапека¹, сусло-агар, среда Гетчинсона² с целлюлозой и добавлением NaCl (5%).

Для подавления роста бактерий использовали антибиотик левомецетин (25 мг/л). Инкубацию полученных изолятов проводили в темноте при температуре 4–5° и 20°C. Чистые культуры были идентифицированы на основании культурально-морфологических признаков (Methods., 1982; Rapar, Thom, 1949; Domsch et al., 2007 и др.) и результатов молекулярных исследований. Культуры, используемые для молекулярных исследований, выращивали на среде Чапека при 20°C в течение 14 дней. ДНК из чистых культур грибов выделяли с использованием коммерческого набора Diamond DNA Plant kit (ABT, Барнаул, Россия), согласно инструкции изготовителя. В качестве филогенетического маркера была использована последовательность региона ITS (White et al., 1990). Последовательность ITS1–5.8S–ITS2 амплифицировали с использованием праймеров ITS1 (5'-TCC-GTA-GGT-GAA-CCT-TGC-GG-3') и ITS4 (5'-TCC-TCC-

GCT-TAT-TGA-TAT-GC-3'). По окончании амплификации проводили детекцию образцов электрофоретическим методом в 1.5%-м агарозном геле с GelRed. Секвенирование полученных фрагментов ДНК проводили в BioBeagle (Санкт-Петербург, Россия) методом Сэнгера. Последовательности были проверены и выровнены с использованием программы BioEdit версии 7.1.9. Анализировали данные с помощью программы поиска BLAST в GenBank (<http://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>). Для универсального региона ITS были выбраны критерии идентичности, предложенные Годиной с соавторами (Godinho et al., 2013). Если идентичность последовательности региона ITS составляла ≥98%, то считали, что изолят принадлежит данному виду, а если была между 95 и 97%, то считали, что изолят принадлежит данному роду.

Названия и положение таксонов микроскопических грибов унифицировали с использованием базы данных Index Fungorum (2022).

Для исследования особенностей распределения грибов и других микроорганизмов на образцах древесины использовали метод сканирующей электронной микроскопии. Материал предварительно просматривали в стереомикроскопе марки Leica. Материалом для СЭМ-исследования служили небольшие фрагменты древесины с признаками развития мицелия и колоний грибов. Образцы готовили для СЭМ-исследования по специальной методике, включающей проводку по спиртам. Далее эти образцы закрепляли на алюминиевых пластинах при помощи углеродного скотча и напыляли углеродом (~15 нм). Образцы просматривали в сканирующем электронном микроскопе Hitachi TM3000 в “Ресурсном центре микроскопии и микроанализа: СПбГУ. Диапазон увеличения при просмотре образцов варьировался от ×100 до ×1000.

Статистическую обработку данных осуществляли с использованием пакета статистических программ EstimateS9.10, MS Excel 2007 и Statistica 10.0.

Для оценки ожидаемого числа видов в области исследования мы использовали подход, основанный на алгоритме генерации выборки (Colwell et al., 2012). В основе этого подхода лежит конструирование кривой разрежения (rarefaction curve) с помощью специального алгоритма случайной многократной перестановки данных в пределах выборок из числа обнаруженных изолятов. Данная кривая является функцией математического ожидания видовой насыщенности $S(N)$ при увеличении численности сообщества. Разрежение дает возможность найти предполагаемое число видов для любой промежуточной совокупности из N особей, считая ее случайной и независимой выборкой из всей генеральной совокупности. Эмпирические данные о числе видов при построении этой кривой сглаживаются параметрической мо-

¹ Среда Чапека (г/л): сахароза — 30; NaNO₃ — 3.0; K₂HPO₄ — 1; MgSO₄ — 0.5; KCl — 0.5; FeSO₄ — 0.01; агар — 15.

² Среда Гетчинсона (г/л): K₂HPO₄ — 1; CaCl₂ — 0.1; MgSO₄ — 0.3; NaCl — 0.1; FeCl₃ — следы; NaNO₃ — 2.5; агар — 20, обеззоленный целлюлозный фильтр.



Рис. 1. Географическое положение района исследований.

дельной зависимостью с последующей экстраполяцией к некоторой асимптоте “насыщения” (Shitikov et al., 2011).

Для расчета ожидаемого числа видов в генеральной совокупности, из которой была сделана выборка, использовался скорректированный индекс Chao1 (индекс с поправкой на смещение), который рассчитывали на основе регистрации количества видов, представленных одним изолятом. Для этого расчета использовали некоммерческую программу EstimateS 9.10 (Colwell et al., 2012).

Анализ ферментативной активности изолятов проводили на основе оценки их способности к лигнинолитической, амилазной и целлюлозолитической активности. Наличие лигнинолитических ферментов определяли путем быстрого скрининга по интенсивности появления окрашивания при росте культур на среде с танином. Контролем служила среда без танина.

Наличие амилазной активности изолятов определяли на среде, содержащей 0.5% крахмала в качестве единственного источника углерода, по зонам гидролиза крахмала после нанесения на поверхность среды р-ра, содержащего 0.5% (w/v) I_2 (Methods., 1982).

Активность целлюлозолитических ферментов у полученных изолятов определяли с использованием микрокристаллической целлюлозы (1.0%-я КМЦ и 1.0%-й агар “Дифко”) аппликационным методом. Оценивалось наличие светлой зоны через 48 ч после инокуляции с использованием раствора I_2 в KI (0.5% I в 2% KI) (Klán, Baudišová, 1990; Shakhova, Volobuev, 2020).

Для оценки активности ферментов проводили расчет по следующей формуле: $K = D_c/D_z$, где D_c — диаметр колонии, мм; D_z — диаметр зоны просветления, мм (Krishnan et al., 2018). Этот метод расчета ранее использовали для определения амилазной и целлюлозолитической активности у микроскопических грибов родов *Cosmospora* sp., *Pseudogymnoascus* sp., *Penicillium* sp., *Umbelopsis* sp.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Использование сканирующей электронной микроскопии позволило установить, что развитие микроскопических грибов происходит как в поверхностных, так и в глубинных слоях древесины (рис. 2). Использование данного метода не только позволило наглядно показать активное развитие микромицетов на древесине в условиях высокой Арктики, но и подтвердить наличие конидиального спороношения грибов на данном субстрате.

В результате культурально-морфологических исследований было получено около 1000 колоний микроскопических грибов, выделено более 100 типовых изолятов, которые были идентифицированы как 30 видов микроскопических грибов.

Отдел *Mucoromycota* представлен только одним видом, который был отмечен единичной находкой на антропогенно-привнесенной древесине, что возможно связано с вторичной антропогенной контаминацией древесного субстрата.

Отдел *Basidiomycota* оказался представлен тремя видами грибов, что согласуется с литературными данными о низкой встречаемости базидиомицетов в полярных экосистемах (Tosi et al., 2002;

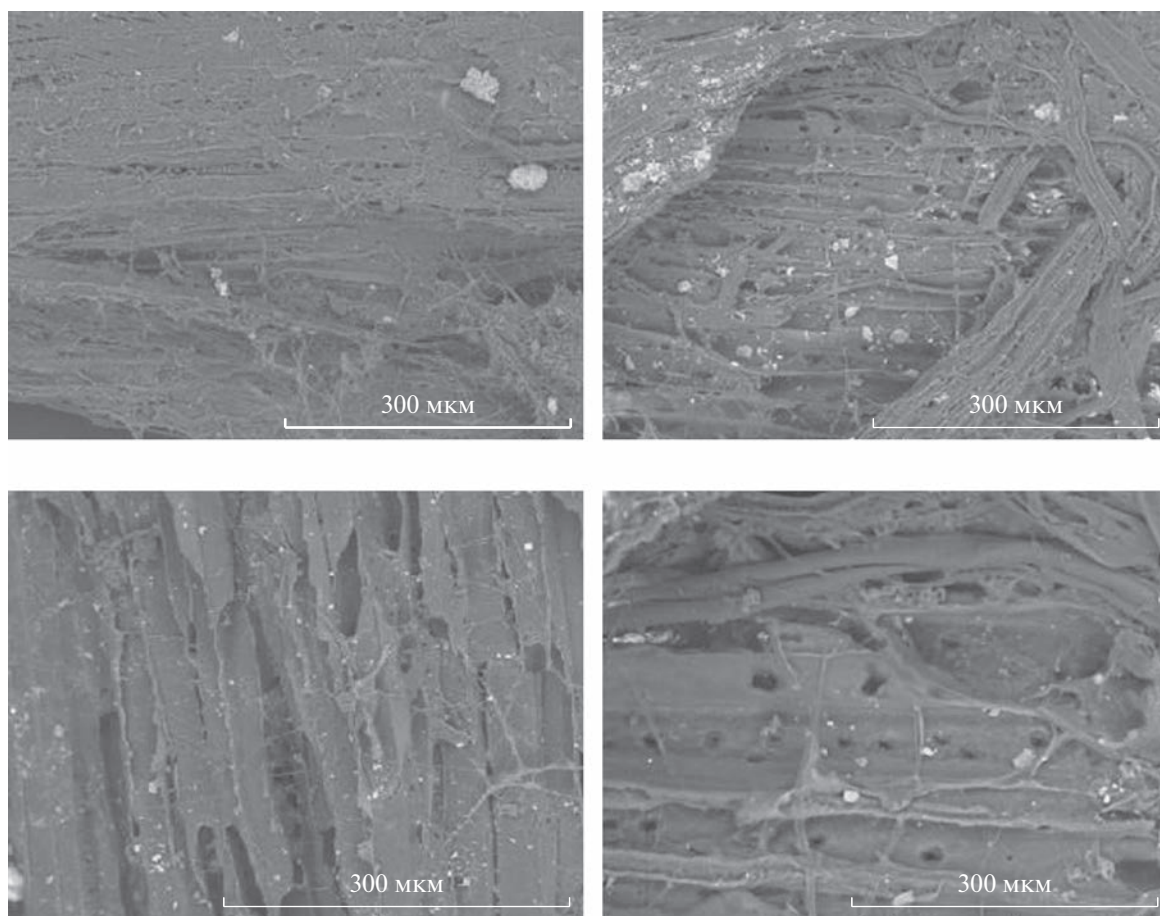


Рис. 2. Развитие микроскопических грибов на поверхности древесины.

Connell et al., 2006; Malosso et al., 2006; Ludley, Robinson, 2008; Blanchette et al., 2010; Arenz, Blanchette, 2011; Arenz et al., 2014). Виды *Goffeauzyma gilvescens*, *Cystobasidium ongulense* и *Rhodotorula mucilaginosa* представляли собой дрожжевые формы грибов с базидиомицетным аффинитетом. Стоит отметить, что вид *Cystobasidium ongulense* был выделен из антарктических местообитаний и описан в 2017 г. (Tsuji et al., 2017), а вид *Goffeauzyma gilvescens* отмечался ранее с высокой встречаемостью в Арктике и в Антарктике (Białkowska et al., 2017; Nikitin, Semenov, 2022).

Основное место в микобиоте древесных субстратов занимали представители *Ascomycota* (26 видов). Среди них отмечены дрожжеподобные грибы *Exophiala xenobiotica*, *Phaeococcomyces* sp., “fungal sp.” (наиболее близкий по молекулярным данным к виду *Neocelosporium eucalypti*), *Sydowia polyspora* (табл. 1). *Phaeococcomyces* sp. был широко приставлен на антропогенно-привнесенной древесине, но не отмечался на плавнике. Отметим, что *Neocelosporium eucalypti* был описан сравнительно недавно (Crous et al., 2018).

Интересно отметить, что практически 25% выделенных видов были представлены дрожжевыми

и дрожжеподобными формами, что весьма характерно для арктических и антарктических местообитаний (Guamán-Burneo et al., 2015; Perini et al., 2019; Rovati et al., 2013; Troncoso et al., 2017). На разных стадиях гниения древесины меняется состав этих грибов (Gonzalez et al., 1989). Дрожжи, колонизирующие разлагающуюся древесину, усваивают моносахариды, образующиеся в результате деполимеризации полисахаридов (Cadete et al., 2017). Лигниновый компонент древесины наиболее устойчив к биоразложению, однако известны дрожжевые грибы, способные его метаболизировать (Sampaio, 1999). При этом дрожжи способны создавать благоприятную среду для других микроорганизмов, разлагающих древесину.

Наиболее высокой была доля микромицетов из родов *Cadophora* (*C. luteo-olivacea*, *C. fastigiata*, *C. melinii*). Наибольшая встречаемость отмечена для *C. melinii*, как на плавнике, так и на антропогенно-привнесенной древесине. Род *Cadophora* был обнаружен в морской среде сравнительно недавно (Gunde-Cimerman et al., 2005; Burgaud et al., 2009; Almeida et al., 2010), однако более ранние находки рода *Phialophora* могут рассматриваться как возможные представители рода *Cadophora* (из-за

Таблица 1. Микромицеты на древесном субстрате с о. Хейса и их распределение по породам древесины

№ в Генбанке	Название вида	Антропогенно-привнесенная древесина	Плавник
	<i>Alternaria alternata</i> (Fr.) Keissl.	сосна	—
	<i>Acremonium</i> sp.	сосна	—
OP961963	<i>Exophiala xenobiotica</i> de Hoog, J.S. Zeng, Harrak et Deanna A. Sutton	ель, сосна	—
OP961971	<i>Cadophora luteo-olivacea</i> (J.F.H. Beyma) T.C. Harr. et McNew	ель, сосна	—
OP961972			
OP961973			
OP961974			
OP961976	<i>Cadophora fastigiata</i> Lagerb. et Melin	сосна	—
OP961975	<i>Cadophora melinii</i> Nannf.	ель, сосна	ива
OP961970	<i>Cephalotrichum nanum</i> (Ehrenb.) S. Hughes	сосна	—
	<i>Coniochaeta hoffmannii</i> (J.F.H. Beyma) Z.U. Khan, Gené et Guarro	ель, сосна	ель
	<i>Coniothyrium</i> sp.	сосна	ель
OP961962	<i>Cystobasidium ongulense</i> M. Tsuji, Tsujimoto et S. Imura	сосна	—
	<i>Didymella pomorum</i> (Thüm.) Qian Chen et L. Cai	ель, сосна	ель
OP961959	Fungal sp. (сходство по ITS с <i>Neocelosporium eucalypti</i> Crous 88%)	сосна	—
OP961961	<i>Goffeauzyma gilvescens</i> (Chernov et Babeva) Xin Zhan Liu, F.Y. Bai, M. Groenew. et Boekhout	ель, сосна	ель, ива
OP961960			
OP961968	<i>Hormodendrum</i> sp.	ель	—
OP961977	<i>Leptosphaeria sclerotioides</i> (Preuss ex Sacc.) Gruyter, Aveskamp et Verkley	—С	ель
	<i>Mucor</i> sp.	сосна	—
OP961964	<i>Ochrocladosporium frigidarii</i> Crous et U. Braun	ель сосна	—
OP961978	<i>Paraphoma fimeti</i> (Brunaud) Gruyter, Aveskamp et Verkley	сосна	—
	<i>Penicillium citrinum</i> Thom	—	ель
	<i>Penicillium lividum</i> Westling	сосна	—
OP961979	<i>Phaeococcomyces</i> sp.	сосна	—
OP961967	<i>Phoma herbarum</i> Westend.	ель, сосна	—
	<i>Phoma</i> sp.	—	ель
OP961980	<i>Phialemonium atrogriseum</i> (Panas.) Dania García, Perdomo, Gené, Cano et Guarro	сосна	—
OP961969	<i>Pseudogymnoascus pannorum</i> (Link) Minnis et D.L. Lindner	ель, сосна	ель, ива
OP961981	<i>Rhodotorula mucilaginosa</i> (A. Jörg.) F.C. Harrison	ель, сосна	ель, ива
	<i>Stachybotrys chartarum</i> (Ehrenb.) S. Hughes	—	ива
OP961982	<i>Sydowia polyspora</i> (Bref. et Tavel) E. Müll.	сосна	—
OP961966	<i>Xenopolyscytalum pinea</i> Crous	сосна	
OP961965	<i>Xenopolyscytalum</i> sp.	—	ель
	Всего	25 видов	12 видов

номенклатурных изменений) (Gams, 2000). Накопленные данные указывают на то, что грибы рода *Cadophora* скорее являются аборигенными видами в полярных экосистемах и способны колонизировать различные субстраты.

В изученных пробах постоянно присутствовал аскомицет *Pseudogymnoascus pannorum*, который

относится к типичным обитателям почв и природных субстратов в зонах полярных пустынь и арктических тундр (Kirtsideli et al., 2015, 2016, 2020). *P. pannorum* был отмечен как на антропогенно привнесенной древесине, так и в древесине плавника.

Интересно отметить, что род *Penicillium* был представлен только 2 видами (*Penicillium citrinum*

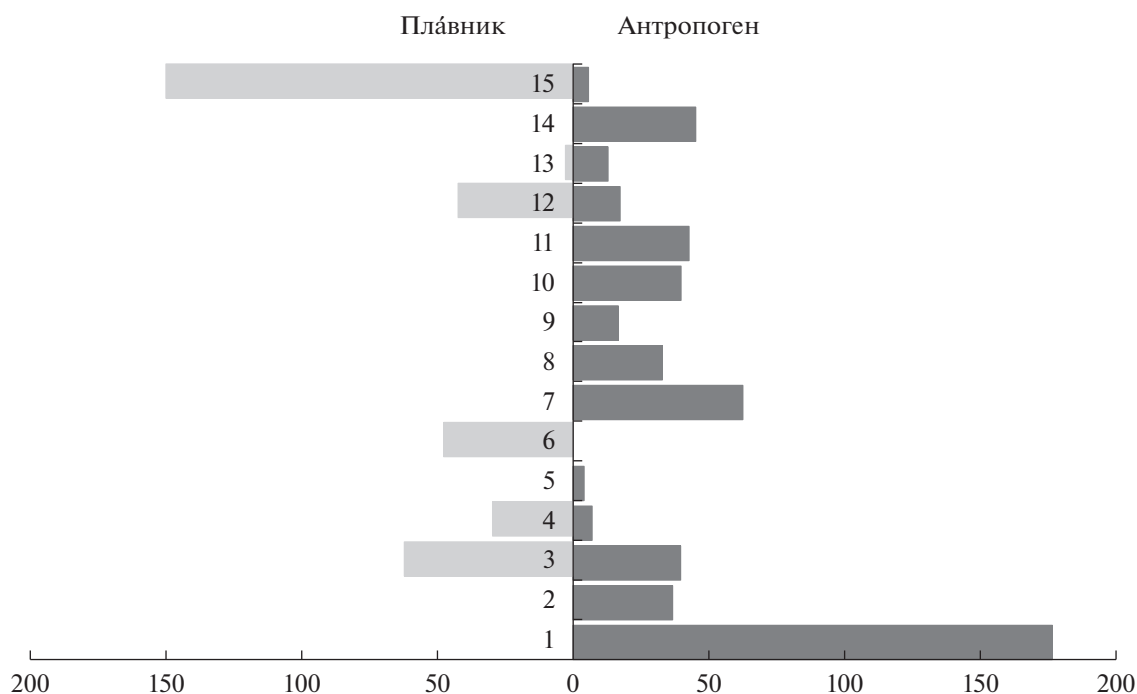


Рис. 3. График рангового распределения микроскопических грибов в изученных образцах древесины I — Антропогенно-привнесенная древесина; II — древесина плавника. По горизонтали — число изолятов. По вертикали ранжированы виды микроскопических грибов: 1 — *Exophiala xenobiotica*; 2 — *Cadophora luteo-olivacea*; 3 — *Cadophora melinii*; 4 — *Goffeauzyma gilvescens*; 5 — *Hormodendrum* sp.; 6 — *Leptosphaeria sclerotioides*; 7 — *Ochrocladosporium frigidarii*; 8 — *Paraphoma fimeti*; 9 — *Penicillium lividum*; 10 — *Phaeococcomyces* sp.; 11 — *Phoma herbarum*; 12 — *Pseudogymnoascus pannorum*; 13 — *Rhodotorula mucilaginosa*; 14 — *Sydowia polyspora*; 15 — *Xenopolyscytalum* sp.

на плавнике и *P. lividum* на антропогенно-привнесенной древесине). Род *Penicillium*, как правило, доминирует в почвах тундровой зоны и средних широт, но его встречаемость резко снижается в зоне полярных пустынь.

Представители рода *Alternaria* были отмечены единичными находками исключительно на образцах антропогенно привнесенной древесины. Виды *Ochrocladosporium frigidarii*, *Paraphoma fimeti*, *Phoma herbarum* отмечены с высокой встречаемостью на образцах антропогенно привнесенной древесины. Виды *Leptosphaeria sclerotioides* и *Xenopolyscytalum* sp. отмечали преимущественно на древесине плавника. Распределение основных групп микроскопических грибов на древесине острова Хейса представлено на рис. 3.

Всего на образцах антропогенно привнесенной древесины было выявлено 25 видов микромицетов, а на древесине плавника — 12 видов. Общими оказались всего 7 видов грибов, что свидетельствует о различных путях формирования комплексов микромицетов на древесном субстрате, имеющем различное происхождение.

По максимальному среднему значению индекса Chao1, рассчитанному для кривой накопления видов (рис. 4), нами выявлены практически все ожидаемые виды, обитающие на древесине плавника (I) ($Chao1 = 13.0 \pm 2.27$; 12 видов). В меньшей

степени выявлен видовой состав грибов для антропогенно-привнесенной древесины (II) ($Chao1 = 34.48 \pm 9.57$; 25 видов).

При изучении микроскопических грибов, разрушающих древесину различного происхождения, большой интерес представляет ферментативная активность, способствующая данному процессу. Важно учитывать, что относительное количество трех основных компонентов древесины (целлюлозы, гемицеллюлозы и лигнина) сильно различается у разных видов древесных растений (Henriksson et al., 2009; Stokland, 2012). Полученные нами результаты исследования ферментативной активности микроскопических грибов приведены в табл. 2 и на рис. 5 и 6.

В ходе проведенных нами экспериментов было обнаружено, что уровни ферментативной активности полученных изолятов незначительно изменяются с течением времени. Изучение лигнинолитической активности показало ее наличие у 16 изолятов (50%), однако существенных значений она достигала только у 11 из них (коэффициент ≥ 0.5), принадлежащих таким таксонам как *Hormodendrum* sp., *Pseudogymnoascus pannorum*, *Cadophora luteo-olivacea*, *Ochrocladosporium frigidarii*, *Phoma herbarum*, *Cadophora melinii*, *Xenopolyscytalum pinea* (указаны в порядке снижения ферментативной активности). Как правило, в комплексах поч-

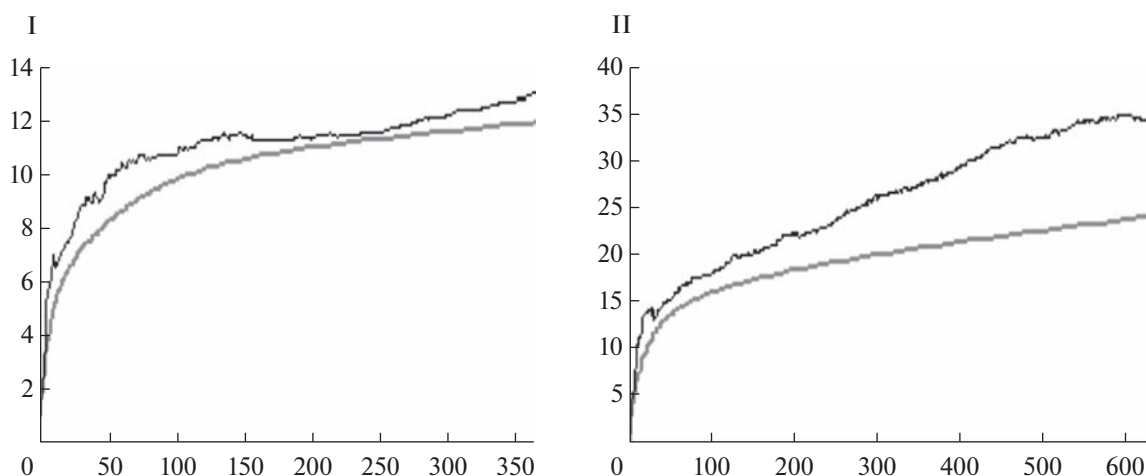


Рис. 4. Результаты бутстреп-анализа для оценки полноты выявления видов в зависимости от числа полученных изолятов. Тонкие линии показывают средние значения индекса Chao1 (ожидаемое число видов) по мере увеличения числа изолятов, сплошные линии — сглаженные кривые разрежения (individual-based rarefaction curves) в зависимости от числа выявленных изолятов. I — образцы древесины плавника; II — образцы антропогенно-привнесенной древесины (по горизонтали — число изолятов; по вертикали — число видов).

венных микромицетов высоких широт доля изолятов, обладающих лигнинолитической активностью, не превышает 15% (Kirtsideli et al., 2010, 2022). Стоит отметить, что различные изоляты одного вида показали разные уровни лигнинолитической активности. Так, у изолятов *Cadophora luteo-olivacea* (DI-116 и DI-138) значение коэффициентов лигнинолитической активности колебалось от 0.7 до 0.9 соответственно, а у изолятов *Ochro-*

cladosporium frigidarii (DI-103 и DI-203) от 0.3 до 0.6. У разных изолятов *Pseudogymnoascus pannorum* отмечали как сравнительно высокую способность к лигнинолитической активности, так и ее полное отсутствие.

Изучение амилазной активности исследуемых штаммов показало ее наличие у 20 штаммов (62%), однако существенных значений она достигала только у восьми из них (коэффициент ≥ 0.5): *Coniochaeta hoffmannii*, *Xenopolyscytalum* sp., *Hormodendrum* sp., *Cadophora melini*, *Pseudogymnoascus pannorum*, *Phoma herbarum*, *Cadophora luteo-olivacea*, *Ochrocladosporium frigidarii* (таксоны указаны в порядке снижения ферментативной активности). Стоит отметить, что различные изоляты одного вида также показали различные уровни амилазной активности.

Целлюлозолитическая активность проявлялась у микромицетов наиболее ярко (значения коэффициентов достигали наибольших показателей) и была отмечена у 27 штаммов (85%), однако существенных значений она достигала у 24 штаммов (коэффициент ≥ 1): *Alternaria alternata*, *Cephalotrichum nanum*, *Penicillium lividum*, *Pseudogymnoascus pannorum*, *Acremonium* sp., *Goffeauzyma gilvescens*, *Cadophora luteo-olivacea*, *Ochrocladosporium frigidarii*, *Phoma herbarum* и ряд других (виды указаны в порядке снижения ферментативной активности). Стоит отметить, что различные изоляты одного вида также показали разные уровни целлюлозолитической активности.

Из 32 исследованных изолятов только один изолят (*Phaeosaccotycus* sp.) показал полное отсутствие лигнинолитической, целлюлозолитической и амилазной активности, 10 изолятов (31%) показали положительную реакцию только в одном из

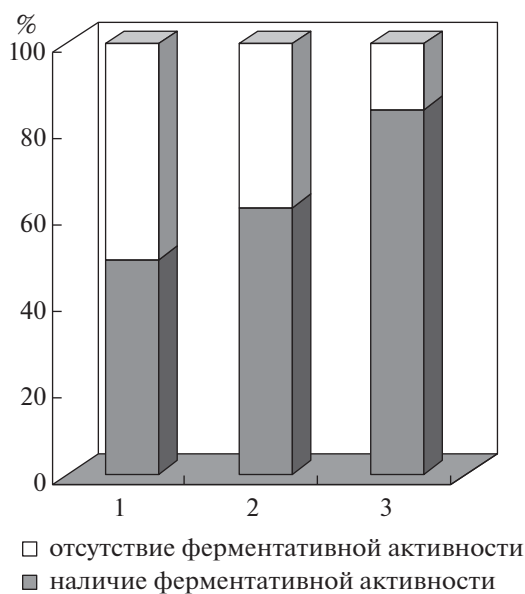


Рис. 5. Проявление ферментативной активности у исследованных штаммов грибов (% от общего количества исследованных штаммов): 1 — лигнинолитическая активность; 2 — амилазная активность; 3 — целлюлозолитическая активность.

Таблица 2. Результаты экспресс-тестов по выявлению лигнинолитической, амилазной и целлюлозолитической активности микромицетов, выделенных из древесины на о. Хейса

№ штамма (в рабочей коллекции)	Название вида	Коэффициент*		
		Лигнинолитическая активность	Амилазная активность	Целлюлозолитическая активность
ID-211	<i>Acremonium</i> sp.	—	0.33	2.8
ID-114	<i>Alternaria alternata</i>	0.4	++	3.4
ID-116	<i>Cadophora luteo-olivacea</i>	0.7	0.5	2.3
ID-133	“ ”	0.7	—	1.9
ID-138	“ ”	0.9	0.6	2.7
ID-135	<i>Cadophora melinii</i>	0.5	1.8	—
ID-226	“ ”	—	0.5	1.6
ID-211c	<i>Cephalotrichum nanum</i>	—	—	3.4
ID-211к	“ ”	—	—	1.0
ID-266	<i>Coniochaeta hoffmannii</i>	1	2	—
ID-101a	<i>Exophiala xenobiotica</i>	0.4	—	—
ID-115	“ ”	0.4	0.2	1.8
ID-104	“ ”	—	—	1
ID-209	<i>Fungal</i> sp.	±	±	1
ID-129	<i>Goffeauzyma gilvescens</i>	—	—	0.2
ID-255	“ ”	—	—	2.7
ID-126	<i>Hormodendrum</i> sp.	1.3	0.3	0.2
ID-111	<i>Mucor</i> sp.	—	++	++
ID-103	<i>Ochrocladosporium frigidarii</i>	0.3	0.4	2.2
ID-203	“ ”	0.6	0.5	2.9
ID-234	<i>Penicillium lividum</i>	—	—	3.1
ID-112c	<i>Phaeococcomyces</i> sp.	—	—	—
ID-357	<i>Phialemonium atrogriseum</i>	—	—	1.8
ID-109	<i>Phoma herbarum</i>	0.6	0.7	2.5
ID-123	“ ”	0.3	0.3	2.1
ID-288	<i>Phoma</i> sp.	—	0.1	1
ID-355	“ ”	—	—	1.8
ID-128	<i>Pseudogymnoascus pannorum</i>	—	1.3	2.9
ID-289	“ ”	1.2	1.1	3.0
ID-117	<i>Sydowia polyspora</i>	—	++	—
ID-127	<i>Xenopolyscytalum pinea</i>	0.7	—	2.9
ID-253	<i>Xenopolyscytalum</i> sp.	0.5	1.8	1.8

Примечание. *Расчет коэффициентов проводился для видов, обладающих наиболее выраженной активностью: “—” — отсутствие активности у исследуемых видов; “±” — слабая активность; “++” — высокая активность.

тестов, девять изолятов (27.9%) — в двух тестах, 12 изолятов (37.2%) — во всех трех тестах. К числу последних относились изоляты *Exophiala xenobiotica*, *Ochrocladosporium frigidarii*, *Phoma herbarum*, *Cadophora luteo-olivacea*, *Hormodendrum* sp., *Pseudogymnoascus pannorum*, *Xenopolyscytalum* sp.

Почти все изученные изоляты можно отнести к психротрофам (кроме *Stachybotrys chartarum*), т.е. они были способны активно расти при температуре 5°C, а также при содержании 5% NaCl в среде.

На основании результатов проведенного анализа изученные изоляты были условно разделены на 3 группы, отличающиеся по степени адаптации к древесному субстрату.

В первую группу (случайных для древесного субстрата) входит *Phaeococcomyces* sp., показавший отсутствие способности к разложению лигнина, целлюлозы и крахмала. К этой группе можно отнести изолят *Sydowia polyspora*, который показал только амилазную активность. Возможно, данный

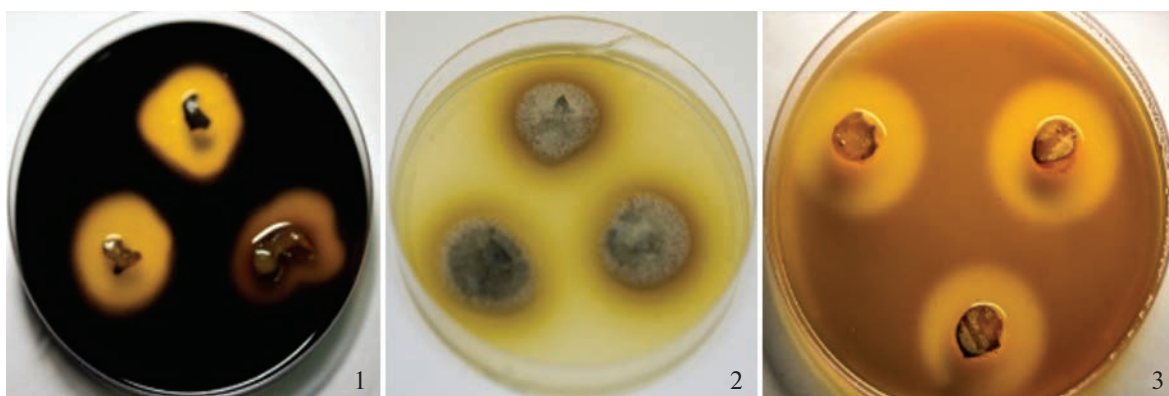


Рис. 6. Ферментативная активность штаммов (примеры результатов экспресс-тестов): 1 — амилазная активность *Cadophora melinii* (ID-135); 2 — лигнинолитическая активность *Ochrocladosporium frigidarii* (ID-203); 3 — целлюлозолитическая активность *Exophiala xenobiotica* (ID-115).

вид, известный как патоген хвойных пород и в первую очередь сосны (Silva et al., 2019; Pan et al., 2018) паразитировал на древесине в естественных условиях и сохранил жизнеспособность при низких температурах.

Ко второй группе можно условно отнести виды, обладающие амилазной и целлюлозолитической активностью, поскольку, за исключением *Sydowia polyspora*, все виды, обладающие целлюлозолитической активностью, обладали и амилазной (но не наоборот). К этой группе относятся такие виды как *Goffeauzyma gilvescens*, *Acremonium* sp., *Cephalotrichum nanum*, *Penicillium lividum*, *Phialemonium atrogriseum*, *Phoma* sp., некоторые изоляты *Pseudogymnoascus pannorum* и *Cadophora melinii*.

Интересно отметить, что изолят *Pseudogymnoascus pannorum* DI-289 обладал высокой способностью к разложению лигнина, целлюлозы и крахмала, тогда как другой изолят *Pseudogymnoascus pannorum* DI-128, обладал способностью только к амилазной и целлюлозолитической активности.

К третьей группе можно отнести виды, обладающие лигнинолитической активностью, как правило, в совокупности с целлюлозолитической активностью, и являющиеся хорошо адаптированными к разложению древесного субстрата в экстремальных условиях Арктики.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные данные свидетельствуют о том, что при формировании комплексов микромицетов на древесине в арктических экосистемах происходит заселение древесины видами, типичными для почв Арктики и вторично-водными микро-скопическими грибами (преимущественно аскомицетами). Хотя древесина является привнесённым субстратом в высоких широтах Арктики, она, по всей вероятности, является источником новых

видов и местообитанием грибов, обладающих свойствами биодеструкторов.

Формирование комплексов микромицетов на древесине, имеющей различное происхождение, происходит разными путями. Проведенная работа позволяет сделать заключение о том, что в состав микобиоты древесных субстратов входят виды хорошо адаптированные к экстремальным условиям Арктики. Можно предположить, что длительное нахождение в морской воде при низких температурах приводит к отбору микромицетов, способных разлагать древесный субстрат в экстремальных условиях высоких широт.

Результаты исследования ферментативной активности микромицетов, впервые проведенного для микромицетов древесных субстратов с острова Хейса, свидетельствуют о том, что по мере заселения древесины происходит накопление грибов, обладающих способностью к ферментативному разложению лигнина и целлюлозы. Проявление ферментативной активности во многих случаях существенно различается у изолятов одного вида и не коррелирует с типом древесины.

Работа выполнялась в рамках государственного задания согласно тематическому плану БИН РАН по теме № АААА-А19-119020890079-6, часть работы выполнена на оборудовании ЦКП “Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов” Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург). Выражаем благодарность Н.Г. Соловьевой за проведение работ по определению пород древесины и к.б.н. Н.В. Шаховой за помощь в работе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Aleksandrova V.D.* Geobotanical zoning of the Arctic and Antarctic. Nauka, Leningrad, 1977 (in Russ.).
Almeida C., Eguereva E., Kehraus S. et al. Hydroxylated sclerosporin derivatives from the marine-derived fungus *Ca-*

- dophora malorum*. J. Nat. Prod. 2010. V. 73 (3). P. 476–478.
<https://doi.org/10.1021/np900608d>
- Arenz B.E., Blanchette R.A. Investigations of fungal diversity in wooden structures and soils at historic sites on the Antarctic Peninsula. Can. J. Microbiol. 2009. V. 55. P. 46–56.
<https://doi.org/10.1139/W08-120>
- Arenz B.E., Blanchette R.A. Distribution and abundance of soil fungi in Antarctica at sites on the Peninsula, Ross Sea region and McMurdo dry valleys. Soil Biol. Biochem. 2011. V. 43. P. 308–315.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.10.016>
- Arenz B.E., Blanchette R.A., Farrell R.L. Fungal diversity in Antarctic soils. In: D. Cowan (ed.). Antarctic terrestrial microbiology: Physical and biological properties of Antarctic soils. Springer, 2014. P. 35–53.
<https://doi.org/10.1139/W08-120>
- Białkowska A.M., Szulczewska K.M., Krysiak J. Genetic and biochemical characterization of yeasts isolated from Antarctic soil samples. Polar Biol. 2017. V. 40. P. 1787–1803.
<https://doi.org/10.1007/s00300-017-2102-7>
- Blanchette R.A., Held B.W., Arenz B.E. et al. An Antarctic hot spot for fungi at Shackleton's historic hut on Cape Royds. Microb. Ecol. 2010. V. 60. P. 29–38.
<https://doi.org/10.1007/s00248-010-9664-z>
- Blanchette R., Held B., Hellman L. et al. Arctic driftwood reveals unexpectedly rich fungal diversity. Fungal Ecol. 2016. V. 23. P. 58–63.
<https://doi.org/10.1016/j.funeco.2016.06.001>
- Blanchette R.A., Held B.W., Jurgens J.A. et al. Wood destroying soft rot fungi in the historic expedition huts of Antarctica. Appl. Environ. Microbiol. 2004. V. 70. P. 1328–1335.
<https://doi.org/10.1128/AEM.70.3.1328-1335.2004>
- Blanchette R.A., Held B.W., Jurgens J. et al. Fungi attacking historic wood of Fort Conger and the Peary Huts in the High Arctic. PLOS One. 2021. V. 16 (1).
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0246049>
- Burgaud G., Le Calvez T., Arzur D. et al. Diversity of culturable marine filamentous fungi from deep-sea hydrothermal vents. Environ. Microbiol. 2009. V. 11(6). P. 1588–1600.
<https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2009.01886.x>
- Cadete R.M., Lopes M.R., Rosa C.A. Yeasts associated with decomposing plant material and rotting wood. In: P. Buzzini, M.A. Lachance, A. Yurkov (eds). Yeasts in natural ecosystems: diversity. Springer, 2017, pp. 265–292.
https://doi.org/10.1007/978-3-319-62683-3_9
- Chilingarov A.N. Essays on the geography of the Arctic. Moscow, 2009 (in Russ.).
- Chuchala D., Sandak A., Orlowski K.A. et al. Characterization of Arctic driftwood as naturally modified material. Pt 1: Machinability. Coatings. 2021. V. 11 (3). P. 278–284.
<https://doi.org/10.3390/coatings11030278>
- Colwell R.K., Chao A., Gotelli N.J. et al. Models and estimators linking individual-based and sample based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. J. Plant Ecol. 2012. V. 5 (1). P. 3–21.
<https://doi.org/10.1093/jpe/rtr044>
- Connell L., Redman R., Craig S. et al. Distribution and abundance of fungi in the soils of Taylor Valley, Antarctica. Soil Biol. Biochem. 2006. V. 38. P. 3083–3094.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2006.02.016>
- Crous P.W., Luangsa-ard J., Wingfield M.J. et al. Fungal planet description sheets: 785–867. Persoonia. 2018. V. 41. P. 238–417.
<https://doi.org/10.3767/persoonia.2018.41.12>
- Domsch K.H., Gams W., Anderson T.-H. Compendium of soil fungi. IHW-Verlag, Eching, 2007.
https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2008.01052_1.x
- Dryupin V.G. Franz Joseph Land. Arkhangelsk, 2004 (in Russ.).
- Dyke A.S., England J., Reimnitz E. et al. Changes in driftwood delivery to the Canadian Arctic Archipelago: the hypothesis of postglacial oscillations of the Transpolar Drift. Arctic. 1997. V. 50 (1). P. 1–16.
- Eggertsson Ó. Driftwood as an indicator of relative changes in the influx of Arctic and Atlantic water into the coastal areas of Svalbard. Polar Research. 1994. V. 13. P. 209–218.
<https://doi.org/10.1111/J.1751-8369.1994.TB00450.X>
- Gams W. *Phialophora* and some similar morphologically little-differentiated anamorphs of divergent *Ascomycetes*. Stud. Mycol. 2000. V. 45. P. 187–199.
- Godinho V.M., Furbino L.E., Santiago I.F. et al. Diversity and bioprospecting of fungal communities associated with endemic and cold-adapted macroalgae in Antarctica. The ISME J. 2013. V. 7. P. 1434–1451.
<https://doi.org/10.1038/ismej.2013.77>
- González A.E., Martínez A.T., Almendros G. et al. A study of yeasts during the delignification and fungal transformation of wood into cattle feed in Chilean rain forest. Antonie van Leeuwenhoek. 1989. V. 55. P. 221–236.
<https://doi.org/10.1007/bf00393851>
- Govorukha L.S. Landscape and geographic characteristics of Franz Josef Land. Tr. AANII Problemy polyarnoy geografii. 1968. P. 86–117 (in Russ.).
- Govorukha L.S. Franz Joseph Land. Moscow, 1970 (in Russ.).
- Guamán-Burneo M.C., Dussan K.J., Cadete R.M. et al. Xylitol production by yeasts isolated from rotting wood in the Galápagos islands, Ecuador, and description of *Cyberlindnera galapagoensis*, sp. nov. Antonie Van Leeuwenhoek. 2015. V. 108. P. 919–931.
<https://doi.org/10.1007/s10482-015-0546-8>
- Gunde-Cimerman N., Oren A., Plemenitaš A. Adaptation to life at high salt concentrations in archaea, bacteria, and eukarya. 2005.
<https://doi.org/10.1007/1-4020-3633-7>
- Gunde-Cimerman N., Plemenitaš A., Oren A. Strategies of adaptation of microorganisms of the three domains of life to high salt concentrations. FEMS Microbiol. 2018. V. 42. P. 353–375.
<https://doi.org/10.1093/femsre/fuy009>
- Held B., Jurgens J., Duncan S. et al. Assessment of fungal diversity and deterioration in a wooden structure at New Harbor, Antarctica. Polar Biology. 2005. V. 29. P. 526–531.
<https://doi.org/10.1007/s00300-005-0084-3>
- Held B.W., Blanchette R.A. Deception Island, Antarctica, harbors a diverse assemblage of wood decay fungi. Fungal Biol. 2017. V. 121 (2). P. 145–157.
<https://doi.org/10.1016/j.funbio.2016.11.009>

- Held B.W., Jurgens J.A., Arenz B.E. et al. Environmental factors influencing microbial growth inside the historic huts of Ross Island, Antarctica. *Int. Biodeterior. Biodegradation*. 2005. V. 55. P. 45–53. <https://doi.org/10.1016/j.ibiod.2004.06.011>
- Hellmann L., Agafonov L., Churakova O. et al. Regional coherency of boreal forest growth defines Arctic driftwood provenancing. *Dendrochronologia*. 2016. V. 39. P. 3–9. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2015.12.010>
- Hellmann L., Kirdyanov A.V., Büntgen U. Effects of boreal timber rafting on the composition of Arctic driftwood. *Forests*. 2016. V. 7 (11) P. 257–266. <https://doi.org/10.3390/f7110257>
- Hellmann L., Tegel W., Eggertsson Ó. et al. Tracing the origin of Arctic driftwood. *J. Geophysical Res. Biogeosciences*. 2013. V. 118 (1). P. 68–76. <https://doi.org/10.1002/jgrg.20022>
- Hellmann L., Tegel W., Geyer J. et al. Dendro-provenancing of Arctic driftwood. *Quaternary Science Reviews*. 2017. V. 162. P. 1–11. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2017.02.025>
- Hellmann L., Tegel W., Kirdyanov A.V. et al. Timber logging in central Siberia is the main source for recent Arctic driftwood. *Arctic Antarct. Alpine Res.* 2015. V. 47. P. 449–460. <https://doi.org/10.1657/aaar0014-063>
- Henriksson G., Brännval E., Lennholm H. 2. The trees. V. 1. In: *Ek M. etc. (eds). Wood chemistry and wood biotechnology*. Berlin, N.Y., 2009, pp. 13–44.
- Index Fungorum. CABI Bioscience, 2022. <http://www.indexfungorum.org>. Accessed 13.09.2022.
- Karvinen S., Valkky E., Tornaiainen T. et al. Northwest Russian Forest Sector in a Nutshell. Working Papers of Finnish Forest Research Institute. 2006.
- Kejzar A., Grötl M., Tamás M.J. et al. HwHog1 kinase activity is crucial for survival of *Hortaea werneckii* in extremely hyperosmolar environments. *Fungal Genet. Biol.* 2015. V. 74. P. 45–58. <https://doi.org/10.1016/j.fgb.2014.11.004>
- Kirtsideli I.Yu. Microfungi from soils of Heiss Island (Franz Joseph Land). *Novosti Sistematiki Nizshikh Rasteniy*. 2015. V. 49. P. 151–160 (in Russ.).
- Kirtsideli I.Yu., Abakumov E.V., Teshebaev Sh.B. et al. Microbial communities in regions of Arctic settlements. *Gigiena i sanitariya*. 2016. V. 95 (10). P. 923–929 (in Russ.).
- Kirtsideli I.Yu., Ilyushin V.A., Vlasov D.Yu. et al. Microfungi in the Soils of Chernavaya Taiga of Western Siberia. *Mikologiya i fitopatologiya*. 2022. V. 56 (2). P. 86–95 (in Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0026364822020076>
- Kirtsideli I.Yu., Llukina E., Iliushin V.A. et al. Diversity of microfungi on driftwood in the coastal zone of the Greenland Sea (Svalbard Archipelago). *Mikologiya i fitopatologiya*. 2021. V. 55 (3). P. 178–188 (in Russ.). <https://doi.org/10.31857/s0026364821030053>
- Kirtsideli I.Yu., Vlasov D.Yu., Abakumov E.V. et al. Diversity and enzyme activity of microfungi from antarctic soils. *Mikologiya i fitopatologiya*. 2010. V. 44 (5). P. 387–397 (in Russ.).
- Kirtsideli I., Vlasov D., Barantsevich E. et al. Distribution of terrigenous microfungi in Arctic Seas. *Mikologiya i fitopatologiya*. 2012. V. 46 (5). P. 306–310 (in Russ.).
- Kirtsideli I.Yu., Vlasov D.Yu., Novozhilov Yu.K. et al. Assessment of anthropogenic influence on Antarctic mycobiota in areas of Russian polar stations. *Contemporary Problems of Ecology*. 2018. V. 11 (5). P. 449–457. <https://doi.org/10.1134/S1995425518050074>
- Kirtsideli I.Yu., Vlasov D.Yu., Zelenskaya M.S. et al. Assessment of anthropogenic invasion of microfungi in Arctic ecosystems (exemplified by Spitsbergen archipelago). *Gigiena i sanitariya*. 2020. V. 99 (2). P. 145–151 (in Russ.). <https://doi.org/10.33029/0016-9900-2020-99-2-145-151>
- Klán J., Baudišová D. Enzyme activity of mycelial cultures of saprotrophic macromycetes (*Basidiomycotina*). I. Methods of hydrolases estimation. *Česká Mykol.* 1990. V. 44 (4). P. 203–211.
- Kolosova M.I., Solovyeva N.G. The main anatomical features of the wood of deciduous trees and shrubs. SPb., 2013 (in Russ.).
- Krishnan A., Convey P., Gonzalez M. et al. Effects of temperature on extracellular hydrolase enzymes from soil microfungi. *Polar Biology*. 2018. V. 41. P. 537–551. <https://doi.org/doi.org/10.1007/s00300-017-2215-z>
- Linderholm H.W., Gunnarson B.E., Fuentes M. et al. The origin of driftwood on eastern and south-western Svalbard. *Polar Science*. 2021. V. 29. <https://doi.org/10.1016/j.polar.2021.100658>
- Ludley K.E., Robinson C.H. Decomposer *Basidiomycota* in Arctic and Antarctic ecosystems. *Soil Biol. Biochem.* 2008. V. 40. P. 11–29. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2007.07.023>
- Malosso E., Waite I.S., English L. et al. Fungal diversity in maritime Antarctic soils determined using a combination of culture isolation, molecular fingerprinting and cloning techniques. *Polar Biol.* 2006. V. 29. P. 552–561. <https://doi.org/10.1007/s00300-005-0088-z>
- Mattsson J., Flyen A.C., Nunez M. Wood-decaying fungi in protected buildings and structures on Svalbard. *Int. J. Medicinal Mushrooms*. 2010. V. 29. P. 5–14.
- Methods of experimental mycology / V.I. Bilay (ed.). Naukova Dumka, Kiev, 1982 (in Russ.).
- Naranjo-Ortiz M.A., Gabaldón T. Fungal evolution: diversity, taxonomy and phylogeny of the *Fungi*. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 2019. V. 94 (6). P. 2101–2137. <https://doi.org/10.1111/brv.12550>
- Nikitin D.A., Semenov M.V. Characterization of Franz Josef Land soil mycobiota by microbiological palating and real-time PCR. *Microbiology*. 2022. V. 91 (1). P. 56–66.
- Pan Y., Ye H., Lu J. et al. Isolation and identification of *Sydowia polyspora* and its pathogenicity on *Pinus yunnanensis* in Southwestern China. *J. Phytopathology*. 2018. V. 166 (6). P. 383–395. <https://doi.org/10.1111/jph.12696>
- Pedersen N.B., Matthiesen H., Blanchette R.A. et al. Fungal attack on archaeological wooden artefacts in the Arctic: Implications in a changing climate. *Sci. Rep.* 2020. V. 10. P. 14577. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-71518-5>
- Perini L., Gostinčar C., Gunde-Cimerman N. Fungal and bacterial diversity of Svalbard subglacial ice. *Scientific Reports*. 2019. V. 9 (1). P. 20230. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-56290-5>

- Peterson B.J., Holmes R.M., McClelland J.W. et al. Increasing river discharge to the Arctic Ocean. *Science*. 2002. V. 13. P. 2171–2173.
<https://doi.org/10.1126/science.1077445>
- Rämä T., Hassett B.T., Bubnova E. Arctic marine fungi: from filaments and flagella to operational taxonomic units and beyond. *Botanica Marina*. 2017. V. 60 (4). P. 433–452.
<https://doi.org/10.1515/bot-2016-0104>
- Rämä T., Norden J., Davey M. et al. Fungi ahoy! Diversity on marine wooden substrata in the high North. *Fungal Ecol.* 2014. V. 8. P. 46–58.
<https://doi.org/10.1016/j.funeco.2013.12.002>
- Raper K.B., Thom C.A. Manual of the *Penicillia*. The Williams and Wilkins Company, Baltimore, 1949.
- Richards T.A., Jones M.D.M., Leonard G. et al. Marine fungi: their ecology and molecular diversity. *Ann. Rev. Marine Sci.* 2012. V. 4. P. 495–522.
<https://doi.org/10.1146/annurev-marine-120710-100802>
- Rovati J.I., Pajot H.F., Ruberto L. et al. Polyphenolic substrates and dyes degradation by yeasts from 25 de Mayo/King George Island (Antarctica). *Yeast*. 2013. V. 30. P. 459–470.
<https://doi.org/10.1002/yea.2982>
- Sampaio J.P. Utilization of low molecular weight aromatic compounds by heterobasidiomycetous yeasts: taxonomic implications. *Can. J. Microbiol.* 1999. V. 45. P. 491–512.
<https://doi.org/10.1139/cjm-45-6-491>
- Sazanova K.V., Senik S.V., Kirtsideli I. Yu. et al. Metabolomic profiling and lipid composition of Arctic and Antarctic strains of micromycetes *Geomyces pannorum* and *Thelebolus microsporus* grown at different temperatures. *Microbiology*. 2019. V. 88. P. 282–291.
<https://doi.org/10.1134/S0026261719030111>
- Shakhova N.V., Volobuev S.V. Revealing new active and biotechnologically perspective producers of oxidative and cellulolytic enzymes among pure cultures of xylophilic *Agaricomycetes* from the Southern Non-Chernozem zone of the European part of Russia. *Current Res. Environm. Appl. Mycology (J. Fungal Biol.)* 2020. V. 10 (1). P. 113–119.
<https://doi.org/10.11910.5943/cream/10/1/12>
- Shitikov V.K., Zinchenko T.D., Rozenberg G.S. Macroecology of river communities: concepts, methods, models. Tolyatti, 2011 (in Russ.).
- Silva A.C., Henriques J., Diogo E.L. et al. First report of *Sydowia polyspora* causing disease on *Pinus pinea* shoots. *Forest Pathology*. 2019. V. 50. e12570.
<https://doi.org/10.1111/efp.12570>
- Sprenger M., Kasper L., Hensel M. et al. Metabolic adaptation of intracellular bacteria and fungi to macrophages. *Int. J. Med. Microbiol.* 2018. V. 308 (1). P. 215–227.
<https://doi.org/10.1016/j.ijmm.2017.11.001>
- Stokland J., Siitonen J., Jonsson B. Biodiversity in dead wood (ecology, biodiversity and conservation). Univ. Press, Cambridge, 2012.
<https://doi.org/10.1017/CBO9781139025843>
- Teppo R., Norden J., Marie L. et al. Fungi ahoy! Diversity on marine wooden substrata in the high North. *Fungal Ecol.* V. 8. P. 46–58.
<https://doi.org/10.1016/j.funeco.2013.12.002>
- Tosi S., Casado B., Gerdol R. et al. Fungi isolated from Antarctic mosses. *Polar Biol.* 2002. V. 25. P. 262–268.
<https://doi.org/10.1007/s00300-001-0337-8>
- Troncoso E., Barahona S., Carrasco M. et al. Identification and characterization of yeasts isolated from the South Shetland Islands and the Antarctic Peninsula. *Polar Biol.* 2017. V. 40. P. 649–658.
<https://doi.org/10.1007/s00300-016-1988-9>
- Tsuiji M., Tsujimoto M., Imura S. *Cystobasidium tubakii* and *Cystobasidium ongulense*, new basidiomycetous yeast species isolated from East Ongul Island, East Antarctica. *Mycoscience*. 2017. V. 58. P. 103–110.
<https://doi.org/10.1016/j.myc.2016.11.002>
- White T.J., Bruns T., Lee S. et al. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In: M. Innis etc. (eds.). *PCR Protocols: A Guide to methods and applications*. Academic Press, San Diego, 1990, pp. 315–322.
- Yatsenko-Khmelevskiy A. A. Fundamentals and methods of anatomical study of wood. Moscow, Lenindrad, 1954 (in Russ.).
- Александрова В.Д. (Aleksandrova) Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л.: Наука, 1977, 188 с.
- Говоруха Л.С. (Govorukha) Ландшафтно-географическая характеристика Земли Франца-Иосифа // Тр. ААНИИ. Проблемы полярной географии. 1968. Т. 285. С. 86–117.
- Говоруха Л.С. (Govorukha) Земля Франца-Иосифа. М.: Советская Арктика, 1970. С. 328–359.
- Дрюпин В.Г. (Dryupin) Земля Франца-Иосифа. Архангельск: СГМУ, 2004. 135 с.
- Кирицели И.Ю. (Kirtsideli) Микроскопические грибы в почвах острова Хейса (земля Франца-Иосифа) // Новости систематики низших растений. 2015. Т. 49. С. 151–160.
- Кирицели И.Ю., Абакумов Е.В., Тешебаев Ш.Б. и др. (Kirtsideli et al.) Микробные сообщества в районах арктических поселений // Гигиена и санитария. 2016. Т. 95. № 10. С. 923–929.
- Кирицели И.Ю., Власов Д.Ю., Абакумов Е.В. и др. (Kirtsideli et al.) Разнообразие и ферментативная активность микромицетов из слабообразованных почв береговой Антарктики // Микология и фитопатология. 2010. Т. 44. № 5. С. 387–397.
- Кирицели И.Ю., Власов Д.Ю., Баранцевич Е.П. и др. (Kirtsideli et al.) Распространение терригенных микромицетов в водах Арктических морей // Микология и фитопатология. 2012. Т. 46. № 5. С. 306–310.
- Кирицели И.Ю., Власов Д.Ю., Зеленская М.С. и др. (Kirtsideli et al.) Оценка антропогенной инвазии микроскопических грибов в Арктические экосистемы (на примере пос. Баренцбург, архипелаг Шпицберген) // Гигиена и санитария. 2020. Т. 99. № 2. С. 145–151.
- Кирицели И.Ю., Власов Д.Ю., Ильющин В.А. и др. (Kirtsideli et al.) Микроскопические грибы в почвах черновой тайги Западной Сибири // Микология и фитопатология. 2022. Т. 56 (2). С. 86–95.
- Кирицели И.Ю., Лукина Е.Г., Ильющин В.А. и др. (Kirtsideli et al.) Разнообразие микроскопических гри-

- бов на древесине в береговой зоне Гренландского моря (архипелаг Шпицберген) // Микология и фитопатология. 2021. Т. 55. № 3. С. 178–188.
- Колосова М.И., Соловьева Н.Г. (Kolosova, Solovyeva) Основные анатомические признаки древесины лиственных деревьев и кустарников. СПб., 2013. 104 с.
- Методы экспериментальной микологии (Methods) / В.И. Билай (ред.). Киев: Наукова думка, 1982. 550 с.
- Чилингаров А.Н. (Chilingarov) Очерки по географии Арктики. М., 2009. 56 с.
- Шитиков В.К., Зинченко Т.Д., Розенберг Г.С. (Shitikov et al.) Макроэкология речных сообществ: концепции, методы, модели. Тольятти, 2011. 255 с.
- Яценко-Хмелевский А.А. (Yatsenko-Khmelevskiy) Основы и методы анатомического исследования древесины. М.-Л., 1954. 337 с.

Diversity of Microfungi on Wood of the Coastal Zone of Heiss Island (Franz Joseph Land Archipelago)

I. G. Pankova^{a,#}, I. Yu. Kirtsideli^{a,##}, V. A. Iliushin^{a,###}, M. S. Zelenskaya^{b,####}, D. Yu. Vlasov^{a,b,#####},
M. V. Gavrilov^{c,d,#####}, and E. P. Barantsevich^{e,#####}

^aBotanical Institute of Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia

^bSaint-Petersburg State University, St. Petersburg, Russia

^cArctic and Antarctic Research Institute, St. Petersburg, Russia

^dAssociation Maritime Heritage, St. Petersburg, Russia

^eNorthwestern Almazov Federal medical research center of the Russian Federation Ministry of Health, St. Petersburg, Russia

[#]e-mail: inna2008@nextmail.ru

^{##}e-mail: microfungi@mail.ru

^{###}e-mail: ilva94@yandex.ru

^{####}e-mail: marsz@yandex.ru

^{#####}e-mail: dmitry.vlasov@mail.ru

^{#####}e-mail: m_gavrilov@mail.ru

^{#####}e-mail: lenabara2003@inbox.ru

The material for the study was wood samples that were collected in the summer of 2021 on the coast of Heiss Island in the Franz Josef Land archipelago, in the Arctic Ocean. Heiss Island is located in the central area of the archipelago. The wood was 1) brought by the sea ("drift wood") and was located on the shore at minor distances from the water line or 2) anthropogenic origin and was an external part of abandoned structures. As a result of investigations, we revealed complexes of microfungi on coniferous and deciduous wood, which include 30 species of microfungi, mainly from the *Ascomycota* division. Species of the genus *Cadophora* were found in the greatest number of examined samples. Indicators of species diversity and occurrence of representatives of the *Basidiomycota* department were low. The yeast component (*Ascomycota* and *Basidiomycota*) accounted for 23% of the identified species. A total of 25 species were found in wood samples of anthropogenic origin and 12 species in drift wood samples. Studies of the enzymatic activity of microfungi showed that ligninolytic activity was noted in 50% of the strains studied, amylolytic in 62%, and cellulolytic in 85% of the strains studied. A group of psychrotrophic species with high ligninolytic activity, together with cellulolytic and amylase activity, and well adapted to decomposition of wood substrate in the extreme conditions of the Arctic was identified. Activity profiles of different isolates of the same species do not always coincide and expression of individual enzymatic activity factors in many cases has a strain character.

Keywords: Arctic, enzymatic activity, microbial communities, microscopic fungi, secondary aquatic fungi, wood