БИОЛОГИЯ МОРЯ, 2022, том 48, № 3, с. 147–159

ОБЗОР

УДК 582.28:504.42

ГРИБЫ В ГЛУБОКОВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ МИРОВОГО ОКЕАНА

© 2022 г. Л. В. Зверева[1, *], О. Г. Борзых[1]

[1]*Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток 690041, Россия*

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

Поступила в редакцию 29.04.2021 г.
После доработки 27.07.2021 г.
Принята к публикации 17.09.2021 г.

Приведен анализ литературных данных по таксономическому разнообразию, встречаемости, численности и распространению микроскопических грибов в глубоководных пелагических и донных местообитаниях Мирового океана. Отмечена гомология глубоководных видов и видов, описанных в наземной среде. Обсуждаются адаптации, позволяющие грибам существовать в экстремальных условиях донных осадков Мирового океана.

Ключевые слова: глубоководные грибы, глубинная биосфера, экстремальные местообитания, Мировой океан

DOI: 10.31857/S013434752203010X

Глубоководные экосистемы Мирового океана, как и экосистемы в районах подводной вулканической активности (hydrothermal vents), экосистемы с предельно низким содержанием кислорода (с гипоксией и аноксией), гипергалинные водоемы, арктические и антарктические полярные воды, характеризуются экстремальными условиями, определяющими границы жизни на нашей планете (Raghukumar, 2017; Fungi in Extreme Environments, 2019). Глубоководные организмы находятся под влиянием высокого гидростатического давления, низкой температуры и нулевой освещенности, испытывая также недостаток питательных веществ. В подводных гидротермальных источниках лимитирующим экологическим фактором для существования гидробионтов служит температура, превышающая 300°C. Однако, несмотря на экстремальные условия, эти местообитания заселены различными микро- и макроорганизмами. Среди них выделяют экстремотолерантные и экстремофильные организмы. Первые способны выживать в данных условиях, а вторые предпочитают именно такие радикальные условия жизни.

Адаптация организмов к высокому гидростатическому давлению обуславливает закономерности распространения видов в морской водной толще (Siebenaller, Somero, 1989). У глубоководных организмов самых разных таксонов проявляются общие закономерности адаптации, т.е. адаптацию к давлению характеризует конвергентная эволюция (Siebenaller, Somero, 1989). Даниэль с соавторами (Daniel et al., 2006) придерживаются мнения, что устойчивость к повышенному гидростатическому давлению – это физико-химический параметр, который встречается у всех организмов, поскольку жизнь зародилась в глубоководной среде. В адаптации к высокому давлению наряду с эволюционной адаптацией важную роль играет и фенотипическая акклиматизация (DeLong, Yayanos, 1985). В процессе адаптации к давлению большое значение имеют высокая степень гомеостаза чувствительных к давлению физиологических и биохимических систем, а также реакции, индуцирующие экспрессию генов, повышение степени текучести липидного бислоя мембран, динамику вязкости/текучести белков и возрастание активности ферментных систем (Somero, 1992). Среди вероятных механизмов адаптации называют изменение биохимического состава мембран, в частности состава жирных кислот, и динамику белков стресса (Simonato et al., 2006). Эти механизмы могли способствовать переходу наземных грибов к глубоководным условиям обитания.

Глубоководные местообитания – одна из самых неизведанных экстремальных сред, обладающая огромным потенциалом и представляющая интерес для науки как в плане решения фундаментальных проблем биоразнообразия, экологии и эндемизма микроорганизмов, так и при поиске

новых биологически активных метаболитов (Daletos et al., 2018; Arifeen et al., 2019).

Наиболее изученные микроорганизмы экстремальных морских экосистем – это бактерии и археи (Takai, Horikoshi, 1999; Munn, 2011). Детальные исследования грибов – одной из наиболее экологически важных групп эукариотических микроорганизмов глубоководных экосистем, начались лишь в последние годы. Доказательства их присутствия в глубинах Мирового океана предоставлены в работах, основанных на методах культивирования и метагеномного анализа (Raghukumar et al., 2010).

Согласно теории вертикальной зональности, океан разделен на 5 зон: литораль, сублитораль, батиаль, абиссаль и ультраабиссаль или хадаль (Bruun, 1956; Кафанов, Кудряшов, 2000). Из-за недостатка освещенности фотосинтетическая активность фитопланктона в водных массах снижается от глубины 200 м (так называемая сумеречная, или мезопелагическая зона) до батипелагической зоны, характеризующейся полной темнотой. Глубоководные зоны океана охватывают около 65% поверхности Земли (Sverdrup et al., 1942). Это области высокого гидростатического давления и низкой температуры, например, на глубине 1000 м гидростатическое давление составляет 100 бар (10 МПа), а температура приближается к 0°С. Организмы в глубоководных условиях зависят от питательной биомассы (останки гидробионтов, затонувшая древесина и др.) и растворенных питательных веществ, оседающих из верхней эвфотической толщи воды (Jørgensen, Boetius, 2007). Основными поставщиками кислорода в глубоководных местообитаниях служат поверхностная вода, несущая из эвфотической зоны выработанный фитопланктоном растворенный кислород, и глубоководные течения, возникающие вследствие нисходящего движения поверхностных вод, приносящих насыщенную кислородом воду.

Методы исследования глубоководных грибов

Исследования биоразнообразия морских глубин требуют применения специализированного оборудования; пробы отбирают с помощью океанографических пробоотборников разной конструкции и глубоководных пилотируемых (например, Shinkai 2000 и Shinkai 6500) и автоматических (например, Komanchi и Kaiko) подводных аппаратов.

Первый пробоотборник для глубоководных сборов с фиксированным давлением апробирован около полувека назад (Jannasch et al., 1973). Японские специалисты для извлечения и культивирования глубоководных организмов разработали оборудование, позволяющее моделировать глубоководные условия (Yanagibayashi et al., 1999). Для сбора глубоководных отложений чаще всего используют бокс-пробоотборники, множественные пробоотборники или длинные гравитационные пробоотборники. Эти системы удерживают и сохраняют давление и температуру окружающей среды, при которых были собраны пробы отложений (Yanagibayashi et al., 1999). Их конструкция отвечает требованиям стерильности собранных образцов.

На основе оборудования, разработанного для выращивания бактерий, Лоренц и Молиторис (Lorenz, Molitoris, 1997) создали систему, модифицированную для культивирования в имитируемых глубоководных условиях грибов, в первую очередь, дрожжей.

Облигатные морские лигнотрофные грибы собирают с помощью древесных блоков. Древесные блоки погружают в море на заданную глубину, где они экспонируются в течение длительного периода времени, затем в лаборатории блоки инкубируют во влажных камерах для формирования плодовых тел грибов (Kohlmeyer, 1977; Kohlmeyer, Kohlmeyer, 1979; Nagano et al., 2019).

Для выделения и изоляции культурабельных грибов из воды и донных отложений используют классические микологические методы: посев субстрата на поверхность плотной питательной среды (чашечный метод) и метод разбавлений, а также их модификации в лабораторных условиях, имитирующих параметры давления и температуры глубоководной среды (Raghukumar et al., 2004, 2010; Damare et al., 2006; Singh et al., 2010; Raghukumar, 2017).

Дрожжи из водных проб выделяют методом мембранной фильтрации. При фильтрации воды на мембранных фильтрах оседают клетки дрожжей. Мембраны помещают на плотные агаровые среды с добавлением антибиотиков для подавления роста бактерий, а затем инкубируют до появления видимых колоний дрожжей на мембранах (Raghukumar et al., 2010).

Для выявления некультурабельных грибов (как мицелиальных, так и дрожжевых) используют метагеномный анализ – секвенирование последовательностей рДНК и рРНК генов (Nagano et al., 2010; Raghukumar et al., 2010; Edgcomb et al., 2011; Nagahama, Nagano, 2012; Singh et al., 2012a, 2012b; Manohar, Raghukumar, 2013; Xu et al., 2014; Zhang et al., 2014; Raghukumar, 2017; Wang et al., 2019).

Для обнаружения мицелия грибов в раковинах моллюсков из глубоководных местообитаний раковины фиксируют формалином, растворяют этилендиаминтетрауксусной кислотой (EDTA), гифы грибов окрашивают калькофлюором и изучают под эпифлюоресцентным микроскопом (Raghukumar, Raghukumar, 1998).

На каждом этапе сбора и обработки образцов, выделения и культивирования грибов осуществляется контроль стерильности для предотвращения загрязнения воздушной микобиотой (Raghukumar, Raghukumar, 1998).

Биоразнообразие, встречаемость и распределение глубоководных грибов в воде и донных отложениях

Ранее многочисленные исследования были сосредоточены на глубоководных бактериях и археях (Li et al., 1999; Takai, Horikoshi, 1999; DeLong, Pace, 2001; Sogin et al., 2006), для которых впервые был использован термин “барофилия” (ZoBell, Johnson, 1949) и получены доказательства барофильного роста в смешанных микробных культурах, извлеченных из морских глубин (ZoBell, Morita, 1957). Позже были определены термины “пьезотолерантный” (организм, выдерживающий давление до 400 атм. или 40 МПа) и “пьезофильный” (организм, нуждающийся для роста в повышенном давлении), а также термин “пьезофизиология”, который используется при изучении воздействия высокого давления на рост, жизнеспособность и клеточные отклики живых организмов (Abe, 2004).

В последние годы внимание исследователей привлекают и эукариотические микроорганизмы. За минувшие два десятилетия экспериментальные исследования глубоководных грибов, направленные на изучение их разнообразия, физиологии и активности в глубоководных районах, донных отложениях, гидротермальных источниках и аноксичных местообитаниях, проведены во всех океанах (Raghukumar, 2017). В глубоководных районах обнаружено большое разнообразие микроэукариот: мицелиальных грибов, дрожжей, новых морских альвеолят и страменопилов (Kohlmeyer, Kohlmeyer, 1979; Lópes-García et al., 2001; Edgcomb et al., 2002, и др.). Экспериментальные исследования, проведенные на грибах из глубоководных местообитаний и донных отложений океанов, показали, что грибы являются важным компонентом океанических глубин (Raghukumar et al., 2010; Nagahama, Nagano, 2012; Richards et al., 2012).

Мицелиальные грибы. Частицы органических веществ в донных отложениях глубоководных районов моря – это идеальный субстрат для мицелиальных грибов (Raghukumar et al., 2010). Первыми глубоководные грибы культивировали Рот с соавторами (Roth et al., 1964). Простерилизованными пробоотборниками Ван Дорна и Нискина они изолировали наземные виды грибов из проб воды от поверхности до глубины 4500 м в субтропической Атлантике (Roth et al., 1964). Сообщение о присутствии грибов в раковинах моллюсков с глубины 4610 м (Höhnk, 1969) получило подтверждение несколько лет спустя (Poulicek et al., 1986). Вскоре Раджкумар с соавторами (Raghukumar et al., 1992) смогли культивировать грибы из поверхностно-стерилизованных известковых раковин моллюсков, собранных в Бенгальском заливе на глубине от 300 до 850 м. Обнаружены облигатные морские грибы, обитающие на глубоководных субстратах, одним из которых является затонувшая древесина. Лигноцеллюлозный материал с суши в виде гниющей древесины и листьев выносится в океаны во время муссонов в тропиках или весеннего стока в высоких широтах. Например, в Азии колоссальное количество (8.4×10^9 кг) древесного материала было вынесено в океан во время тайфуна “Моракот” в 2009 г. (West et al., 2011). Пропитываясь морской водой, древесина постепенно погружается и оседает на дно морей и океанов. В глубоководных районах часто встречаются “островки” древесины, которые представляют собой оазисы органического материала в обычно бедных питательными веществами океанических водах. Это важные субстраты для древесных сверлильщиков, целлюлозолитических гетеротрофных, хемолитотрофных и анаэробных сернистых бактерий. На древесных субстратах описаны 5 видов облигатных морских лигнотрофных грибов: *Bathyascus vermisporus* Kohlm. на глубинах 1615 и 1720 м в тихоокеанских водах у Калифорнии; *Oceanitis scuticella* Kohlm. на глубине 3975 м в Атлантике в Ангольской котловине; *Allescheriella bathygena* Kohlm. на глубине 1720 м в Атлантике у Багамских островов и *Periconia abyssa* Kohlm. в Атлантике в Ангольской котловине на глубине 3975 м, а также в Иберийском море на глубине 5315 м (Kohlmeyer, 1977); лигнотрофный сумчатый гриб *Alisea longicolla* (сем. Halosphaeriaceae) описан на образцах древесины, поднятой в Тихом океане со дна с глубины 630–791 м (Dupont et al., 2009), и на древесине дуба, экспонированной на глубине 495 м в течение 3 лет и 7 мес. у берегов Японии (Nagano et al., 2019). Еще один глубоководный облигатный морской гриб *Abyssomyces hydrozoicus* Kohlm. найден в гидроидах (Kohlmeyer, 1971).

Несмотря на экстремальные условия в глубоких водах, активно растущие грибные гифы и аскокарпы, образующиеся в результате их роста, встречаются не только в древесине, но и в более твердых органических веществах, таких как раковины моллюсков и экзоскелеты ракообразных (Kohlmeyer, Kohlmeyer, 1979; Kohlmeyer, Volkmann-Kohlmeyer, 1988; Raghukumar, Raghukumar, 1998).

Наиболее распространенные в морских местообитаниях факультативные морские грибы Ascomycota и Basidiomycota можно обнаружить с помощью культуральных или метагеномных методов (Raghukumar et al., 2010; Nagahama, Nagano, 2012). Для ряда наземных грибов родов *Cladosporium*, *Scopulariopsis*, *Aspergillus* и *Penicillium*, выделенных из известковых отложений на глубине до 860 м, показано, что их споры прорастают при повышенном гидростатическом давлении (Raghukumar, Raghukumar, 1998).

Из донных осадков центральной и восточной частей Индийского бассейна с глубины 4000–5000 и 5900 м методом культур выделены факультативные морские сумчатые и базидиальные грибы родов *Acremonium*, *Aspergillus*, *Aureobasidium*, *Capronia*, *Cerrena*, *Chaetomium*, *Cladosporium*, *Curvularia*, *Eurotium*, *Exophiala*, *Fusarium*, *Penicillium*, *Phoma*, *Sagenomella* и *Tritirachium*, а также виды *Hortaea werneckii*, *Nigrospora oryzae* и *Trametes versicolor* (см.: Raghukumar et al., 2004; Damare et al., 2006; Singh et al., 2010, 2012a; Zhang et al., 2014). Культурабельный гриб *Penicillium lagena* (Delitsch) Stolk & Samson изолирован в культуру из образцов донных отложений Марианской впадины (Тихий океан) с глубины 10500 м (Takami, 1999). Методом культур из грунтов и беспозвоночных (губок, голотурий) глубоководных экосистем подводного вулкана Пийпа (Берингово море, Россия) с глубины 472–3450 м выделены анаморфные стадии сумчатых грибов родов *Aspergillus*, *Aureobasidium*, *Penicillium*, *Cladosporium* и *Acremonium* (Борзых, Зверева, 2019).

В глубоководных районах северной Атлантики из донных отложений банки Поркьюпайн (933–2150 м), а также из глубоководных кораллов и губок каньона Уиттард (1460–2061 м) методом культивирования на питательных средах выделено 87 штаммов грибов, относящихся к 43 таксонам, в том числе к 10 классам, 18 порядкам, 24 семействам Ascomycota (92% видов) и Basidiomycota (8%) (Marchese et al., 2021). Доминировали виды родов *Cladosporium*, *Penicillium*, *Candida* и *Emericellopsis*. Средняя частота встречаемости изолятов грибов для донных отложений составила 3.1 изолята/г, для кораллов – 0.9 изолята/см^2 и для губок – 1.5 изолята/см^2 (Marchese et al., 2021).

В глубоководных отложениях Окинавского желоба доминировали представители родов *Aspergillus*, *Cladosporium* и *Penicillium*; виды родов *Mycosphaerella*, *Purpureocillium* и *Schizophyllum* были относительно редкими (Zhang et al., 2021). Экстракты из 15 изолятов грибов проявляли биологическую активность против индикаторных бактерий и личинок морских обрастателей. Так, изоляты *Cladosporium oxysporum* SCSIO z001 и *Penicillium citrinum* SCSIO z049 обладали широким спектром биоактивности, изоляты *Cladosporium cladosporioides* SCSIO z015, *C. sphaerospermum* SCSIO z030 и *P. verruculosum* SCSIO z007 – антибактериальной активностью; экстракты из изолята *P. chrysogenum* SCSIO z062 препятствовали осаждению морских обрастателей, что заслуживает дальнейшего изучения этих грибов как потенциальных источников новых биоактивных метаболитов (Zhang et al., 2021).

Из морских отложений Антарктического (Южного) океана с разных глубин методом культур выделены и идентифицированы виды грибов *Acremonium fusidioides*, *Pseudogymnoascus verrucosus* и 4 вида рода *Penicillium*: *P. allii-sativi*, *P. chrysogenum*, *P. palitans* и *P. solitum* (см.: Ogaki et al., 2020). Экстракты некоторых изолятов рода *Penicillium* обладают противогрибковым, трипаноцидным, лейшманицидным, противомалярийным и нематоцидным действием (Ogaki et al., 2020). При апробации метода ДНК-метабаркодирования (ДНК-штрихкодирования) в глубоководных отложениях Южного океана (Антарктика) обнаружены 263 варианта последовательностей грибных ампликонов (ASVs), относящихся преимущественно к Ascomycota, Basidiomycota, Mortierellomycota, Mucoromycota, Chytridiomycota и Rozellomycota (Ogaki et al., 2021). Доминировали представители родов *Mortierella*, *Penicillium*, *Cladosporium*, *Pseudogymnoascus*, *Phaeosphaeria* и *Torula*. Наибольшие показатели разнообразия отмечены в отложениях с глубин 550 и 250 м; 49 ASVs (18%) встречались в отложениях на всех глубинах, а 16 ASVs – в отложениях, отобранных на максимальной глубине 1463 м (Ogaki et al., 2021). На основании идентичности ASVs показано, что грибное сообщество включает глобально распространенные таксоны, зарегистрированные в наземных средах, что предполагает перенос грибов с суши в глубоководные морские отложения. Однако авторы отмечают, что метод ДНК-метабаркодирования сам по себе не подтверждает присутствие живых или жизнеспособных организмов (Ogaki et al., 2021).

В ряде глубоководных районов наземные виды грибов обнаружены благодаря метагеномному анализу (Singh et al., 2012c). По приблизительной оценке метагеномными методами из глубоководных образцов выявлены 16 таксонов, включающих грибы из 14 классов и два некультурабельных клона (Nagahama, Nagano, 2012). Наиболее часто обнаруживали грибы из классов Eurotiomycetes, Saccharomycetes Dothideomycetes и Sordariomycetes. Установление грибных последовательностей с использованием праймеров 18S рРНК показывает, что многие из этих грибов метаболически активны и с высокой частотой встречаются в донных отложениях (Singh et al., 2011, 2012a, 2012c).

При использовании метода культур и при метагеномном анализе наиболее часто выявляли виды, принадлежащие к родам *Aspergillus* и *Penicillium*. Обнаружение метагеномными методами некультурабельных и новых видов грибов в глубоководных местообитаниях чётко указывает на то, что грибы являются коренными обитателями этой экстремальной среды обитания (Nagano et al., 2010; Nagahama, Nagano, 2012; Singh et al., 2012a; Manohar, Raghukumar, 2013; Xu et al., 2014; Wang et al., 2019; Feng et al., 2021).

Количество новых операционных таксономических единиц (OTUs), полученных из глубоководных местообитаний, выше, чем полученных из других морских сред обитания. Например, 27 из 48 грибных филотипов, установленных в глубоководных отложениях Тихого океана, показали низкое сходство (<97%) с грибными последовательностями, доступными в Генбанке (Xu et al., 2014).

Исследование на основе праймеров 18S рДНК показало, что у большинства активных грибов с глубины от 1200 до 10000 м у Японских островов и из Марианской впадины (в том числе из Бездны Челленджера), присутствовали новые последовательности генов внутри филума Ascomycota, которые не были тесно связаны с ранее идентифицированными грибными последовательностями в общедоступных базах данных (Nagano et al., 2010). Недавно проведено исследование разнообразия и распределения грибных сообществ в Марианской впадине на глубинах 1000–4000 м с использованием секвенирования Illumine Hiseq с грибоспецифичными праймерами, нацеленными на внутреннюю транскрибируемую область спейсера гена рРНК (Wang et al., 2019). Глубоководные грибные сообщества показали высокое разнообразие последовательностей гена рРНК, принадлежащих 91 OTUs, которые охватывают 4 филума, 20 классов, 28 порядков, 37 семейств, 42 рода и 43 вида грибов. Из них 45 OTUs принадлежали Ascomycota (включая дрожжи порядка Saccharomycetales), 37 – Basidiomycota (включая дрожжи порядка Sporidiobolales), 3 – Chytridiomycota, 1 – Glomeromycota, 1 – Cryptomycota и 4 – неизвестным грибам (Wang et al., 2019).

Совпадение выявленных последовательностей имело высокий аффинитет с шестью известными классами Ascomycota (Sordariomycetes, Dothideomycetes, Saccharomycetes, Eurotiomycetes, Leotiomycetes, Pezizomycetes) и с девятью известными классами Basidiomycota (Malasseziomycete, Wallemiomycetes, Exobasidiomycetes, Microbotryomycetes, Cystobasidiomycetes, Ustilaginomycetes, Agaricomycetes, Tremellomycetes, Moniliellomycetes) (Wang et al., 2019). Наиболее распространенными видами оказались сумчатые грибы *Aspergillus penicillioides*, *Curvularia lunata*, *Cladosporium herbarum*, *Emericellopsis maritima*, *Talaromyces purpureogenus* и *Sarocladium kiliense*, обнаруженные во всех 13 собранных пробах (Wang et al., 2019).

Следует отметить, что криптомицеты (Cryptomycota), выявленные в Марианской впадине (Wang et al., 2019), – это родственные грибам протисты из группы опистоконт, облигатные внутриклеточные паразиты эукариотических организмов. К криптомицетам относят также большое количество последовательностей генов рРНК, полученных метагеномными методами (Lara et al., 2010).

Семь OTUs, обнаруженных с использованием последовательностей 18S рДНК в отложениях бассейна Центральной части Индийского океана на глубине 5000 м, показали менее 97% сходства с последовательностями в существующей базе данных NCBI, что предполагает наличие новых таксонов (Singh et al., 2012a). Две последовательности принадлежали *Aspergillus* sp. и дрожжевому грибу *Malassezia* sp. Некоторые из новых клонов или OTUs, описанных несколькими исследовательскими группами (Lopez-Garcia et al., 2001; Nagano et al., 2010; Singh et al., 2012a; Feng et al., 2021) из разных глубоководных биотопов, могут оказаться настоящими пьезофилами.

В донных отложениях каньонов Средиземного моря на глубинах 200–1000 м обнаружено 1742 грибковых OTUs, принадлежавших ко всем известным отделам грибов; доминирующий отдел был представлен Ascomycota. Однако только 36% OTUs принадлежали к известным родам (Barone et al., 2018). Биоразнообразие грибов в глубоководных донных отложениях Южно-Китайского моря, установленное молекулярно-генетическими методами, включает 82.39% Ascomycota, 8.10% Basidiomycota, 0.55% Zygomycota и 8.96% неизвестных грибов (Feng et al., 2021).

В Марианской впадине молекулярно-генетическим методом обнаружены представители Chytridiomycota (Wang et al., 2019), которые считаются самыми древними среди представителей царства Mycetae. Многие экологические последовательности генов грибов из глубоководных мест обитания располагаются как глубокие филогенетические ветви в отделе Chytridiomycota и могут представлять собой ещё более древние и неизвестные группы грибов (Raghukumar, 2017).

Присутствие грибных гиф в глубоководных субстратах ясно показало, что грибы активно растут и метаболизируют в этой экстремальной среде. Грибы присутствуют в раковинах моллюсков как в литоральных и мелководных прибрежных районах, так и в глубоководных местообитаниях (Höhnk, 1969). С помощью флуоресцентного красителя калькофлюора и эпифлюоресцентной микроскопии грибные гифы обнаружены в известковых фрагментах раковин из донных отложений на глубинах до 860 м в Бенгальском заливе (Raghukumar et al., 1992; Raghukumar, Raghukumar, 1998). Выделенный из таких раковин *Aspergillus restrictus* выращен в течение 25 сут на среде с 1 г известкового субстрата при давлении 100 бар (10 МПа) (Raghukumar et al., 1992). За этот период гриб выделил 512 мкг кальция, что свидетельствует о том, что грибы в таких субстратах используют органические компоненты раковин, приводя к выщелачиванию кальция (Raghukumar et al., 1992).

Этот же метод позволил обнаружить гифы грибов в глубоководных отложениях на глубине 5 тыс. м в центральном бассейне Индийского океана (Raghukumar et al., 2004; Damare et al., 2006). Иммунофлуоресцентные методы исследования подтвердили присутствие в донных отложениях *A. sydowii* (см.: Damare et al., 2006) и показали, что мицелиальные грибы в глубоководных отложениях метаболически активны и образуют мицелий. Грибы в глубоководных отложениях могут расти в составе гуминовых агрегатов. Предварительная обработка образцов осадка EDTA обеспечивает разрушение агрегатов и повышает шансы обнаружения грибных гиф, позволяя более точно оценить биомассу грибов. На основе этого метода в сочетании с окрашиванием калькофлюорохромом установлено, что биомасса грибов в отложениях центральной части Индийского бассейна на глубине 5 тыс. м составляла до 215 мкг С/г осадка (Damare, Raghukumar, 2008).

Ген рРНК экспрессируется, когда организм метаболически активен. Амплификация большого числа копий большой субъединицы рибосомальной РНК (LSU rRNA) грибов – до 3.52×10^6–5.23×10^7 копий гена/г сырой массы отложений, свидетельствует о том, что грибы могут осуществлять важные экологические функции в данной среде обитания (Xu et al., 2014). Известно, что грибные гифы более эффективно обнаруживаются при разрушении агрегатов обработкой EDTA. На основании этого высказано предположение, что грибы, обитающие в глубоководных отложениях, участвуют в агрегации осадков (Damare, Raghukumar, 2008). Эксперимент, в котором грибы, выращенные в экспериментальных условиях при давлении 200 бар (20 МПа) и температуре 5°С в течение суток на питательной среде с экстрактом глубоководных отложений, способствовали аккреции (наслоению) гуминовых частиц вокруг мицелия и образованию микроагрегатов в донных отложениях, подтвердил предположение о том, что ответственными за агрегацию донных осадков являются сами грибы (Damare, Raghukumar, 2008). Ранее было показано, что оболочки гифов часто играют адгезивную роль в прикреплении гуминовых частиц к грибному мицелию (Hyde et al., 1986). Следовательно, грибы могут способствовать образованию гумуса в глубоководных отложениях. В почвах данные агрегаты выполняют ряд экологических функций, например, предотвращают вымывание внеклеточных ферментов и участвуют в рециркуляции органического вещества. Таким образом, агрегация донных осадков может быть важной экологической ролью глубоководных грибов (Damare, Raghukumar, 2008; Raghukumar, 2017).

Дрожжи. Дрожжи, принадлежащие к отделам Ascomycota и Basidiomycota, часто встречаются в глубоководных районах моря (Fell, 2012; Singh, Raghukumar, 2014). Предполагается, что базидиальные дрожжи в глубоководье встречаются чаще, чем аскомицетные (Nagahama et al., 2001b; Kutty, Philip, 2008; Singh et al., 2010). Базидиомицетные дрожжи относятся к родам *Cryptococcus*, *Malassezia*, *Rhodosporidium*, *Rhodotorula*, *Sporidiobolus* и *Sporobolomyces*. Распространенные аскомицетные дрожжи в глубоководных районах включают виды, принадлежащие к родам *Candida*, *Debaryomyces*, *Kluyveromyces*, *Kodamaea*, *Metschnikowia*, *Pichia*, *Saccharomyces* и *Williopsis*. Из 32 филотипов грибов, выделенных из глубоководных образцов атлантических и антарктических полярных широт, 23 принадлежали аскомицетным дрожжам из подотдела Saccharomycotina и базидиомицетным дрожжам из подотдела Ustilagomycotina (см.: Bass et al., 2007).

Cryptococcus и *Rhodotorula* – доминирующие глубоководные дрожжи в пробах воды из находящейся у берегов Калифорнии Ломской впадины,

где общее количество дрожжей варьировало от 0 до 1920 жизнеспособных клеток/л (Kutty, Philip, 2008). С родом *Cryptococcus* тесно связаны 42% последовательностей рРНК из донных отложений Перуанской впадины (Edgcomb et al., 2011). Среди OTUs глубоководных микробных сообществ эукариот из отложений у о-ва Куросима доминировал *C. curvatus* (см.: Takishita et al., 2006); виды *C. surugensis* и *C. skinneri* обнаружены метагеномными методами в пробах глубоководных донных отложений на глубине 1200–10000 м у Японских островов и в Марианской впадине (Nagahama et al., 2003). Базидиальные дрожжи *Rhodotorula glutinis* и *R. mucilaginosa* выделены из отложений в северо-западной части Тихого океана (Nagahama et al., 2001b). Из самого глубокого местообитания Мирового океана – Марианской впадины на глубине 11000 м выделены базидиомицетные дрожжи *R. mucilaginosa* (см.: Takami, 1999), аскомицетные дрожжи *Candida parapsilosis* и 3 вида *Metschnikowia* (см.: Nagano et al., 2010). Дрожжи *C. parapsilosis* – это условно-патогенный для человека микроорганизм, который был также изолирован из отложений центральной части Индийского бассейна (Singh et al., 2012a).

В Марианской впадине на глубине 1000–4000 м с помощью молекулярно-генетических методов обнаружены сумчатые дрожжи порядка Saccharomycetales и базидиальные дрожжи порядка Sporidiobolales (Wang et al., 2019). Наиболее часто встречались аскомицетные дрожжи рода *Candida* (*C. etchellsii*) и базидиальные дрожжи родов *Malassezia* (*M. globosa*), *Rhodotorula* (*R. mucilaginosa*) и *Cryptococcus* (см.: Wang et al., 2019).

Из 515 клонов, представляющих 45 OUTs, обнаруженных в восточной части Индийского океана на глубине около 4000 м, 227 клонов и 17 OUTs принадлежали дрожжам (Zhang et al., 2014). Самые распространенные среди них – представители родов *Cryptococcus* (63 клона) и *Candida*, а также *Galactomyces candidum*, *Sterigmatomyces halophilus*, *Trichosporon moniliiforme* и *Rhodotorula slooffiae* (см.: Zhang et al., 2014).

Дрожжи образуют ассоциации с глубоководными донными животными. Ряд базидиомицетных красных дрожжей, относящихся к родам *Rhodotorula*, *Sporobolomyces*, *Cryptococcus* и др., выделен из двустворчатого моллюска *Calyptogena* sp. и полихеты *Lamellibrachia* sp., собранных в глубоководных тихоокеанских экосистемах (Nagahama et al., 2001a, 2001b; 2003), а также из многих других морских организмов: водорослей, рыб, млекопитающих и морских птиц (Kutty, Philip, 2008). Связанные с животными дрожжи более обильны, так как питательные вещества, получаемые из животных, для грибов доступнее, чем вещества из отложений (Nagahama et al., 2001a). Двадцать два штамма, идентифицированные как *Rodotorula glutinis*, широко распространены в глубоководье, а пять изолятов, идентифицированных как *R. minuta*, были выделены только из донных животных (Nagahama et al., 2001a).

Возможно, наземные грибы совершили адаптивный переход к существованию в глубоководных местообитаниях, где и живут как факультативные морские грибы, что подтверждается культивированием грибов *in vitro*, а также метагеномикой и экспериментальными исследованиями.

Рост глубоководных грибов в условиях культивирования

Мицелиальные грибы и дрожжи способны расти в глубоководных условиях при высоком гидростатическом давлении и низкой температуре, хотя их темпы роста могут быть медленными (Lorenz, Molitoris, 1997; Raghukumar, 2017). При разных комбинациях температуры и давления способность грибов к росту меняется. В модельном эксперименте реакции грибов на высокое давление и низкие температуры могут показать, являются изолированные виды коренными глубоководными формами или “пришельцами” из других местообитаний (Kohlmeyer, Kohlmeyer, 1979).

Большинство наземных видов грибов, выделенных из морских глубин, лучше всего растут при температуре 30°C и давлении 1 бар (0.1 МПа); данное сочетание оптимально по сравнению с другими комбинациями температуры и давления (Damare et al., 2006; Singh et al., 2010). Если температура поддерживается на уровне 30°C, эти грибы в некоторой степени могут расти и при давлении 200 бар. Многие наземные изоляты также способны к такому росту. Однако большая часть грибов, выделенных из морских глубин, плохо растет при давлении 200 бар и температуре 5°C, следовательно, давление само по себе может ограничивать их рост (как и низкая температура). При высоком гидростатическом давлении и низкой температуре для грибов создаются экстремальные условия роста.

Показано, что некоторые грибы хорошо растут как в условиях низкой температуры и высокого давления, так и при давлении 1 бар и комнатной температуре. Например, выделенные из отложений центральной части Индийского бассейна с глубины около 5000 м глубоководные изоляты наземных видов, принадлежащих к *Aspergillus, Sagenomella* и *Exophiala*, одинаково хорошо росли как при 200 бар и 5°C, так и при 1 бар и 30°C

(Damare, Raghukumar, 2008). Несколько грибов, включая 5 изолятов *Aspergillus*, при 200 бар и 5°С росли лучше, чем при 200 бар и 30°С (Damare et al., 2006). В другом исследовании два изолята *Tilletiopsis albescens* и один изолят из рода *Sagenomella* хорошо росли при давлении 200 бар при температуре 5 и 30°С (Singh et al., 2010). Все они – наземные виды, выделенные из морских глубин. Некоторые дрожжи также хорошо росли при высоком давлении (до 50 MPa) и низкой температуре (ZoBell, Johnson, 1949; Yamasato et al., 1974).

На прорастание спор грибов влияет низкая температура. Споры грибов, полученные из глубоководных отложений и наземных сред обитания, при температуре 30°С легко прорастают даже при высоком гидростатическом давлении 200 бар. Однако при температуре 5°С даже при давлении 1 бар они прорастают плохо или вовсе не прорастают (Raghukumar, Raghukumar, 1998; Damare et al., 2006; Singh et al., 2010). Таким образом, низкая температура в бóльшей степени влияет на прорастание спор грибов, чем высокое гидростатическое давление. Исключением стал глубоководный изолят *Aspergillus sydowii*, споры которого прорастали при давлении 100, 300 и 500 бар даже при температуре 5°С (Damare et al., 2006; Damare, Raghukumar, 2008).

Возникает вопрос, как наземные грибы колонизируют субстраты в глубоководье, если прорастание спор ингибируется низкой температурой? Высказано предположение, что в глубоководных районах моря наземные виды грибов более успешны в колонизации и росте, если внедряются в эту среду в виде мицелия, а не спор. Гифы грибов с обволакивающими их твердыми органическими частицами могут переноситься с суши в море и опускаться на глубину, таким образом адаптируясь к экстремальным условиям глубоководных донных отложений (Damare et al., 2006).

Биомасса культурабельных грибов в эксперименте

Биомасса глубоководных мицелиальных и дрожжевых грибов (мг сухой массы/20 мл питательной среды) оценена в лабораторных условиях, моделировавших давление и температуру глубоководной среды (Raghukumar et al., 2010). Биомасса большинства видов мицелиальных и дрожжевых грибов при давлении 0.1 МПа и температуре 30°С была больше, чем в условиях повышенного гидростатического давления (20 МПа) при температуре 5 и 30°С. У шести видов мицелиальных грибов она достигала 10–15 мг сухой массы в 20 мл питательной среды при 20 МПа/30°С и 25–30 мг при 20 МПа/5°С (Raghukumar et al., 2010). Биомасса пяти изолятов дрожжей при 20 МПа/30°С и 20 МПа/5°С составила 2–4 мг сухой массы. Эти штаммы, относящиеся к пьезотолерантным (баротолерантным) микроорганизмам, росли лучше на средах, приготовленных на морской воде, чем на дистиллированной (Raghukumar et al., 2010). В эксперименте с 32 изолятами мицелиальных грибов, растущих на средах с морской и дистиллированной водой, максимумы биомассы отмечены у равного числа изолятов, однако производство биомассы в средах на морской воде было выше, чем на дистиллированной. Аналогичные результаты получены и в эксперименте с глубоководными дрожжами (Singh et al., 2010). Наземные грибы также демонстрировали рост и наращивание биомассы при гидростатическом давлении 20 МПа при температуре 5 и 30°С (Damare et al., 2006).

Существует мнение (Daniel et al., 2006), что большинство, если не все, организмы могут жить в условиях широкого диапазона гидростатического давления. Ряд авторов считает, что, поскольку жизнь зародилась в глубоководной среде при высоком давлении (например, на глубине 2 км давление эквивалентно 20 Мпа), то устойчивость к повышенному гидростатическому давлению является физико-химическим параметром и встречается, если не у всех, то, по крайней мере, у большинства микроорганизмов (Daniel et al., 2006; Raghukumar et al., 2010).

Особенности морфологии глубоководных грибов in vitro

Иммунофлуоресцентный метод с использованием FITC-меченых поликлональных антител к грибу *Aspergillus terreus* (#A 4634), выделенному в культуру из глубоководных отложений, помог обнаружить гифы как в отложениях, так и на твердых частицах органического вещества, позволив изучить морфологию этих гиф (Damare et al., 2006; Damare, Raghukumar, 2008). Однако при выращивании гриба в питательной среде с солодовым экстрактом и имитации глубоководных условий 200 бар/5°С отмечены морфологические аномалии грибов. Так, глубоководный изолят *Aspergillus terreus* #A 4634 показал нормальный рост мицелия при давлении 1 бар и температуре 30 и 5°С, но при давлении 200 бар и этой же температуре гриб формировал гифы на месте метул и конидиенесущих фиалид на поверхности конидиального вздутия (Damare et al., 2006; Damare, Raghukumar, 2008).

Одной из причин возникновения таких аномалий может быть культуральная среда, состав питательных веществ которой отличается от состава более благоприятной для нормального роста гри-

ба среды *in situ*. Использование экстракта глубоководных отложений при культивировании глубоководных грибов обеспечивает нормальный рост грибных структур. Это подтверждает роль культуральной среды в появлении аномалий (Damare et al., 2006; Damare, Raghukumar, 2008). Еще одной причиной появления аномалий могут быть глубоководные условия, воссоздаваемые в эксперименте.

Глубинная биосфера

Благодаря Комплексной программе морского бурения (IODP – Integrated Ocean Drilling Program) была открыта морская "глубинная биосфера", где микроорганизмы живут в отложениях морского дна (Wang et al., 2013). "Глубинная биосфера" обнаружена в подповерхностных областях морских отложений. Эти осадки образуются в результате постоянного оседания и накопления на морском дне в течение длительного периода геологического времени частиц из вышележащих вод. Толщина отложений колеблется от нескольких сантиметров почти до 1 км в зависимости от их близости к океанической коре. По существующим оценкам огромное количество углерода, эквивалентное всей растительности на Земле, хранится в глубинной биосфере (Raghukumar, 2017).

Глубинные подповерхностные слои состоят из отложений с четко выраженными микробными сообществами, сформировавшимися из сообществ водных масс. Температура вдоль осадочного керна увеличивается на 30–50°C на 1 км. Установлено, что в толще донных отложений на 1922 м вглубь от поверхности морского дна температура варьирует от 60 до 100°C. Солёность в пробах отложений у поверхности морского дна ниже солёности морской воды на 3.3% и быстро снижается до 3.0% на 28 м вглубь от поверхности морского дна (Raghukumar, 2017).

Глубинная биосфера населена экстремофильными бактериями и археями (Jørgensen, Boetius, 2007). Информация о грибах в этом местообитании появилась в последние годы. Так, согласно результатам метагеномного анализа с использованием универсальных эукариотических праймеров, грибы – это доминирующие эукариоты в образцах осадков, взятых у берегов Перу (глубина 150 м) и в Перуанской впадине (глубина 427 м) из толщи сульфидных отложений с 1.7 и 37.4 м от поверхности морского дна (Edgcomb et al., 2011).

Молекулярно-генетические исследования грибов показали, что они могут быть метаболитически активны и доминируют в эукариотических микробных сообществах отложений глубинной биосферы. Максимальное эукариотическое разнообразие наблюдалось в пробах отложений с глубины 1.75 м от поверхности морского дна (Edgcomb et al., 2011). Наибольшее разнообразие и максимальная частота встречаемости отмечены для базидиомицетных дрожжей из родов *Cryptococcus*, *Malassezia* и *Trichosporon*, которые являются оппорунистическими патогенами глубоководных млекопитающих (Edgcomb et al., 2011).

Глубинная биосфера может быть хранилищем так называемых палеобов, или древних микроорганизмов (Raghukumar et al., 2004). Многие оседающие на морское дно микроорганизмы при постоянном осадконакоплении постепенно погребаются в толще осадка. В отложениях они могут оставаться активными или находиться в анабиозе в течение тысяч лет. Культивирование проб из толщи отложений позволяет их извлечь. Грибы культивировали из проб, взятых в Чагосской впадине в Индийском океане на глубине 5900 м из толщи отложений от 10 см до 3.7 м (Raghukumar et al., 2004). Выделен гриб *Aspergillus sydowii*, прорастание спор которого при гидростатическом давлении 100, 300 и 500 бар при температуре 5°C подтвердило его баротолерантность и глубоководное происхождение (Raghukumar et al., 2004). Численность грибов колебалась от 69 до 2493 КОЕ на 1 г сухой массы осадка с максимальным обилием в пробе с глубины осадочного керна 160 см, что соответствует возрасту 0.18 млн лет (Raghukumar et al., 2004). Биостратиграфия радиолярий показала, что возраст самых глубоких образцов, из которых были выращены грибы, соответствовал 0.43 млн лет. Это, вероятно, самый старый зарегистрированный возраст для восстановления жизнедеятельности культурабельных грибов (Raghukumar et al., 2004). Данные грибы могли быть получены из гифов или спор, перенесенных с суши и похороненных в донных отложениях, где они и сохранились в течение длительного периода времени. Вероятно, что палеобиологические грибы в подповерхностных слоях отложений – это результат непрерывного процесса отбора, направленного на выживаемость в глубинных подповерхностных слоях отложений.

В Кентерберийском бассейне у восточной окраины Южного острова Новой Зеландии с глубины 344 м из толщи осадочных пород (4–1884 м) выделено более 200 изолятов мицелиальных грибов, относящихся к 21 роду наземных видов Ascomycota и Basidiomycota (Rédou et al., 2015). Грибы представляли преимущественно мицелиальные формы (68%) и в меньшей степени дрожжи (32%). Максимальная численность грибов отмечена на глубине отложений 34 м. Самыми распростра-

ненными были виды из родов *Acremonium*, *Aspergillus*, *Cladosporium*, *Fusarium* и *Penicillium*; сумчатые дрожжи были представлены родом *Meyerozyma*, базидиальные – родами *Rhodotorula* и *Bullera*. Наибольшая численность отмечена у дрожжевого гриба *R. mucilaginosa*. Установлено, что обработка образцов перед культивированием под высоким гидростатическим давлением позволяет выделить больше культур (Rédou et al., 2015).

Таким образом, уникальная глубинная биосферная среда обитания толщи глубоководных морских отложений населена грибами, в основном относящимися к наземным видам. Подповерхностные слои глубоководных отложений являются потенциальными хранилищами палеобов – древних микрооганизмов (Raghukumar et al., 2004; Raghukumar, 2017).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследования глубоководных грибов, проведенные методами культивирования и метагеномными методами, представили доказательства их присутствия в глубоководных местообитаниях. Большинство глубоководных культурабельных и некультурабельных грибов показали гомологию с видами, описанными в наземной среде, что позволяет говорить о их возможном попадании (миграции) в глубокое море с ветром или с наземными стоками.

В глубоководных местообитаниях Мирового океана обнаружены представители всех отделов царства грибов. По данным разных авторов, до 80–85% обнаруженных видов принадлежат отделу Ascomycota. Среди грибов встречены как облигатные, так и факультативные морские микромицеты. Наряду с известными видами грибов отмечено наличие новых грибных последовательностей (OTUs), сходство которых с ранее выявленными последовательностями, зарегистрированными в генетических базах данных, менее 97%.

Многие экологические уникальные последовательности генов грибов из глубоководных местообитаний располагаются как глубокие филогенетические ветви в отделе Chytridiomycota, представители которого считаются самыми древними среди царства Mycetae. Они могут представлять собой неизвестные и еще более древние группы грибов.

В толще глубоководных морских отложений уникальная глубинная биосферная среда обитания населена грибами, относящимися в основном к наземным видам. Подповерхностные слои глубоководных отложений являются потенциальными хранилищами палеобов – древних микроорганизмов.

Модельные эксперименты с глубоководными грибами, выделенными классическими культуральными методами в условиях, имитирующих параметры глубоководной среды (высокое гидростатическое давление и низкая температура), выявили как пьезотолерантные, так и пьезофильные микромицеты. Показано, что изоляты глубоководных грибов, например, родов *Penicillium* и *Cladosporium*, обладают широким спектром биологической активности против индикаторных бактерий и личинок морских обрастателей.

Таким образом, исследования грибов в глубоководных местообитаниях Мирового океана направлены на решение фундаментальных проблем биоразнообразия, экологии и эндемизма морских микромицетов, а также на поиск новых биологически активных метаболитов для фармацевтических целей. Анализ состояния изученности глубоководных грибов является информационным обеспечением и вектором глубоководных микологических исследований, проводимых в Тихом и Южном океанах Национальным научным центром морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН (Борзых, Зверева, 2019).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Борзых О.Г., Зверева Л.В. Первые сведения о глубоководных грибах подводного вулкана Пийпа (Массив Вулканологов, Берингово море) // Комплексные исследования Мирового океана. Сб. материалов IV Всерос. конф. молодых ученых. Севастополь, 22–26 апреля 2019 г. Севастополь: ФГБУН МГИ. С. 209–210.

Кафанов А.И., Кудряшов В.А. Морская биогеография. М.: Наука. 2000.

Abe F. Piezophysiology of yeast: occurrence and significance // Cell. Mol. Biol. 2004. V. 50. P. 437–445.

Arifeen M.Z.U., Xue Y.-R., Liu C.-H. Deep-sea fungi: diversity, enzymes, and bioactive metabolites // Fungi in extreme environments: ecological role and biotechnological significance. Cham, Switzerland: Springer. 2019. Ch. 17. P. 331–347.

Barone G., Rastelli E., Corinaldesi C. et al. Benthic deep-sea fungi in submarine canyons of the Mediterranean Sea // Prog. Oceanogr. 2018. V. 168. P. 57–64. https://doi.org/10.1016/j.pocean.2018.09.011

Bass D., Howe A., Brown N. et al. Yeast forms dominate fungal diversity in the deep oceans // Proc. R. Soc. B. 2007. № 274. P. 3069–3077.

Bruun A.F. The abyssal fauna: its ecology, distribution and origin // Nature. 1956. V. 177. № 2. P. 1105–1108.

Daletos G., Ebrahim W., Ancheeva E. et al. Natural products from deep-sea-derived fungi – A new source of novel bioactive compounds? // Curr. Med. Chem. 2018.

V. 25. № 2. P. 186–207.
https://doi.org/10.2174/0929867324666170314150121

Damare S., Raghukumar C. Fungi and macroaggregation in deep-sea sediments // Microb. Ecol. 2008. V. 56. P. 168–177.

Damare S., Raghukumar C., Raghukumar S. Fungi in deep-sea sediments of the Central Indian Basin // Deep Sea Res. Part I. 2006. V. 53. P. 14–27.

Daniel I., Oger P., Winter R. Origins of life and biochemistry under high-pressure conditions // Chem. Soc. Rev. 2006. V. 35. № 10. P. 858–875.

DeLong E.F., Pace N.R. Environmental diversity of bacteria and archaea // Syst. Biol. 2001. V. 50. P. 470–478.

DeLong E.F., Yayanos A.A. Adaptation of the membrane lipids of a deep-sea bacterium to changes in hydrostatic pressure // Science. 1985. № 228. P. 1101–1103.

Dupont J., Magnin S., Rousseau F. et al. Molecular and ultrastructural characterization of two ascomycetes found on sunken wood off Vanuatu Islands in the deep Pacific Ocean // Mycol. Res. 2009. V. 113. P. 1351–1364.

Edgcomb V.P., Beaudoin D., Gast R. et al. Marine subsurface eukaryotes: the fungal majority // Environ. Microbiol. 2011. V. 13. P. 172–183.

Edgcomb V.P., Kysela D.T., Teske A. et al. Benthic eukaryotic diversity in the Guaymas Basin hydrothermal vent environment // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 2002. V. 99. P. 7658–7662.

Fell J.W. Yeasts in marine environments // Marine fungi and fungal-like organisms. Gareth Jones E.B. and Pang k.-L., Eds. Berlin: De Gruyter. 2012. Ch. 6. P. 91–102.

Feng L., Song Q., Jiang Q., Li Z. The horizontal and vertical distribution of deep-sea sediments fungal community in the South China Sea // Front. Mar. Sci. 2021. № 8. Art. ID 592784.
https://doi.org/10.3389/fmars.2021.592784

Fungi in Extreme Environments: Ecological Role and Biotechnological Significance. Cham, Switzerland: Springer. 2019. 626 p.

Höhnk W. Über den pilzlichen Befall kalkiger Hartteile von Meerestieren // Ber. Dtsch. Wiss. Komm. Meeresforsch. 1969. V. 20. P. 129–140.

Hyde K.D., Jones E.B.G., Moss S.T. Mycelial adhesion to surfaces // The Biology of Marine Fungi. *Moss S.T.* Ed. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 1986. Ch. 28. P. 331–340.

Jannasch H.W., Wirsen C.O., Winget C.L. A bacteriological pressure-retaining deep-sea sampler and culture vessel // Deep-Sea Res. Oceanogr. Abstr. 1973. V. 20. P. 661–664.

Jørgensen B.B., Boetius A. Feast and famine – microbial life in the deep-sea bed // Nat. Rev. Microbiol. 2007. № 5. P. 770–781.

Kohlmeyer J. Eine neuer Ascomycet auf Hydrozoen im Südatlantik // Ber. Dtsch. Bot. Ges. 1971. V. 83. P. 505–509.

Kohlmeyer J. New genera and species of higher fungi from the deep sea (1615–5315 m) // Rev. Mycol. 1977. V. 41. P. 189–206.

Kohlmeyer J., Kohlmeyer E. Marine mycology: The higher fungi. New York: Academic. 1979. 690 p.

Kohlmeyer J., Volkmann-Kohlemyer B. Halographis (Opegraphales), a new endolithic lichenoid from corals and snails // Can. J. Bot. 1988. V. 66. P. 1138–1141.

Kutty S.N., Philip R. Marine yeasts – a review // Yeast. 2008. V. 25. P. 465–483.

Li L., Kato C., Horikoshi K. Bacterial diversity in deep-sea sediments from different depths // Biodiversity Conserv. 1999. V. 8. P. 659–677.

Lara E., Moreira D., López-García P. The environmental clade LKM11 and *Rozella* form the deepest branching clade of Fungi // Protist. 2010. V. 161. P. 116–121.

López-García P., Rodríguez-Valera F., Pedrós-Alió C., Moreira D. Unexpected diversity of small eukaryotes in deep-sea Antarctic plankton // Nature. 2001. № 409. P. 603–660.

Lorenz R., Molitoris H.P. Cultivation of fungi under simulated deep-sea conditions // Mycol. Res. 1997. V. 110. P. 1355–1365.

Manohar C.S., Raghukumar C. Fungal diversity from various marine habitats deduced through culture-independent studies // FEMS Microbiol. Lett. 2013. V. 341. P. 69–78.

Marchese P., Garzoli L., Young R. et al. Fungi populate deep-sea coral gardens as well as marine sediments in the Irish Atlantic Ocean // Environ. Microbiol. 2021. V. 23. № 8. P. 4168–4184.
https://doi.org/10.1111/1462-2920.15560

Munn C.B. Marine microbiology: ecology and applications, 2nd ed. New York: Garland Science. 2011. 392 p.

Nagahama T., Nagano Y. Cultured and uncultured fungal diversity in deep-sea environments // Biology of marine fungi. Raghukumar C. (ed.) / Progress in Molecular and Subcellular Biology. V. 53. Berlin: Springer. 2012. P. 173–187.

Nagahama T., Hamamoto M., Nakase T. et al. Distribution and identification of red yeasts in deep-sea environments around the northwest Pacific Ocean // Antonie van Leeuwenhoek. 2001a. V. 80. P. 101–110.

Nagahama T., Hamamoto M., Nakase T., Horikoshi K. Rhodotorula lamellibrachii sp. nov., a new yeast species from a tubeworm collected at the deep-sea floor in Sagami bay and its phylogenetic analysis // Antonie van Leeuwenhoek. 2001b. V. 80. P. 317–323.

Nagahama T., Hamamoto M., Nakase T., Horikoshi K. Rhodotorula benthica sp. nov. and *Rhodotorula calyptogenae* sp. nov., novel yeast species from animals collected from the deep-sea floor, and *Rhodotorula lysiniphila* sp. nov., which is related phylogenetically // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 2003. V. 53. P. 897–903.

Nagano Y., Nagahama T., Hatada Y. et al. Fungal diversity in deep-sea sediments – the presence of novel fungal groups // Fungal Ecol. 2010. V. 3. P. 316–325.

Nagano Y., Fujiwara Y., Nishimoto A. et al. Deep-sea endemic fungi? The discovery of *Alisea longicolla* from artificially immersed wood in deep sea off the Nansei Islands, Japan // Mycoscience. 2019. V. 60. № 4. P. 228–231.

Ogaki M.B., Coelho L.C., Vieira R. et al. Cultivable fungi present in deep-sea sediments of Antarctica: Taxonomy, diversity, and bioprospecting of bioactive compounds // Extremophiles. 2020. V. 24. № 2. P. 227–238.
https://doi.org/10.1007/s00792-019-01148-x

Ogaki M.B., Pinto O.H.B., Vieira R. et al. Fungi present in Antarctic deep-sea sediments assessed using DNA metabarcoding // Microbial Ecology. 2021. V. 82. № 1. P. 157–164.
https://doi.org/10.1007/s00248-020-01658-8

Poulicek M., Machiroux R., Toussaint C. Chitin diagenesis in deep-water sediments // Chitin in nature and technology. New York: Plenum. 1986. P. 523–530.

Raghukumar S. Fungi in Coastal and Oceanic Marine Ecosystems: Marine Fungi. Cham, Switzerland: Springer. 2017. 378 p.

Raghukumar C., Raghukumar S. Barotolerance of fungi isolated from deep-sea sediments of the Indian Ocean // Aquat. Microb. Ecol. 1998. V. 15. P. 153–163.

Raghukumar C., Raghukumar S., Sharma S., Chandramohan D. Endolithic fungi from deep sea calcareous substrata: isolation and laboratory studies // Oceanography of the Indian Ocean. *B.N. Desai* (ed.). New Delhi: Oxford and IBH.1992. P. 3–9.

Raghukumar C., Damare S.R., Singh P. A review on deep-sea fungi: occurrence, diversity and adaptations // Bot. Mar. 2010. V. 53. P. 479–492.

Raghukumar C., Raghukumar S., Sheelu G. et al. Buried in time: culturable fungi in a deep-sea sediment core from the Chagos Trench, Indian Ocean// Deep Sea Res., Part I. 2004. V. 51. P. 1759–1768.

Rédou V., Navarri M., Meslet-Cladière L. et al. Species richness and adaptation of marine fungi from deep-subseafloor sediments // Appl. Environ. Microbiol. 2015. V. 81. P. 3571–3583.

Richards T.A., Jones M.D.M., Leonard G., Bass D. Marine fungi: their ecology and molecular diversity // Annu. Rev. Mar. Sci. 2012. V. 4. P. 495–522.

Roth F.J. Jr., Orpurt P.A., Ahearn D.G. Occurrence and distribution of fungi in a subtropical marine environment // Can. J. Bot. 1964. V. 42. P. 375–383.

Siebenaller J.F., Somero G.N. Biochemical adaptation to the deep sea // Rev. Aquat. Sci. 1989. № 1. P. 1–25.

Simonato F., Campanaro S., Lauro F.M. et al. Piezophilic adaptation: a genomic point of view // J. Biotechnol. 2006. V. 126. P. 11–25.

Singh P., Raghukumar C. Diversity and physiology of deep-sea yeasts: A review // Kavaka. 2014. V. 43. P. 50–63.

Singh P., Raghukumar C., Verma P., Shouche Y. Phylogenetic diversity of culturable fungi from the deep-sea sediments of the Central Indian Basin and their growth characteristics // Fungal Diversity. 2010. V. 40. P. 89–102.

Singh P., Raghukumar C., Verma P., Shouche Y. Fungal community analysis in the deep-sea sediments of the Central Indian Basin by culture-independent approach // Microb. Ecol. 2011. V. 61. P. 507–517.

Singh P., Raghukumar C., Meena R.M. et al. Fungal diversity in deep-sea sediments revealed by culture-dependent and culture-independent approaches // Fungal Ecol. 2012a. V. 5. P. 543–553.

Singh P., Raghukumar C., Verma A.K., Meena R.M. Differentially expressed genes under simulated deep-sea conditions in the psychrotolerant yeast *Cryptococcus* sp. NIOCC#PY13 // Extremophiles. 2012b. V. 16. P. 777–785.

Singh P., Raghukumar C., Verma P., Shouche Y. Assessment of fungal diversity in deep-sea sediments by multiple primer approach // World J. Microbiol. Biotechnol. 2012c. V. 28. P. 659–667.

Sogin M.L., Morrison H.G., Huber J.A. et al. Microbial diversity in the deep sea and the underexplored "rare biosphere" // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 2006. V. 103. P. 12115–12120.

Somero G.N. Adaptations to high hydrostatic pressure // Annu. Rev. Physiol. 1992. V. 54. P. 557–577.

Sverdrup H.U., Johnson M.W., Fleming R.H. The oceans, their physics, chemistry, and general biology. New York: Prentice-Hall. 1942. 1087 p.

Takai K., Horikoshi K. Genetic diversity of Archaea in deep-sea hydrothermal vent environments // Genetics. 1999. V. 152. P. 1285–1297.

Takami H. Isolation and characterization of microorganisms from deep-sea mud // Extremophiles in deep-sea environments. *Horikoshi K., Tsujii K.* (eds.). Tokyo: Springer. 1999. P. 3–26.

Takishita K., Tsuchiya M., Reimer J.D., Maruyama T. Molecular evidence demonstrating the basidiomycetous fungus *Cryptococcus curvatus* is the dominant microbial eukaryote in sediment at the Kuroshima Knoll methane seep // Extremophiles. 2006. V. 10. P. 165–169.

Wang F.P., Lu S.L., Orcutt B.N. et al. Discovering the roles of subsurface microorganisms: Progress and future of deep biosphere investigation // Chin. Sci. Bull. 2013. V. 58. P. 456–467.

Wang Z.-P., Liu Z.-Zh., Wang Y.-L. et al. Fungal community analysis in seawater of the Mariana Trench as estimated by Illumina HiSeq // RSC Adv. 2019. V. 9. P. 6956–6964.

West A.J., Lin C.-W., Lin T.-C. et al. Mobilization and transport of coarse woody debris to the oceans triggered by an extreme tropical storm // Limnol. Oceanogr. 2011. V. 56. P. 77–85.

Xu W., Pang K.-L., Luo Z.-H. High fungal diversity and abundance recovered in the deep-sea sediments of the Pacific Ocean // Microb. Ecol. 2014. V. 68. P. 688–698.

Yamasato K., Goto S., Ohwada K. et al. Yeasts from the Pacific Ocean // J. Gen. Appl. Microbiol. 1974. V. 20. P. 289–307.

Yanagibayashi M., Nogi Y., Li L., Kato C. Changes in the microbial community in Japan Trench sediment from a depth of 6292 m during cultivation without decompression // FEMS Microbiol. Lett. 1999. V. 170. P. 271–279.

Zhang X.-Y., Tang G.-L., Xu X.-Y. et al. Insights into deep-sea sediment fungal communities from the East Indian Ocean using targeted environmental sequencing combined with traditional cultivation // PLoS One. 2014. V. 9. № 10. Art. ID e109118.
https://doi.org/10.1371/journal.pone.0109118

Zhang X., Li Y., Yu Z. et al. Phylogenetic diversity and bioactivity of culturable deep-sea-derived fungi from Okinawa Trough // J. Oceanol. Limnol. 2021. V. 39. P. 892–902.

ZoBell C.E., Johnson F.H. The influence of hydrostatic pressure on the growth and viability of terrestrial and marine bacteria // J. Bacteriol. 1949. V. 57. P. 179–189.

ZoBell C.E., Morita R.Y. Barophilic bacteria in some deep-sea sediments // J. Bacteriol. 1957. V. 73. P. 563–568.

Fungi in Deep-Sea Ecosystems of the World Ocean

L. V. Zvereva[a] and O. G. Borzykh[a]

[a] *A.V. Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041, Russia*

An analysis of data available in literature on the taxonomic diversity, occurrence, abundance, and distribution of microscopic fungi in deep-sea pelagic and benthic habitats of the World Ocean is provided in this review. Of particular note is the homology of deep-sea species and those described from the terrestrial environment. The adaptations that allow fungi to exist in extreme conditions of bottom sediments of the World Ocean are discussed.

Keywords: deep-sea fungi, deep biosphere, extreme habitats, World Ocean