

**БИОМАССА ГРИБОВ И ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ
КУЛЬТИВИРУЕМОЙ МИКОБИОТЫ ПОЧВ И СУБСТРАТОВ
О. НОРТБРУК (ЗЕМЛЯ ФРАНЦА-ИОСИФА)**

© 2019 г. Д. А. Никитин^{1,2,*}, М. В. Семёнов², А. А. Семиколенных¹, И. А. Максимова¹,
А. В. Качалкин^{1,3}, А. Е. Иванова^{1,4}

¹ Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, 119991 Москва, Россия

² Почвенный институт имени В.В. Докучаева, 119017 Москва, Россия

³ Всероссийская коллекция микроорганизмов, Институт биохимии и физиологии микроорганизмов им. Г.К. Скрыбина
РАН, 142290 Пущино, Россия

⁴ Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН, 119071 Москва, Россия

*e-mail: dimnik90@mail.ru

Поступила в редакцию 24.06.2018 г.

После доработки 29.10.2018 г.

Принята к публикации 21.12.2018 г.

Проведено исследование запасов и структуры грибной биомассы, а также видового богатства культивируемых микроскопических мицелиальных грибов и дрожжей о. Нортбрук, входящего в состав архипелага Земля Франца-Иосифа (ЗФИ). Биомасса грибов в зависимости от типа субстрата варьировала от 129 до 634 мкг/г субстрата. Доля жизнеспособной биомассы в большинстве объектов составляла около 60–70%, снижаясь до 30–40% в альгобактериальных матах, примитивных почвах и отдельных антропогенно-нарушенных биотопах. В большинстве почв и субстратов острова до 70% биомассы представлено спорами мелких размеров (до 2.5 мкм). Мицелий преобладал над спорами в составе грибной биомассы (до 82%) только на птичьих базарах, а в остальных субстратах его доля составляла от 41 до 53%. Численность культивируемых микромицетов варьировала от 10^2 до 10^5 КОЕ/г субстрата. Видовое разнообразие грибов последовательно возрастало по элементам рельефа от водораздела (6–7 видов) вниз по склону и было максимальным в прибрежной зоне (15 видов). Абсолютным доминантом, встречающимся в большинстве изученных образцов, являлся *Pseudogymnoascus pannorum*, численность которого достигала 10^5 КОЕ/г субстрата. В качестве субдоминантов были отмечены представители родов *Mortierella* и *Penicillium*. Среди дрожжей во влажных биотопах с растительным покровом преобладал вид *Goffeauzyma gilvescens* с численностью до 10^4 КОЕ/г субстрата. Выделенный из образцов фекалий медведя *Ursus maritimus* и на птичьих базарах копрофаг *Antarctomyces psychrotrophicus* впервые отмечен на территории ЗФИ.

Ключевые слова: Земля Франца-Иосифа, остров Нортбрук, почва, разнообразие микромицетов и дрожжей, структура грибной биомассы

DOI: 10.1134/S002636481904010X

ВВЕДЕНИЕ

В силу сурового климата биогеоценозы Арктики характеризуются относительно небольшим количеством компонентов и поэтому являются удобным объектом для изучения экологии и таксономического разнообразия микроорганизмов — доминирующей биоты в почвах полярных регионов (Hassan et al., 2016). Основная часть микробных сообществ почв (до 80%) как по массе, так и по числу клеток представлена грибами (Polyanskaya, Zyugantsev, 2005). Несмотря на то, что исследования микобиоты российской Арктики ведутся более 60 лет (Matveeva et al., 2015), Земля Франца-Иосифа (ЗФИ) по-прежнему остается одним из наименее изученных микологами северных архи-

пелагов Евразии. До середины XX в. внимание микологов на ЗФИ уделялось преимущественно лишайникам и макромицетам (Ezhov et al., 2014). Первые данные о таксономическом разнообразии и экологии микромицетов, а также дрожжей ЗФИ были получены лишь в начале XXI в. по отдельным точкам на островах Хейса (Kirtsideli, 2015), Галля, Нортбрук и Кане (Bergero et al., 1999). Запасы и структура грибной биомассы в типичных нативных и антропогенно-преобразованных почвах и грунтах биотопов ЗФИ до сих пор не исследованы, а видовое богатство микроскопических мицелиальных и одноклеточных грибов изучено лишь фрагментарно (Matveeva et al., 2015).

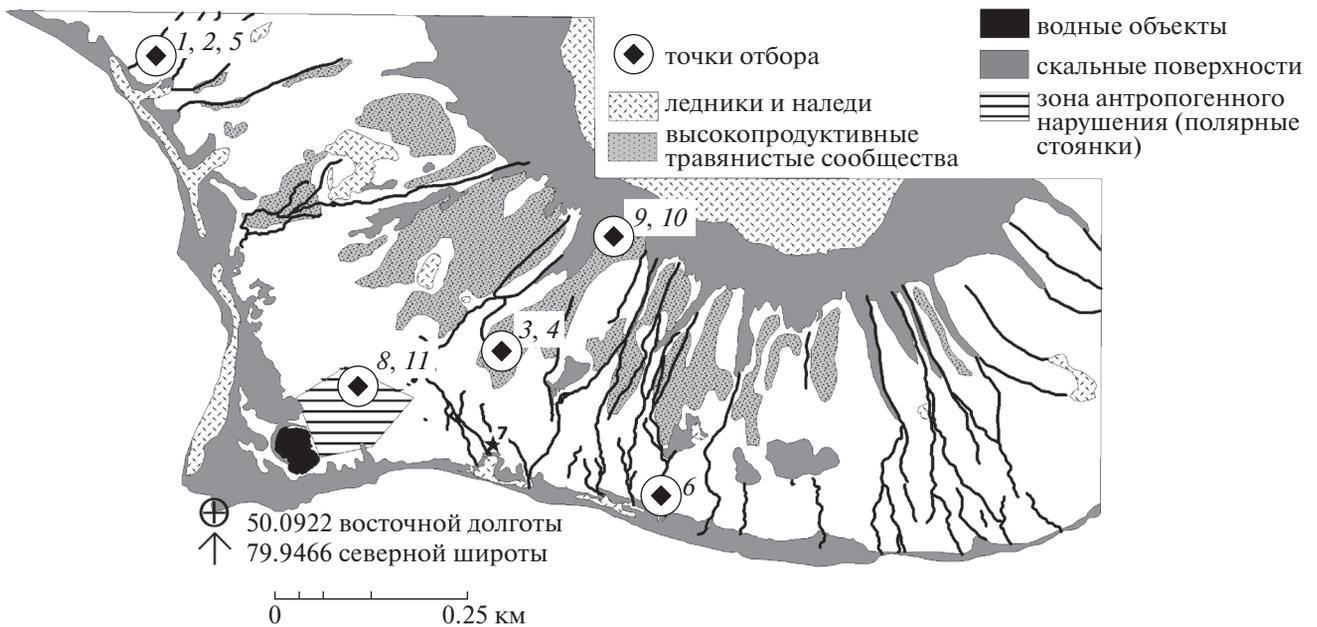


Рис. 1. Точки отбора образцов на о. Нортбрук, мыс Флора. Исторические объекты: 1 – флагшток экспедиции Шмидта, 2–5 – руины жилищ зимовок экспедиции Джексона, 6 – могила Мюата, 7 – обелиск в память экспедиции герцога Абруцского.

К настоящему времени не сформулированы четкие критерии, позволяющие отнести те или иные виды грибов к арктическим, бореальным или высокогорным (Kirtsideli, 2015). Многие виды мицелиальных микромицетов, отмечаемые авторами как типичные полярные, на самом деле являются лишь более характерными для Арктики, но могут встречаться и в других природных зонах (Buzzini et al., 2012; Kirtsideli, 2015). Для большинства семейств растений и грибов существует тенденция к сокращению видового разнообразия в широтном градиенте при приближении к полярным областям (Matveeva et al., 2015), однако микроорганизмы она, по-видимому, не затрагивает (Pudasaini et al., 2017). Обилие отдельных видов микроскопических грибов (например, *Thelebolus microsporus*, *Phoma herbarum*, *Pseudogymnoascus pannorum*) может значительно возрасти (до монодоминирования) в биогеоценозах с экстремально холодным климатом (Vlasov et al., 2012; Kochkina et al., 2011). Поэтому необходимо детальное изучение структуры грибной биомассы арктических биогеоценозов, которое позволит проверить гипотезу о том, что многие микроорганизмы занимают только определенные географические ареалы (Cox et al., 2016), а также выявить сходства или различия микробных сообществ природных зон со сходным климатом, но изолированных друг от друга.

В данной работе проведена оценка запасов и структуры грибной биомассы, таксономического разнообразия почвенных микромицетов и дрожжей, находящихся под воздействием экстремальных климатических факторов Крайнего Севера (о. Нортбрук, архипелаг Земля Франца-Иосифа) в условиях значимого влияния локальных условий (высоко- и низкопродуктивные сообщества полярных тундр, влияние животных и человека).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Образцы субстратов (в том числе почв) отобраны и описаны в рамках экспедиции национального парка “Русская Арктика” в июле–августе 2016 г. на свободных от льда участках в окрестностях сезонной научной станции на мысе Флора, о. Нортбрук (архипелаг Земля Франца-Иосифа). Координаты позиционирования объектов приведены на рис. 1 и в табл. 1. Ландшафтная структура исследуемой территории представлена скальным обнажением высотой около 100 м, склоны которого переходят в морскую террасу шириной от 100 до 600–800 м. Скальное обнажение является местом колониального гнездования различных видов птиц. Средняя (наиболее выположенная) часть морской террасы занята гигрофильными злаково-моховыми сообществами, которые чередуются с низкопродуктивными лишайниково-злаково-моховыми сообществами на каменистых грядках. Хорошо

Таблица 1. Характеристика изученных субстратов

Место отбора	Географические координаты (с.ш., в.д.)	Высота над уровнем моря, м	Растительное сообщество и ключевые виды	pH
№ 1 – мох, к северо-западу от стоянки, высота 30 м, КФ	79.951924, 50.087715	15	злаково-моховые (<i>Poa arctica</i> , <i>Alopecurus alpinus</i> , <i>Aulacomnium</i> sp.) с лишайником (<i>Flavocetraria</i> sp.)	6.59 ± 0.24
№ 2 – злак, к северо-западу от стоянки, высота 30 м, КФ	79.951924, 50.087715	15	злаково-моховые (<i>Poa arctica</i> , <i>Alopecurus alpinus</i> , <i>Aulacomnium</i> sp.) с лишайником (<i>Flavocetraria</i> sp.)	6.48 ± 0.26
№ 3 – злаки, высота 30 м к северу от стоянки, птицы, КФ	79.948522, 50.111307	30	мохово-злаковые с камнеломкой (<i>Alopecurus alpinus</i> , <i>Poa arctica</i> , <i>Saxifraga rivularis</i> , <i>Aulacomnium</i> sp., <i>Bryum</i> sp., единично <i>Ranunculus sulphureus</i>)	5.33 ± 0.22
№ 4 – мох, высота 30 м, к северу от стоянки, КФ	79.948522, 50.111307	30	мохово-злаковые с камнеломкой (<i>Alopecurus alpinus</i> , <i>Poa arctica</i> , <i>Saxifraga rivularis</i> , <i>Aulacomnium</i> sp., <i>Bryum</i> sp., единично <i>Ranunculus sulphureus</i>)	6.21 ± 0.15
№ 5 – лишайники, к северо-западу от стоянки, высота 30 м, КФ	79.951924, 50.087715	15	злаково-моховые (<i>Poa arctica</i> , <i>Alopecurus alpinus</i> , <i>Aulacomnium</i> sp.) с лишайником (<i>Flavocetraria</i> sp.)	—
№ 6 – маты из ручья, пристань 0–5 м, КФ	79.946867, 50.122151	15	бактериально-водорослевые маты	7.35 ± 0.05
№ 7 – фекалии медведя, к северо-востоку от стоянки, 90 м КФ	79.94983, 50.18490	25	единичные мхи и лишайники	—
№ 8 – куртины злаков, антропогенно-нарушенный ландшафт, 5 м, стоянка КФ	79.948080, 50.101533	15	злаково-моховые разреженные с лишайником (<i>Poa arctica</i> , <i>Distichum</i> sp.)	5.68 ± 0.20
№ 9 – злаки, птицы, к северу от стоянки, 90 м, КФ	79.949821, 50.118761	90	мохово-злаковые высокопродуктивные (<i>Alopecurus alpinus</i> , <i>Bryum</i> sp.)	6.25 ± 0.15
№ 10 – торф, птицы, к северу от стоянки, 90 м, КФ	79.949821, 50.118761	90	мохово-злаковые высокопродуктивные (<i>Alopecurus alpinus</i> , <i>Bryum</i> sp.)	6.33 ± 0.17
№ 11 – зеленый мох, антропогенно-нарушенный ландшафт, 5 м, стоянка КФ	79.948080, 50.101533	15	злаково-моховые разреженные с лишайником (<i>Poa arctica</i> , <i>Distichum</i> sp.)	6.12 ± 0.24
№ 12 – примитивная почва, долина ветров, высота 30 м, КФ	79.948080, 50.101533	20	единичные мхи и лишайники	—
№ 13 – бактериально-водорослевые маты, долина ветров, высота 30 м КФ	79.94983, 50.17546	20	бактериально-водорослевые маты	—

дренированные склоны средней крутизны заняты высокопродуктивными мохово-злаковыми или злаковыми сообществами. Относительно высокая продуктивность этих сообществ связана с их расположением на южном склоне, а также влиянием колоний птиц на плодородие почв и грунтов, формирующихся на более высоких элементах рельефа. На исследуемой территории имеет место выраженная зона антропогенной нагрузки в виде регулярного зимовочного лагеря полярных экспедиций. Современное состояние растительного покрова позволяет однозначно идентифицировать зоны активного воздействия и вытаптывания, имевшие место в прошлом.

Методология отбора образцов предусматривала высотный градиент: от скальной стенки с колониями птиц к береговой линии. В качестве фоновых биотопов выбраны ландшафты без влияния колоний птиц и антропогенного фактора. Схема взаимного расположения пунктов отбора проб представлена на рис. 1, описание характеристик природной среды представлено в табл. 1. Образцы отбирались методом усреднения в полевых условиях пяти единичных проб. В большинстве случаев (кроме особо описанных в табл. 1) в качестве пробы отбиралась вегетирующая фитомасса доминирующего типа растительности в микронеоднородностях почвенно-растительного покрова, которая объединялась в образце для анализа с очесом или верхним почвенным подстилочным (оторфованным) горизонтом, сформированным остатками аналогичной растительной микрогруппировки. До анализа образцы для микробиологических исследований хранились в стерильных пакетах из крафт-бумаги в холодильной камере при температуре 4°C.

Структура грибной биомассы. Запасы и структуру грибной биомассы определяли методом люминесцентной микроскопии с применением флуоресцентных красителей этидиума бромид (ЭБ) — для оценки численности мертвых грибных пропагул (Lopes et al., 2002), флуоресцеина диацетата (ФДА) — для оценки численности жизнеспособных пропагул (Gaspar et al., 2001; Schmidt, Bölter, 2002) и калькофлуора белого (КБ) — для оценки общей грибной биомассы (Zvyagintsev, 1991). Учет спор и длины мицелия осуществляли на люминесцентном микроскопе Zeiss Axioskop 2 plus (Германия) при увеличении $\times 400$. Расчет грибной биомассы (мг/г почвы) проводили, полагая, что плотность спор равна 0.837 г/см^3 , а плотность мицелия — 0.628 г/см^3 (Polyanskaya, Zvyagintsev, 2005). Содержание грибной биомассы на 1 г сухой почвы рассчитывали с учетом ее влажности. Общее разнообразие грибных сообществ оценивали по индексу Шеннона. Статистическая обработка данных проводилась с помощью программ Microsoft Office Excel 2003 и Statistica 8.0.

Культивирование на питательных средах. Анализ видового состава культивируемых микроскопических грибов осуществляли глубинным посевом. Считается, что высокая температура среды при этом методе стимулирует развитие многих покоящихся пропагул, тем самым увеличивая разнообразие культивируемых форм (Kochkina et al., 2001). Для этого почвенную суспензию перед посевом обрабатывали с помощью встряхивателя Vortex в течение 5 минут при 3500 об./мин. Аликвоту 100 мкл суспензии почвы с разведением 1 : 100 помещали на дно стерильных чашек Петри, в которые заливали расплавленную и охлажденную до 50°C среду Чапека и глюкозо-пептонно-дрожжевую среду (ГПД) с добавлением стрептомицина (100 мг/л) для предотвращения роста бактерий. Инкубацию посевов проводили в термостабах при температуре 25°C в течение 2–3 недель (среда Чапека и ГПД), а также при 5°C в течение 3–4 недель (среда Чапека), чтобы дополнительно выделить психротолерантные виды микромицетов и дрожжей. Некоторые исследователи (Hassan et al., 2016) полагают, что большинство психрофильных грибов являются дрожжами, а стандартной средой для их культивации считается ГПД, поэтому посевы на этой среде инкубировали только при 5°C. Посев осуществляли в пятикратной повторности для каждого образца при каждой температуре инкубации. По прошествии вышеуказанного времени инкубации производили учет общего числа колоний мицелиальных грибов и дрожжей и первичную идентификацию.

Идентификация штаммов грибов. Для определения родовой (а также при возможности видовой) принадлежности штаммов применялось микроскопирование выросших колоний. Штаммы микромицетов не ясного таксономического положения выделяли в чистые культуры для дальнейшей видовой идентификации. Их определение проводилось по культурально-морфологическим признакам с использованием современных определителей для разных групп грибов (Ellis, 1972; Domsch, 2007; Seifert et al., 2011). Для дрожжей и ряда видов, выделенных в виде стерильного мицелия, идентификацию осуществляли на основании анализа участка ITS1–5.8S–ITS2 рДНК. Выделение ДНК осуществляли по методике, описанной ранее (Glushakova et al., 2011) для дрожжей, но культуры мицелиальных грибов подвергали трем циклам обработки. Секвенирование участков ДНК делали с помощью набора реактивов BigDye Terminator V. 3.1 Cycle Sequencing Kit (Applied Biosystems, USA) с последующим анализом продуктов реакции на секвенаторе Applied Biosystems 3130I Genetic Analyzer в научно-производственной компании ЗАО Синтол (Москва).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Структура и запасы грибной биомассы. В связи с широким спектром рассматриваемых биотопов, общая биомасса грибов в изученных субстратах о. Нортбрук существенно варьировала (табл. 2). Минимальные значения биомассы (129 мкг/г субстрата) отмечены в примитивной почве с альгобактериальными сообществами, а максимальные (до 634 мкг/г субстрата) — в фекалиях медведя *Ursus maritimus* и альгобактериальных матах у пристани острова, что хорошо согласуется с другими исследованиями Арктики (Bergero et al., 1999; Frisvad, 2008). В почвах и субстратах большинства изученных биотопов доля жизнеспособной биомассы составляла 60–70% (рис. 2). Значительно снижались значения этого показателя (до 30–40%) в альгобактериальных матах, примитивных почвах с низким содержанием органики и антропогенно-преобразованных грунтах под моховым покровом. Это достаточно высокие значения величин для экстремальных биотопов Арктики и тем более Антарктики (Marfenina et al., 2016; Nikitin et al., 2017). Наибольшее содержание грибного мицелия в составе биомассы выявлено в специфических зоогенных субстратах — образцах с птичьих базаров (82%) и в медвежьих фекалиях (62%) (табл. 2). Также более половины биомассы (52–54%) приходится на мицелий в образцах, отобранных в увлажненных биотопах, таких как лишайниковые и водорослевые маты у ручья и пристани. Наименьшее содержание мицелия выявлено в биотопах со злаковой растительностью (30%) и примитивной почве (20%). В остальных изученных биотопах преобладали споры и дрожжи, а доля грибного мицелия составляла 41–46%. Общие коэффициенты вариации для мицелия и спор грибов составили 64 и 45%, соответственно.

В настоящее время литературные данные о содержании грибной биомассы в почвах и субстратах ЗФИ отсутствуют, а информация об обилии микромицетов и дрожжей ограничивается лишь численностью их колониеобразующих единиц (КОЕ) на питательных средах (Bergero et al., 1999). Наиболее быстрое развитие мицелия в этом районе острова происходит в локусах с повышенным содержанием органического вещества (фекалии, торф). Вероятно, некоторые антропогенные и/или рекреационные отходы, а также малое количество органических веществ лимитируют рост грибов. Около 98% мицелия было представлено тонкими формами до 3 мкм в диам., что, вероятно, является следствием воздействия сурового климата Арктики (Marfenina et al., 2016). Споры и дрожжи были представлены мелкими формами до 5 мкм, что характерно для биотопов с экстремальными условиями (Sterflinger et al., 2012).

Полученные результаты о структуре биомассы не имеют четких корреляций с распределением ее по элементам рельефа, а главную роль в накопле-

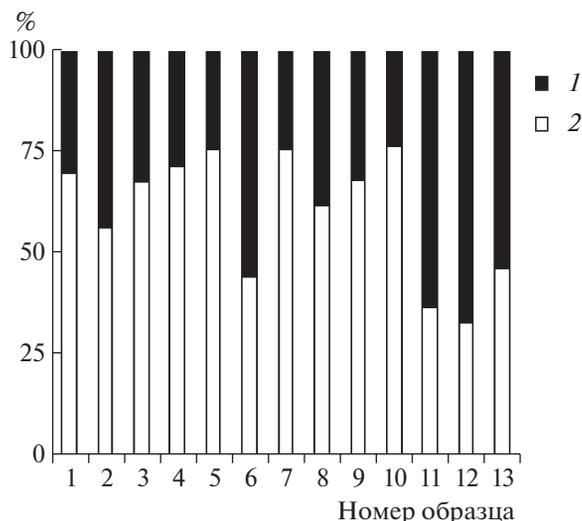


Рис. 2. Доля мертвой и жизнеспособной биомассы грибов в субстратах о. Нортбрук: 1 — мертвая биомасса, 2 — жизнеспособная биомасса.

нии биомассы микромицетов играют, по-видимому, потребляемые ими субстраты. Однако, можно отметить, что для антропогенных субстратов из немиецелиальных грибных пропагул (спор и дрожжей) преобладали наименьшие (2–3 мкм), а в мицелии — тонкие формы диаметром до 5 мкм.

Численность и таксономическое разнообразие культивируемой микобиоты. Численность культивируемых микромицетов в исследованных образцах варьировала от 10^2 до 10^5 КОЕ/г субстрата. В других исследованиях различных биотопов Арктики значение этого показателя обычно не превышает 10^4 КОЕ/г образца (Bergero et al., 1999; Kirtsideli et al., 2009; Kirtsideli, 2010; Singh et al., 2012; Kirtsideli et al., 2014; Kirtsideli, 2015). Превышение на порядок верхнего предела количества КОЕ микромицетов по нашим результатам можно объяснить обилием субстратов, богатых органическими веществами, такими как оторфованный материал, птичьи базары и фекалии медведя.

В большинстве исследованных образцов видовое разнообразие микромицетов и дрожжей было выше на богатой среде ГПД, чем на минеральной среде Чапека, которая не содержит витаминов, белков и легкоусвояемого сахара — глюкозы. Данные результаты подтверждают гипотезу о том, что с возрастанием широт обилие грибов не уменьшается, а меняются лишь доминирующие экологические группировки (Timling et al., 2014).

В ходе данного исследования приуроченность таксонов микромицетов к определенным элементам форм рельефа (плакор, склон, прибрежная зона) не была обнаружена, однако выявлено изменение суммарного разнообразия культивируемых грибов в зависимости от относительных высот. Видовое разнообразие грибов последовательно

Таблица 2. Биомасса грибов, выделенных из субстратов о. Нортбрук

Места отбора проб	Мицелий		Споры (диаметр, мкм)		Суммарная биомасса спор и мицелия, мг/г субстрата
	Биомасса, мг/г субстрата	Длина, м/г субстрата	Численность, ед./г субстрата	Биомасса, мг/г субстрата	
№ 1 – мох, к северо-западу от стоянки, высота 30 м	0.205 ± 0.045	162.38 ± 40.32	$3.89 \times 10^5 \pm 0.87 \times 10^5$	0.295 ± 0.062	0.500 ± 0.118
№ 2 – злак, к северо-западу от стоянки, высота 30 м	0.111 ± 0.020	87.92 ± 21.83	$3.75 \times 10^5 \pm 0.84 \times 10^5$	0.249 ± 0.060	0.360 ± 0.085
№ 3 – злаки, высота 30 м к северу от стоянки, птицы	0.167 ± 0.035	132.28 ± 32.84	$2.86 \times 10^5 \pm 0.64 \times 10^5$	0.227 ± 0.048	0.394 ± 0.081
№ 4 – мох, высота 30 м, к северу от стоянки	0.270 ± 0.058	213.87 ± 53.10	$3.06 \times 10^5 \pm 0.68 \times 10^5$	0.313 ± 0.065	0.583 ± 0.119
№ 5 – лишайники, к северо-западу от стоянки, высота 30 м	0.186 ± 0.040	147.33 ± 36.58	$1.86 \times 10^5 \pm 0.41 \times 10^5$	0.164 ± 0.036	0.350 ± 0.069
№ 6 – маты из ручья, пристань 0–5 м	0.330 ± 0.068	261.39 ± 64.90	$2.95 \times 10^5 \pm 0.66 \times 10^5$	0.302 ± 0.063	0.632 ± 0.129
№ 7 – фекалии медведя, к северо-востоку от стоянки, 90 м	0.394 ± 0.085	312.08 ± 77.49	$2.34 \times 10^5 \pm 0.52 \times 10^5$	0.240 ± 0.053	0.634 ± 0.129
№ 8 – куртины злаков, антропогенно-нарушенный ландшафт, 5 м, стоянка	0.078 ± 0.017	61.78 ± 15.34	$1.74 \times 10^5 \pm 0.39 \times 10^5$	0.179 ± 0.040	0.257 ± 0.055
№ 9 – злаки, птицы, к северу от стоянки, 90 м	0.211 ± 0.046	167.12 ± 41.50	$1.69 \times 10^5 \pm 0.37 \times 10^5$	0.174 ± 0.041	0.385 ± 0.077
№ 10 – торф, птицы, к северу от стоянки, 90 м	0.439 ± 0.096	347.70 ± 86.34	$0.87 \times 10^5 \pm 0.19 \times 10^5$	0.090 ± 0.021	0.529 ± 0.110
№ 11 – зеленый мох, антропогенно-нарушенный ландшафт, 5 м, стоянка	0.125 ± 0.027	99.00 ± 24.58	$1.74 \times 10^5 \pm 0.39 \times 10^5$	0.179 ± 0.040	0.304 ± 0.071
№ 12 – примитивная почва, долина ветров, высота 30 м	0.026 ± 0.006	20.59 ± 5.11	$1.00 \times 10^5 \pm 0.22 \times 10^5$	0.103 ± 0.023	0.129 ± 0.026
№ 13 – бактериально-водорослевые маты, долина ветров, высота 30 м	0.087 ± 0.020	68.90 ± 17.10	$1.03 \times 10^5 \pm 0.23 \times 10^5$	0.106 ± 0.023	0.193 ± 0.047

Видовой состав	Таксон	Образец № 1			Образец № 2			Образец № 3			Образец № 4			Образец № 5			Образец № 6		
		ч +25	ч +5	Г +5	ч +25	ч +5	Г +5	ч +25	ч +5	Г +5	ч +25	ч +5	Г +5	ч +25	ч +5	Г +5	ч +25	ч +5	Г +5
<i>Acremonium murorum</i> (Corda) W. Gams	A							■											
<i>A. strictum</i> W. Gams	A																		
<i>Acremonium</i> sp. 1	A				■							■							
<i>Acremonium</i> sp. 2	A													■					
<i>Acremonium</i> sp. 3	A																		
<i>Alternaria longipes</i> (Ellis et Everh.) E.W. Mason □	A																	■	
<i>Antarctomyces psychrotrophicus</i> Stchigel et Guarro	A																		
<i>Aspergillus fumigatus</i> Fresen.	A																		
<i>A. niger</i> Tiegh.	A								■										
<i>A. sydowii</i> (Bainier et Sartory) Thom et Church	A								■										
<i>A. versicolor</i> (Vuill.) Tirab.	A																		
<i>Aureobasidium pullulans</i> (de Bary et Löwenthal) G. Arnaud	A													■					■
<i>Cadophora malorum</i> (Kidd et Beaumont) W. Gams	A																		
<i>Cladosporium cladosporioides</i> (Fresen.) G.A. de Vries	A																		
<i>C. herbarum</i> (Pers.) Link	A								■		■			■					
<i>Emericella nidulans</i> (Eidam) Vuill.	A																		
<i>Exophiala tremulae</i> Wei Wang □	A																		
<i>Exophiala</i> sp.1	A																		
<i>Exophiala</i> sp. 2	A																		
<i>Fusarium oxysporum</i> Smith et Swingle	A																		
<i>F. poae</i> (Peck) Wollenw.	A																		
<i>Geotrichum candidum</i> Link	A				■		■												
<i>Glaciozyma watsonii</i> Turchetti, L.B. Connell, Thomas-Hall et Boekhout □	B																		
<i>Goffeauzyma gilvescens</i> (Chernov et Babeva) Xin Zhan Liu, F.Y. Bai, M. Groenew. et Boekhout □	B																		
<i>Leucosporidium fellii</i> Gim.-Jurado et Uden □	B																		
<i>L. intermedium</i> (Nakase et M. Suzuki) V. de Garcia, M.A. Coelho, T. Maia, L.H. Rosa, A.B.M. Vaz, C.A. Rosa, J.P. Samp., P. Gonç., M.R. Van Broock et Libkind □	B																		
<i>Monocillium constrictum</i> W. Gams □	A																		
<i>Mortierella alpine</i> Peyronel	Z																		
<i>M. globalpina</i> W. Gams et Veenb.-Rijks □	Z																		
<i>M. minutissima</i> Tiegh.	Z				■														■
<i>Mrakia robertii</i> Thomas-Hall et Turchetti □	B																		
<i>Mucor circinelloides</i> Tiegh.	Z																		
<i>M. hiemalis</i> Wehmer	Z																		■
<i>Paraphoma fimeti</i> (Brunaud) Gruyter, Aveskamp et Verkley □	A																		
<i>Penicillium aurantiogriseum</i> Dierckx	A																		
<i>P. chrysogenum</i> Thom	A																		
<i>P. crustosum</i> Thom	A																		
<i>P. expansum</i> Link	A	■																	
<i>P. vulpinum</i> (Cooke et Massee) Seifert et Samson	A																		
<i>P. waksmanii</i> K.W. Zaleski	A																		
<i>Phenoliferia glacialis</i> (Margesin et J.P. Samp.) Q.M. Wang, F.Y. Bai, M. Groenew. et Boekhout □	B																		
<i>Phoma exigua</i> Desm. □	A																		
<i>Ph. herbarum</i> Westend. □	A																		
<i>Ph. medicaginis</i> Malbr. et Roum. □	A																		
<i>Podospora didyma</i> J.H. Mirza et Cain □	A																		
<i>Pseudogymnoascus pannorum</i> (Link) Minnis et D.L. Lindner □	A																		
<i>Rhodotorula mucilaginosa</i> (A. Jörg.) F.C. Harrison	B																		
<i>Sarocladium kiliense</i> (Grütz) Summerb. □	A																		
<i>Thelebolus globosus</i> Brumm. et de Hoog □	A																		
<i>Th. microsporus</i> (Berk. et Broome) Kimbr. □	A																		
<i>Trichoderma viride</i> Pers.	A																		
<i>Umbelopsis ramanniana</i> (Möller) W. Gams	Z																		
c/o 1	-																		
c/o 2	-																		
c/o 3	-																		
c/o 4	-																		
c/o 5	-																		
c/o 6	-																		
c/o 7	-																		
c/o 8	-																		
т/о 1	-																		
т/о 2	-																		
т/о 3	-																		

Рис. 3. Видовое разнообразие культивируемых микроскопических грибов и дрожжей о. Нортбрук.

Образец						
№ 7	№ 8	№ 9	№ 10	№ 11	№ 12	№ 13
Ч +25						
Ч +5						
Г +5						



Условные обозначения: “Ч + 25” – среда Чапека, инкубация посева при 25°C; “Ч + 5” – среда Чапека, инкубация посева при 5°C; “Г + 5” – среда ГПД, инкубация посева при 5°C, А – *Ascomycota*, В – *Basidiomycota*, Z – *Zygomycota*; c/o – не идентифицированный светлоокрашенный мицелий, т/о – не идентифицированный темноокрашенный мицелий.

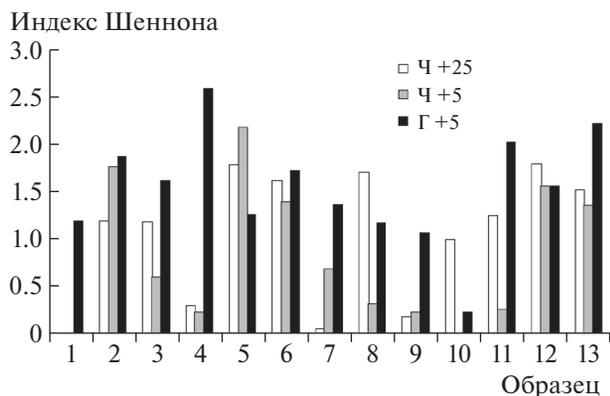


Рис. 4. Значения индекса Шеннона для сообществ микромицетов на среде Чапека при 25°C (“Ч + 25”) и 5°C (“Ч + 5”), а также на среде ГПД при 5°C (“Г + 5”).

возрастало по элементам рельефа от водораздела (6–7 видов) вниз по склону и было максимальным в прибрежной зоне (15 видов) (рис. 3). Вероятно, здесь мы имеем дело с классическим экотонным эффектом. Единственным исключением из этой закономерности являлся образец почвы № 1 под моховым покровом на высоте 30 м, в котором было выявлено лишь 4 вида микромицетов.

Для сообществ микромицетов был рассчитан индекс Шеннона, позволяющий оценить α -разнообразие (рис. 4). В большинстве рассматриваемых вариантов величина этого показателя не превышала 1.5–2 бит. Во всех исследуемых субстратах, за исключением образцов № 8 (антропогенно-нарушенный ландшафт) и № 12 (примитивная почва), видимо, хорошо прогреваемых в природе, α -разнообразие микромицетов на средах при 5°C ожидаемо было выше или сопоставимо по сравнению с результатами, полученными при 25°C. Кроме того, культивирование на ГПД выявляло более высокое α -разнообразие микромицетов, чем использование среды Чапека.

Из изученных образцов выделено 54 вида микелиальных микроскопических грибов и 7 видов дрожжей (рис. 3). Большинство обнаруженных в ходе данного исследования микромицетов (48 видов) являются представителями отдела *Ascomycota*, 6 видов относятся к отделу *Mucoromycota*, а все выделенные дрожжи — к отделу *Basidiomycota*. В телеоморфной стадии находится 5 видов аскомицетов — *Antarctomyces psychrotrophicus*, *Emericella nidulans*, *Pseudogymnoascus pannorum*, *Thelebolus microsporus* и *T. globosus*. Ранее было отмечено, что в экстремальных условиях обитания число представленных телеоморфами видов невелико (Arenz, Blanchette, 2011; Hassan et al., 2016). Это может быть связано с тем, что низкие температуры не позволяют формировать сложные половые структуры у многих грибов (Kirtsideli et al., 2009; Selbmann et al., 2014). В анаморфной стадии выявлены

представители 21 рода: *Acremonium*, *Alternaria*, *Aspergillus*, *Aureobasidium*, *Cadophora*, *Cladosporium*, *Emericella*, *Exophiala*, *Fusarium*, *Geotrichum*, *Monocillium*, *Mortierella*, *Mucor*, *Paraphoma*, *Penicillium*, *Phoma*, *Podospora*, *Rhizopus*, *Sarocladium*, *Trichoderma*, *Umbelopsis* (рис. 3). Пятнадцать морфотипов микромицетов остались неидентифицированными, среди них 11 были представлены стерильным мицелием. Три представителя последней группы имели темные протекторные пигменты и меристематический рост, что характерно для обитателей экстремальных местообитаний (Kirtsideli et al., 2009; Sterflinger et al., 2012).

Дрожжи представлены родами *Glaciozyma*, *Goffeazuzyma*, *Leucosporidium*, *Mrakia*, *Phenoliferia* и *Rhodotorula* (рис. 3). Микологи часто отмечают преобладание данных представителей базидиомицетовых родов дрожжей в полярных биотопах или в других местообитаниях с пониженной температурой (Buzzini et al., 2012; Connell et al., 2014; Zalar, Gunde-Cimerman, 2014). Схожее таксономическое разнообразие микромицетов и дрожжей для различных биотопов Арктики было получено в других исследованиях (Bergero et al. 1999; Sonjak et al., 2006; Kirtsideli 2010, 2015; Kirtsideli et al., 2014; Matveeva et al., 2015; Hassan et al., 2016). Среди дрожжей в ряде биотопов с обильным растительным покровом мхов или злаков, а также высокой влажностью преобладал вид *Goffeazuzyma gilvescens* с максимальной численностью до 10^4 КОЕ/г субстрата.

Часть представителей родов *Alternaria*, *Aspergillus*, *Emericella*, *Geotrichum*, *Sarocladium* и *Trichoderma* выявлена только при культивировании в условиях 25°C. Возможно, эти микромицеты могли быть занесены из более южных регионов, и в арктических экосистемах они сохраняются, преимущественно, в покоящихся формах (Kochkina et al., 2011; Kirtsideli, 2015). Тем не менее, многие виды росли только при 5°C: *Antarctomyces psychrotrophicus*, *Cadophora malorum*, *Exophiala* spp., *Fusarium oxysporum*, *Mortierella minutissima*, *Mucor circinelloides*, *M. hiemalis*, *Penicillium chrysogenum*, а также виды дрожжи. Не исключено, что многие из этих штаммов являются психрофилами. Около трети видов в каждом образце способно расти как при 5°C, так и при 25°C, в связи с чем их можно отнести к психротолерантам (рис. 5). Большинство авторов также часто отмечает преобладание психротолерантов над психрофилами в полярных регионах (Kirtsideli et al., 2009; Matveeva et al., 2015; Hassan et al., 2016).

Наиболее часто встречающимся и абсолютным доминантом по обилию являлся *Pseudogymnoascus pannorum*, численность которого достигала 10^5 КОЕ/г субстрата. По мнению ряда авторов, данный вид можно отнести к типичным микромицетам арктических биотопов (Bergero et al., 1999; Kochkina et al., 2011; Kirtsideli, 2015; Matveeva et al., 2015). Суб-

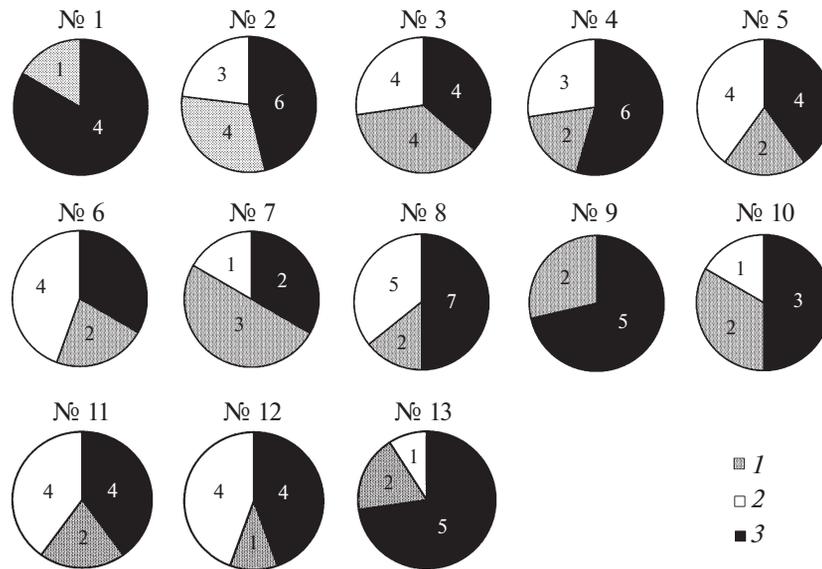


Рис. 5. Доля психротолерантных и психрофильных видов в субстратах о. Нортбрук. На черных секторах обозначено число психрофильных видов, растущих лишь при 5°C, на белых — число психротолерантных видов, растущих лишь при 25°C на серых секторах — число микромицетов, растущих при обеих температурах (1 — 5 и 25°C, 2 — 25°C, 3 — 5°C).

доминантами по встречаемости и обилию были олиготрофные роды *Mortierella* и *Penicillium* (рис. 3), часто преобладающие в северных полярных широтах (Bergero et al., 1999; Kochkina et al., 2011). Интересно, что в экосистемах Антарктики доминирование мукоромицетов не отмечается. Поскольку мицелий этой группы грибов ценоцитный, он более уязвим при резком переходе температур через ноль, частом в высоких широтах и чрезвычайно губительном для микроорганизмов (Henry, 2007). Большое обилие мукоромицетов в Арктике, чем в Антарктиде, вероятно, обусловлено менее суровыми климатическими условиями (Matveeva et al., 2015).

Почвы и субстраты исследованных биотопов существенно различались по составу и структуре микромицетных сообществ. Так, представители рода *Thelebolus* доминировали (численность до 10⁴ КОЕ/г субстрата и встречаемость до 100%) в образцах фекалий медведя *Ursus maritimus* и на птичьих базарах (рис. 3), *Antarctomyces psychrotrophicus* — только на птичьих базарах. По литературным данным (De Hoog et al., 2004), указанные виды являются психрофилами и копрофагами. Только в почвах с моховым покровом выявлено присутствие *Acremonium strictum*, *Mortierella minutissima*, *Penicillium expansum* и *Rhodotorula mucilaginosa*. Исключительно в образцах из-под злаковых сообществ отмечены *Acremonium murorum*, *Cladosporium herbarum*, *Fusarium poae*, *Geotrichum candidum*, *Mortierella alpina*, *Penicillium expansum*, *Phoma exigua* и *Umbelopsis ramanniana*. Лишь в антропогенно-нарушенных субстратах выявлены представители родов *Aspergillus* и *Emericella*, что

может быть связано с их возможной интродукцией в полярные регионы (Kochkina et al., 2011; Kirtsideli, 2015). Большинство представителей рода *Penicillium*, выделенных из изученных субстратов, относятся к секции *Asymmetrica* (Pitt, 1979). Это подтверждает гипотезу о том, что для данного рода число видов этой секции увеличивается в широтном градиенте при приближении к полярным широтам (Babyeva, Sizova, 1983; Sonjak et al., 2006).

На территории ЗФИ нами впервые выявлено присутствие вида *Antarctomyces psychrotrophicus*. Еще 17 лет назад этот род с единственным видом (на тот момент) был открыт в Антарктиде и считался эндемиком материка (Stchigel et al., 2001). Однако позже *A. psychrotrophicus* обнаружен в Гималаях (Hassan et al., 2016), а два года назад в Антарктиде был найден второй представитель этого рода — *A. pellizariae* (de Menezes et al., 2016). Согласно опубликованным данным (Timling et al., 2014), ранее этот микромицет был также отмечен в североамериканской части Арктики. Таким образом, наше исследование подтверждает предположение о том, что *A. psychrotrophicus* не является видом-эндемиком Антарктиды, и относит его к типичным представителям экстремально холодных областей.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые методом прямой люминесцентной микроскопии оценена грибная биомасса и таксономическое разнообразие в почвах и других субстратах о. Нортбрук архипелага Земля Франца Иосифа. Величины грибной биомассы варьировали от 129 мкг/г в примитивной почве с бактери-

ально-водорослевыми сообществами до 634 мкг/г в фекалиях медведя *Ursus maritimus* и бактериально-водорослевых матах. Доля живых пропагул в составе грибной биомассы для антропогенно-преобразованных образцов составила около 50%, для нативных — до 80%. Наибольшее содержание грибного мицелия в составе биомассы выявлено в специфических зоогенных субстратах — образцах с птичьих базаров и медвежьих фекалиях.

Полученные результаты по видовому разнообразию микромицетов и дрожжей на средах Чапека и ГПД подтверждают гипотезу о том, что с возрастанием широты обилие грибов не уменьшается, а меняются лишь доминирующие экологические группировки микобиоты. Приуроченность таксонов микромицетов к определенным элементам форм рельефа не была обнаружена, однако выявлено изменение суммарного разнообразия культивируемых грибов в зависимости от относительных высот.

Авторы благодарят Национальный парк “Русская Арктика” и лично М.В. Гаврило за предоставленную возможность и организацию полевых работ на о. Нортбрук. Работа выполнена в рамках проекта гранта РФФИ № 18-05-60279.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 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 Biology and Biochemistry*. 2011. V. 43 (2). P. 308–315. <https://doi.org/doi:10.1016/j.soilbio.2010.10.016>.
- Babyeva I.P., Sizova T.P.* Micromycetes in soils of the arctic-tundra ecosystem. *Pochvovedenie*. 1983. V. 10. P. 98–101 (in Russ.).
- Bergero R., Girlanda M., Varese G.C., Intili D., Luppi A.M.* Psychrooligotrophic fungi from Arctic soils of Franz Joseph Land. *Polar Biol*. 1999. V. 21 (6). P. 361–368. <https://doi.org/doi:10.1007/s003000050374>.
- Buzzini P., Branda E., Goretti M., Turchetti B.* Psychrophilic yeasts from worldwide glacial habitats: diversity, adaptation strategies and biotechnological potential. *FEMS Microbiol Ecol*. 2012. V. 82(2). P. 217–241. <https://doi.org/doi:10.1111/j.1574-6941.2012.01348.x>.
- Connell L.B., Rodriguez R.R., Redman R.S., Dalluge J.J.* Cold-Adapted yeasts in Antarctic deserts. In: *P. Buzzini, R. Margesin* (eds). *Cold-adapted yeasts*. Springer, Berlin, Heidelberg, 2014. https://doi.org/10.1007/978-3-642-39681-6_4.
- Cox F., Newsham K.K., Bol R., Dungait J.A., Robinson C.H.* Not poles apart: Antarctic soil fungal communities show similarities to those of the distant Arctic. *Ecology Letters*. 2016. V. 19 (5). P. 528–536. <https://doi.org/10.1111/ele.12587>.
- De Hoog G.S., Gottlich E., Pletas G., Genilloud O., Leotta G., Van Brummelen J.* Evolution, taxonomy and ecology of the genus *Thelebolus* in Antarctica. *Studies in Mycology*. 2004. V. 51. P. 33.
- De Menezes G.C., Godinho V.M., Porto B.A., Gonçalves V.N., Rosa L.H.* *Antarctomyces pellizariae* sp. nov., a new, endemic, blue, snow resident psychrophilic ascomycete fungus from Antarctica. *Extremophiles*. 2017. V. 21 (2). P. 259–269. <https://doi.org/doi:10.1007/s00792-016-0895-x>.
- Domsch K.H., Gams W., Anderson T.H.* Compendium of soil fungi (second ed.) Eching, IHW-Verlag, 2007.
- Ellis M.B.* Dematiaceae hyphomycetes. CMI, Kew, 1971.
- Ezhov O.N., Gavrilov M.V., Zmitrovich I.V.* Fungi of the archipelago Franz Josef Land. *Trudy Kolskogo nauchnogo tsentra RAN*. 2014. V. 4. P. 23 (in Russ.).
- Frisvad J.C.* Fungi in cold ecosystems. In: *Psychrophiles: from biodiversity to biotechnology*. Springer, Berlin, Heidelberg, 2008. https://doi.org/doi:10.1007/978-3-540-74335-4_9.
- Gaspar María L., Cabello Marta N., Pollero R., Aon M.A.* Fluorescein diacetate hydrolysis as a measure of fungal biomass in soil. *Current Microbiol*. 2001. V. 42. P. 339–344. <https://doi.org/doi:10.1007/s002840010226>.
- Glushakova A.M., Kachalkin A.V., Chernov I.Y.* Specific features of the dynamics of epiphytic and soil yeast communities in the thickets of Indian balsam on mucky gley soil. *Eurasian Soil Science*. 2011. V. 44 (8). P. 886–892. <https://doi.org/doi:10.1134/S1064229311080059>.
- Hassan N., Rafiq M., Hayat M., Shah A.A., Hasan F.* Psychrophilic and psychrotrophic fungi: a comprehensive review // *Reviews in Environmental Science and Bio/Technology*. 2016. V. 15(2). P. 147–172. <https://doi.org/doi:10.1007/s11157-016-9395-9>.
- Henry H.A.* Soil freeze-thaw cycle experiments: trends, methodological weaknesses and suggested improvements. *Soil Biol. Biochem*. 2007. V. 39 (5). P. 977–986. <https://doi.org/doi:10.1016/j.soilbio.2006.11.017>.
- Kirtsideli I.Yu.* Microscopic fungi from the soil of Northern-East Land (Spitsbergen archipelago). *Mikologiya i fitopatologiya*. 2010. V. 44(2). P. 116–125.
- Kirtsideli I.Yu.* Microscopic fungi in the soils of Hays Island (Franz Josef Land). *Novosti sistematiki nizshikh rasteniy*. 2015. V. 49. P. 151–160 (in Russ.).
- Kirtsideli I.Yu., Novozhilov Yu.K., Bogomolova E.V.* Physiological features of the life activity of microscopic fungi in the Arctic soils. *Byulleten Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskoy*. 2009. V. 114 (2). P. 223–225 (in Russ.).
- Kirtsideli I.Yu., Vlasov D.Yu., Barantsevich E.P., Krylenko V.A., Sokolov V.T.* Microfungi from soil of polar island Izvestia TSIK (Kara sea). *Mikologiya i fitopatologiya*. 2014. V. 48 (6). P. 365–371 (in Russ.).
- Kochkina G.A., Ivanushkina N.E., Karasev S.G., Gurina L.V., Evtushenko L.I., Ozerskaya S.M., Gavrish E.Yu., Spirina E.V., Gilichinskii D.A., Vorob'eva E.A.* Survival of micromycetes and actinobacteria under conditions of long-term natural cryopreservation. *Mikrobiologiya*. 2001. V. 70 (3). P. 412–420. <https://doi.org/doi:10.1023/A:1010419831245>.
- Kochkina G.A., Ivanushkina N.E., Ozerskaya S.M.* Structure of mycobiota of permafrost. *Mikologiya segodnya*. 2011. V. 2. P. 178–184 (in Russ.).
- Lopes M.A., Fischman O., Gambale W., Corrêa B.* Fluorescent method for studying the morphogenesis and viability of dermatophyte cells. *Mycopathologia*. 2002. V. 156 (2). P. 61–66. <https://doi.org/doi:10.1023/A:1022972222194>.
- Marfenina O.E., Nikitin D.A., Ivanova A.E.* The structure of fungal biomass and diversity of cultivated micromycetes

- in Antarctic soils (Progress and Russkaya Stations). Eurasian Soil Science. 2016. V. 49(8). P. 934–941. <https://doi.org/doi:10.1134/S106422931608007X>.
- Matveeva N.V., Zanolka L.L., Afonina O.M., Potemkin A.D., Patova E.N., Davydov D.A., Andreeva V.M., Zhurbenko M.P., Konoreva L.A., Zmitrovich I.V., Ezhov O.N., Shiryaev A.G., Kirtsideli I.Yu. Plants and fungi of the polar deserts of the Northern Hemisphere. Komarov Botanical Institute RAS. SPb., 2015. (in Russ.).
- Nikitin D.A., Marfenina O.E., Kudinova A.G., Lysak L.V., Mergelov N.S., Dolgikh A.V., Lupachev A.V. Microbial biomass and biological activity of soils and soil-like bodies of coastal oasis of Antarctica. Eurasian Soil Science. 2017. V. 7. P. 1–12. <https://doi.org/doi:10.1134/S1064229317070079>.
- Pitt J.I. The Genus *Penicillium* and its teleomorphic states *Eupenicillium* and *Talaromyces*. Academic Press, London, 1980.
- Polyanskaya L.M., Zvyagintsev D.G. The content and composition of microbial biomass as an index of the ecological status of soil. Eurasian Soil Science. 2005. V. 38 (6). P. 625–633.
- Pudasaini S., Wilson J., Ji M., van Dorst J., Snape I., Palmer A.S., Burns B.P., Ferrari B.C. Microbial diversity of Browning Peninsula, Eastern Antarctica revealed using molecular and cultivation methods. Front. Microbiol. 2017. V. 8. P. 591. <https://doi.org/doi:10.3389/fmicb.2017.00591>.
- Schmidt N., Bölter M. Fungal and bacterial biomass in tundra soils along an arctic transect from Taimyr Peninsula, central Siberia. Polar Biology. 2002. V. 25 (12). P. 871–877. <https://doi.org/doi:10.1007/s00300-002-0422-7>.
- Seifert K., Morgan-Jones G., Gams W., Kendrick B. The genera of *Hyphomycetes*. CBS-KNAW Fungal Biodiversity Centre, Utrecht, 2011. <https://doi.org/doi:10.3767/003158511X617435>
- Selbmann L., De Hoog G.S., Zucconi L., Isola D., Onofri S. Black yeasts in cold habitats. In: P. Buzzini, R. Margesin (eds). Cold-adapted yeasts. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 2014. P. 173–190. https://doi.org/doi:10.1007/978-3-642-39681-6_8.
- Singh S.M., Singh S.K., Yadav L.S., Singh P.N., Ravindra R. Filamentous soil fungi from Ny-Ålesund, Spitsbergen, and screening for extracellular enzymes. Arctic. 2012. V. 65 (1). P. 45–55. <https://doi.org/doi:10.14430/arctic4164>.
- Sonjak S., Frisvad J.C., Gunde-Cimerman N. *Penicillium* mycobiota in Arctic subglacial ice. Microbiol. Ecol. 2006. V. 52 (2). P. 207–216. <https://doi.org/doi:10.1007/s00248-006-9086-0>
- Stchigel A.M., Josep C.A.N.O., Mac Cormack W., Guarro J. *Antarctomyces psychrotrophicus* gen. et sp. nov., a new ascomycete from Antarctica. Mycol. Res. 2001. V. 105 (3). P. 377–382. <https://doi.org/doi:10.1017/S0953756201003379>.
- Sterflinger K., Tesei D., Zakharova K. Fungi in hot and cold deserts with particular reference to microcolonial fungi. Fungal Ecol. 2012. V. 5 (4). P. 453–462. <https://doi.org/doi:10.1016/j.funeco.2011.12.007>.
- Timling I., Walker D.A., Nusbbaum C., Lennon N.J., Taylor D.L. Rich and cold: diversity, distribution and drivers of fungal communities in patterned-ground ecosystems of the North American Arctic. Molecular Ecol. 2014. V. 23 (13). P. 3258–3272. <https://doi.org/doi:10.1111/mec.12743>.
- Vlasov D.Yu., Zelenskaya M.S., Kirtsideli I.Yu., Abakumov E.V., Krylenkov V.A., Lukin V.V. Fungi on the natural and anthropogenic substrates in West Antarctica. Mikologiya i fitopatologiya. 2012. V. 6 (1). P. 20–26 (in Russ.).
- Zalar P., Gunde-Cimerman N. Cold-adapted yeasts in Arctic habitats. In: P. Buzzini, R. Margesin (eds). Cold-adapted yeasts. Springer, Berlin, Heidelberg, 2014. P. 49–74. https://doi.org/doi:10.1007/978-3-642-39681-6_3.
- Zvyagintsev D.G. Methods of soil microbiology and biochemistry. Izdatelstvo Moskovskogo universiteta, Moskva, 1991 (in Russ.).
- Бабьева Е.Н., Сизова Т.П. (Babyeva, Sizova) Микромицеты в почвах арктикотундровой экосистемы // Почвоведение. 1983. № 10. С. 98–101.
- Власов Д.Ю., Зеленская М.С., Кирицели И.Ю., Абакумов Е.В., Крыленков В.А., Лукин В.В. (Vlasov et al.) Грибы на природных и антропогенных субстратах в Западной Антарктике // Микология и фитопатология. 2012. Т. 46. № 1. С. 20–26.
- Ежов О.Н., Гаврило М.В., Змитрович И.В. (Ezhov et al.) Грибы архипелага Земля Франца-Иосифа // Труды Кольского научного центра РАН. 2014. № 4. С. 23.
- Звягинцев Д.Г. (Zvyagintsev) Методы почвенной микробиологии и биохимии. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1991. С. 60.
- Кирицели И.Ю. (Kirtsideli) Микромицеты из почв и грунтов о. Северо-Восточная Земля (Архипелаг Шпицберген) // Микология и фитопатология. 2010. Т. 44. № 2. С. 116–125.
- 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., Власов Д.Ю., Баранцевич Е.П., Крыленков В.А., Соколов В.Т. (Kirtsideli et al.) Комплексы микроскопических грибов в почвах и грунтах полярного острова Известий ЦИК (Карское море) // Микология и фитопатология. 2014. Т. 48. № 6. С. 365–371.
- Кирицели И.Ю., Новожилов Ю.К., Богомолова Е.В. (Kirtsideli et al.) Физиологические особенности жизнедеятельности микроскопических грибов в почвах Арктики // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 2009. Т. 114. № 2. С. 223–225.
- Кочкина Г.А., Иванушкина Н.Е., Карасев С.Г., Гавриш Е.Ю., Гурина Л.И., Евтушенко Л.И., Спирина Е.В., Воробьева Е.А., Гиличинский Д.А., Озерская С.М. (Kochkina et al.) Микромицеты и актинобактерии в условиях многолетней естественной криоконсервации // Микробиология. 2001. Т. 70. № 30. С. 412–420.
- Кочкина Г.А., Иванушкина Н.Е., Озерская С.М. (Kochkina et al.) Структура микробной многолетней мерзлоты // Микология сегодня. 2011. № 2. С. 178–184.
- Матвеева Н.В., Заноха Л.Л., Афонина О.М., Потемкин А.Д., Патова Е.Н., Давыдов Д.А., Андреева В.М., Журбенко М.П., Конорева Л.А., Змитрович И.В., Ежов О.Н., Ширяев А.Г., Кирицели И.Ю. (Matveeva et al.) Растения и грибы полярных пустынь Северного полушария. СПб.: Марафон, 2015. 317 с.

Biomass of Fungi and Species Diversity of the Cultivated Mycobiota of Soils and Substrates in Northbrook Island (Franz Josef Land)

D. A. Nikitin^{a,b,#}, M. V. Semenov^b, A. A. Semikolennykh^a, I. A. Maksimova^a,
A. V. Kachalkin^{a,c}, and A. E. Ivanova^{a,d}

^a Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

^b V.V. Dokuchaev Soil Science Institute, Moscow, Russia

^c All-Russian Collection of Microorganisms, G.K. Skryabin Institute of Biochemistry and Physiology of Microorganisms RAS, Pushchino, Moscow Region, Russia

^d A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

#E-mail: dimnik90@mail.ru

Abstract—The research of fungal biomass and species diversity of the cultivated microscopic fungi and yeast of the Northbrook Island (Franz Josef Land) was carried out. Biomass of fungi depending on type of substratum varied from 129 to 634 mkg/g of a substratum. The share of viable biomass in the majority of objects made about 60–70%, decreasing to 30–40% in algae-bacterial mats, primitive soils and the several anthropogenic biotopes. In the majority of soils and substrata of the island up to 70% of biomass it is presented by spores of the shallow sizes (up to 2.5 microns). Mycelium prevailed over spores as a part of fungal biomass (up to 82%) only on bird's nests, and in other substrata its share made from 41 to 53%. The number of the cultivated micromycetes varied from 10^2 to 10^5 CFU/g. A species diversity of fungi was sequentially increased on relief elements from a watershed (6–7 species), downhill and was maximal in a coastal zone (15 species). An absolute dominants on abundance and occurrence was *Pseudogymnoascus pannorum* which number reached 10^5 CFU/g. As subdominants the representatives of genera *Mortierella* and *Penicillium* were marked. Among yeast in the wet biotopes with a vegetable cover, such species as *Goffeauzyma gilvescens* reaching 10^4 CFU/g substrate was prevailed. *Antarctomyces psychrotrophicus* was recorded from *Ursus maritimus* excrements for the first time for the area in question.

Keywords: diversity of micromycetes, Franz Josef Land, Northbrook Island, soil, structure of fungal biomass