

УДК 579.26 : 631.46

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ГРИБОВ АНТАРКТИДЫ

© 2021 г. Д. А. Никитин^{1,2,*}¹ Почвенный институт им. В.В. Докучаева, 119017 Москва, Россия² Институт географии РАН, 119017 Москва, Россия

*e-mail: dimnik90@mail.ru

Поступила в редакцию 20.08.2020 г.

После доработки 15.11.2020 г.

Принята к публикации 23.12.2020 г.

В связи с чутким откликом полярных экосистем на глобальное изменение климата стали особенно актуальны исследования микроорганизмов Антарктиды. Суровые климатические условия материка привели к формированию уникальных биогеоценозов без цветковых растений, но с доминированием микобиоты в почвах. Антарктические грибы выполняют не только свои классические экосистемные функции, но и являются основой существования местных сообществ, представленных эндолитами, микробными матами и т.д. Кроме того, антарктические грибы – ведущая сила в преобразовании горных пород *in situ* и переводе биоэлементов в доступную для других организмов форму. Поэтому микобиота играет решающую роль для поддержания равновесия экосистем в Антарктиде. Среди грибов материка доминирует *Ascomycota* (77.1%), а не *Basidiomycota* (9.1%), как на других континентах. По ряду причин в некоторых биотопах Антарктиды дрожжи и дрожжеподобные микромицеты (преимущественно базидиального аффинитета) являются более устойчивой к экстремальным воздействиям группой микобиоты, чем мицелиальные грибы. Есть ряд предпосылок считать, что мицелиальные грибы и дрожжи адаптированы к существованию в биогеоценозах с чрезвычайно низкой температурой лучше, чем другие микроорганизмы. Поскольку Антарктида длительное время была изолирована от других континентов, эволюция здесь шла особым путем, приведшим к появлению многих эндемичных таксонов грибов. Присутствие эвритопов на материке связывают с глобальным потеплением климата и усиленным антропогенным воздействием. В обзоре рассмотрено современное состояние исследований структуры сообществ микобиоты антарктических субэкральных и субаквальных биотопов, экологическая роль мицелиально-дрожжевого диморфизма для грибов Антарктиды, проблема эндемизма микобиоты материка, экологические и физиологические адаптации грибов к низким температурам, обоснована необходимость поиска вторичных метаболитов у психрофильных микромицетов.

Ключевые слова: биомасса, грибы, дрожжи, криоконит, метаболическая активность, психрофилия, сульфидные органо-минеральные системы, таксономическое разнообразие, экстремальные экосистемы, экология

DOI: 10.31857/S0026364821020070

ВВЕДЕНИЕ

В связи с чутким откликом полярных экосистем на глобальное изменение климата стали особенно актуальны исследования микроорганизмов Антарктиды (Rosa et al., 2019). Биогеоценозы материка уникальны, поскольку характеризуются чрезвычайно суровым климатом и, как следствие, практически полным отсутствием цветковых растений (Singh et al., 2018; Schultz, Rosado, 2019). Установлено, что по показателю биомассы в антарктических почвах и грунтах преобладают грибы (Selbmann et al., 2014; Lysak et al., 2018; Gomes et al., 2019), изучению которых в этом регионе уделено пока значительно меньше внимания, чем прокариотам. Микобиота Антарктиды выполняет не только свои классические экосистемные функции – разложение органического вещества любой слож-

ности и происхождения – но является основой существования для других организмов и даже сообществ, представленных лишайниками, эндолитами, микробными матами и т.д. (Brunati et al., 2009; Furbino et al., 2014; Archer et al., 2017; Coleine et al., 2018, 2020; Meslier, DiRuggiero, 2019). Антарктические грибы выполняют функцию ранней колонизации скальных обнажений, переводят биоэлементы горных пород в доступную для других организмов форму, способствуют структурированию местных почв со слабо развитым профилем (Mergelov et al., 2012; Onofri et al., 2014; Yeager, 2019). Поэтому грибы имеют решающее значение для поддержания равновесия экосистем в Антарктиде (Arenz et al., 2014; Rosa et al., 2019). Особенности метаболизма антарктических штаммов грибов позволяют им быть устойчивыми к широкому спектру стрессов местных условий и колонизиро-

вать все доступные экологические ниши (Ruisi et al., 2007; Coleine et al., 2018; da Silva et al., 2019; Coleine et al., 2020). Для Антарктиды характерно широкое распространение грибов с мицелиально-дрожжевым диморфизмом, что, видимо, также служит для их лучшей адаптации к экстремальным условиям (Gorbushina et al., 2003; Boyce, Andrianopoulos, 2015; Rosa et al., 2019). До настоящего времени исследования микобиоты касались преимущественно разнообразия микромицетов на различных субстратах материка (Marfenina et al., 2016; Gomes et al., 2019; de Carvalho et al., 2019; Oliveira et al., 2019; da Silva et al., 2019; Gomes et al., 2019; Kochkina et al., 2019) в то время, как экологической и функциональной структуры микоценозов уделялось меньше внимания.

КАЧЕСТВЕННЫЕ И КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ МИКОБИОТЫ АНТАРКТИДЫ

Изучение микобиоты Антарктиды началось в 1960-х гг. (Ruisi et al., 2007; Kochkina et al., 2014; Rosa et al., 2019), а прокариот – с начала XX века (Bratchkova, Ivanova, 2011), поэтому грибы материка менее исследованы. Наибольшее внимание уделялось изучению лишенизированной и лишенофильной микобиоты Антарктиды (Santiago et al., 2015; de Carvalho et al., 2019). Большинство работ по свободноживущей (не связанной с лишайниками) микобиоте сделано с помощью метода микробиологического посева, зачастую, с молекулярной идентификацией культур (табл. 1). К настоящему времени в Антарктиде выявлены следующие таксоны микобиоты: *Ascomycota*, *Basidiomycota*, *Mucoromycota*, *Chytridiomycota* и *Glomeromycota*, а также отмечены грибоподобные *Oomycota* и *Mycetozoa* (Kirk et al., 2008; Arenz, Blanchette, 2011; Pudasingi et al., 2017; Duarte et al., 2019; Rosa et al., 2019). Преобладают *Ascomycota* (77.1%); значительно меньше *Basidiomycota* (9.1%); совсем мало *Mucoromycota* и др. (Rosa et al., 2019). В первую очередь, это связано с практически полным отсутствием сосудистых растений, с которыми обычно формируют симбиозы, в том числе микоризы (Ludleya, Robinson, 2008; Frisvad, 2008; Smith, Read, 2010). Наблюдения показывают, что в высоких широтах доминирует *Ascomycota*, а в умеренном климате – *Basidiomycota* (Zumsteg et al., 2012). В континентальной Антарктиде из базидиомицетов присутствуют только дрожжи (Onofri et al., 2007) и нет микоризных грибов (Smith, Read 2002; Harrington, Mitchell, 2002; Cripps, Eddington 2005). Низкое разнообразие и численность *Mucoromycota* возможно связано со строением их ценоцитного мицелия, где редкие септы не могут обеспечить устойчивость организма к разрыву клеток при отрицательных температурах (Frisvad, 2008; Maggi et al., 2013).

Отдел *Ascomycota* в Антарктиде представлен 12 семействами: *Arthrodermataceae*, *Chaetomiaceae*, *Hypocreaceae*, *Lasiosphariaceae*, *Microascaceae*, *Muxotriaceae*, *Orbiliaceae*, *Saccharomycetaceae*, *Sclerotiniaceae*, *Thelebolaceae*, *Trichocomaceae*, *Trichosphaeriaceae*. И порядками *Eurotiales*, *Hypocreales*, *Leotiales*, *Microascales*, *Onygenales*, *Pezizales*, *Saccharomycetales*, *Sordariales* и *Trichosphaeriales* (Frisvad, 2008). В отделе *Basidiomycota* преобладают 2 класса – *Tremellomycetes* и *Cystobasidiomycetes* (Hassan et al., 2016), а в *Mucoromycota* – *Mortierellaceae* (Onori et al., 2007). Наиболее распространенные порядки грибов в Антарктиде: *Onygenales*, *Eurotiales*, *Mortierellales*, *Mucorales*, *Saccharomycetales*, *Thelebolales* и *Helotiales* (Newsham et al., 2018). Характерными видами антарктических субстратов являются: *Antarctomyces pellizariae*, *Antarctomyces psychrotrophicus*, *Aspergillus niger*, *A. versicolor*, *Aureobasidium pullulans*, *Cadophora fastigiata*, *C. luteo-olivacea*, *Cadophora malorum*, *Cladosporium herbarum*, *C. sphaerospermum*, *Cryptococcus albidus*, *C. antarcticus*, *C. friedmannii*, *C. victoriae*, *C. vishniacii*, *C. wieringae*, *Glaciozyma watsonii*, *Goffeauzyma gilvescens*, *Mortierella amoeboides*, *M. antarctica*, *M. alpina*, *Mrakia frigida*, *Paraphoma fimeti*, *Phoma herbarum*, *Penicillium antarcticum*, *P. funiculosum*, *P. chrysogenum*, *P. roqueforti*, *P. verrucosum*, *Pseudogymnoascus pannorum*, *Rhodotorula mucilaginosa*, *Thelebolus globosus*, *Th. microsporus* (Arenz, Blanchette 2011; Alias et al., 2013; Arenz et al., 2014; Marfenina et al., 2016; Gomes et al., 2019; Kochkina et al., 2019; Rosa et al., 2019). Самым распространенным родом в Антарктиде является аскомицет *Thelebolus* и его анаморфа *Hufozyma* (Brunati et al., 2009). С экологической точки зрения, для антарктических изолятов микромицетов отмечают приуроченность к тем или иным биотопам. Так, в донных осадках морей Антарктиды основные роды – *Cylindrocarpon*, *Glomerella*, *Golovinomyces*, *Penicillium*, *Phoma* (Lai et al., 2007; Singh et al., 2014); в озерах материка доминирующие виды – *Cadophora luteo-olivacea*, *C. malorum*, *Geomyces pannorum*, *Thelebolus* spp. (Brunati et al., 2009; Gonçalves et al., 2012); на морских водорослях (*Adenocystis utricularis*, *Desmarestia anceps*, *Palmaria decipiens*) – *Antarctomyces psychrotrophicus*, *Geomyces pannorum*, *Metschnikowia australis* (Loque et al., 2010; Furbino et al., 2014); на лишайниках – *Antarctomyces psychrotrophicus*, *Pseudogymnoascus* sp., *Thelebolus* sp., (Santiago et al., 2015); во мхах – *Cadophora malorum*, *Geomyces pannorum*, *Phoma herbarum* (Tosi et al., 2002; Frisvad, 2008); на цветковых растениях – *Alternaria* spp., *Phaeoshaeria* spp. (Rosa et al., 2009); в почвах – *Antarctomyces psychrotrophicus*, *Phoma* spp., *Thelebolus microsporus* (Arenz et al., 2006; Connell et al., 2006; Loque et al., 2010; Arenz, Blanchette 2011); на птичьих базарах – *Thelebolus globosus*, *Th. ellipsoideus*, *Th. microsporus* (Alias et al., 2013), а также *Apiosordaria antarctica*, *Thielavia antarctica*, *Hypocrea psychrophila*, *Microascus caviariformis*, *Myriosclerotinia borealis* (Frisvad, 2008); на скалах и камнях – чер-

Таблица 1. География субстратов и методы, используемые при исследованиях разнообразия антарктических грибов

Часть материка	Локация	Субстрат	Метод	Библиографическая ссылка
Субантарктика и Антарктический полуостров	Южные Шетландские острова, о. Ливингстон	почвы, скалы, зоогенные и антропогенные субстратах	Микробиологический посев с идентификацией отдельных штаммов по ITS рДНК	Vlasov et al. (2012)
	о. Кинг-Джордж	печеночники (<i>Barbillophozia hatcheri</i>) и мхи (<i>Chorisodontium aciphyllum</i> , <i>Saniotia uncinata</i>)	Микробиологический посев с идентификацией отдельных штаммов по ITS рДНК	Zhang et al. (2013)
	Окландские острова, о. Сигни	почвенные керны (эксперимент с сукцессией микроросов)	Количественная ПЦР ДНК и РНК	Yergeau, Kowalchuk (2008)
	Окландские острова, о. Сигни; о. Анкоредж	почвы	Микробиологический посев с идентификацией отдельных штаммов по ITS рДНК; Количественная ПЦР ДНК	Yergeau et al. (2006)
	Южные Шетландские острова, о. Ливингстон	альто-бактериальные маты	Биомасса по эргостеролу; сканирующая электронная микроскопия; 454 пиросеквенирование	Velázquez et al. (2016)
	Субантарктика (Шетландские острова)	скалы	Микробиологический посев с идентификацией отдельных штаммов по ITS рДНК	Alves et al. (2019)
	мыс Ройде и Эванс, о. Росса	древесина (хижина)	Сканирующая электронная микроскопия	Blanchette et al. (2004, 2010)
	о. Кинг-Джордж	почвы, вода	Микробиологический посев с идентификацией отдельных штаммов по ITS рДНК	Saragasso et al. (2012)
	о. Лонг, о. Берд	почвы	454 пиросеквенирование	Cox et al., 2016, 2019
	о. Кинг-Джордж; о. Ливингстон; о. Хаф Мун	почвы (орнитогенные)	Микробиологический посев с идентификацией отдельных штаммов по ITS рДНК	De Sousa et al. (2017)
	о. Элефант, о. Кинг-Джордж, о. Десеппин	макроводоросли <i>Monostroma hartioides</i> и <i>Purpuria endiviifolia</i>	Микробиологический посев с идентификацией отдельных штаммов по ITS рДНК	Furbino et al. (2014)
	о. Кинг-Джордж	Морские губки	Микробиологический посев с идентификацией отдельных штаммов по ITS рДНК	Henriquez et al., 2014
	Шетландские острова, о. Кинг-Джордж	макроводоросли <i>Adenocystis utricularis</i> , <i>Desmarestiacea</i> , <i>Palmaria decipiens</i>	Микробиологический посев с идентификацией отдельных штаммов по ITS рДНК	Loque et al. (2010)

Таблица 1. Продолжение

Часть материка	Локация	Субстрат	Метод	Библиографическая ссылка
Западная Антарктида	о. Кинг-Джордж, о. Десеппен, о. Роберт, о. Сноу; северная часть Антарктического полуострова	снег	Микробиологический посев с идентификацией отдельных штаммов по ITS рДНК. Амплификация β -табулина и рибосомального гена RPВ2	Menezes et al. (2017, 2019)
	о. Кинг-Джордж	растения (антарктическая щучка <i>Deschampsia antarctica</i>)	Микробиологический посев с идентификацией отдельных штаммов по ITS рДНК	Rosa et al. (2009)
	о. Кинг-Джордж, о. Элефант, о. Десеппин	лишайники (грибы ассоциированные с лишайниками)	Микробиологический посев с идентификацией отдельных штаммов по ITS рДНК	Santiago et al. (2015)
	о. Сигни; о. Лрони	почвы	Микробиологический посев с идентификацией отдельных штаммов по ITS рДНК	Newsham et al. (2018)
	о. Александр (оазис Марс)	почвы	Микробиологический посев с идентификацией отдельных штаммов по ITS рДНК	Bridge, Newsham (2009)
	о. Бофорта	почвы (орнитогенные)	Микробиологический посев с идентификацией отдельных штаммов по ITS рДНК	Alias et al. (2013)
	о. Росса	антропогенные субстраты	Микробиологический посев с идентификацией отдельных штаммов по ITS рДНК	Duncan et al. (2006, 2008)
	о. Росса	снег	Микробиологический посев с идентификацией отдельных штаммов по ITS рДНК	Thomas-Hall et al. (2010)
	о. Виндмилл (п-ов Браунинг)	почвы	454 пиросеквенирование; Микробиологический посев по новым мембранным системам с идентификацией отдельных штаммов по ITS рДНК	Pudasaini et al. (2017)
	Западная Антарктида (горы Элсуэрт)	почвы	Микробиологический посев с идентификацией отдельных штаммов по ITS рДНК	Godinho et al. (2015)
Западная Антарктида	Земля королевы Мод (оазис Ширмахера); Земля принцессы Елизаветы (оазис Холмы Ларсеманн); Земля Эндерби (оазис Холмы Тала)	почвы	Люминесцентная микроскопия; газовая хроматография; Микробиологический посев с идентификацией отдельных штаммов по ITS рДНК	Lysak et al. (2018)
	Земля королевы Мод (оазис Ширмахера); Земля принцессы Елизаветы (оазис Холмы Ларсеманн); Земля Эндерби (оазис Холмы Тала)	почвы	Люминесцентная микроскопия; газовая хроматография	Nikitin et al. (2017)
	Земля Виктории (Сухие долины МакМердо)	скалы, эндолиты	Сканирующая электронная микроскопия; ПЦР-Реал Тайм; пиросеквенирование	Archer et al. (2017)

Таблица 1. Продолжение

Часть материка	Локация	Субстрат	Метод	Библиографическая ссылка
Восточная Антарктида	Земля Виктории (Тарн Флэт)	многолетняя мерзлота	Шумина секвенирование по ITS региону	Votruso et al. (2018)
	Земля Виктории (Верхние Сухие долины Мак Мердо, Университетская долина)	скалы, эндолиты	454 пиросеквенирование; Микробиологический посев по новым мембранным системам с идентификацией отдельных штаммов по ITS рДНК	Brady et al. (2018)
	Земля Виктории (Сухие долины Мак Мердо)	почвы, эндо-литы/гиполиты	Шумина секвенирование по ITS региону	Chan et al. (2013)
	Земля Виктории (Сухие долины Мак Мердо)	эндолиты	NGS секвенирование	Coleine et al. (2018, 2020)
	Земля Виктории (Сухие долины Мак Мердо, Долина Тейлора)	почвы	Микробиологический посев с идентификацией отдельных штаммов по ITS рДНК	Connell et al. (2006)
	Земля Виктории (Сухие долины Мак Мердо, Долина Тейлора, оз. Фиксель)	вода (подледное озеро)	Микробиологический посев с идентификацией отдельных штаммов по ITS рДНК	Connell et al. (2018)
	Земля Виктории (Сухие долины Мак Мердо)	скалы, эндолиты	Люминесцентная микроскопия	de los Rios et al. (2004, 2005)
	Земля Виктории (Сухие долины Мак Мердо)	почва	454 пиросеквенирование	Dreesens et al. (2014)
	Земля Виктории (Сухие долины Мак Мердо; долины МакКелви)	почвы	Микробиологический посев с идентификацией отдельных штаммов по ITS рДНК	Rao et al. (2012)
	Земля Виктории (Сухие долины Мак Мердо)	скалы, эндолиты	Сканирующая электронная микроскопия, Количественная ПЦР ДНК; высокопроизводительное секвенирование	Yung et al. (2014)
	Земля Виктории (Сухие долины Мак Мердо; долины Миерс)	почвы, гиполиты	454 пиросеквенирование	Wei et al. (2016)
	Земля Виктории (Сухие долины Мак Мердо)	скалы, эндолиты	Люминесцентная микроскопия (Live/Dead); конфокальная лазерная микроскопия	Wierzhos et al. (2003)
	Земля принцессы Елизаветы (оазис Холмы Ларсеманн)	снег	Микробиологический посев с идентификацией отдельных штаммов по ITS рДНК	Antony et al. (2016)
	Земля королевы Мод (оазис Ширмахера); Земля принцессы Елизаветы (оазис Холмы Ларсеманн)	криокониты	Шумина секвенирование с праймерами NS1/NS8	Sanyal et al. (2018)
	Земля принцессы Елизаветы (оазис Вестфолль)	снег	Секвенирование по D1/D2 регионом и протеомный анализ	Thomas-Hall, Watson (2002); Guffogg et al. (2004)

Таблица 1. Продолжение

Часть материка	Локация	Субстрат	Метод	Библиографическая ссылка
	Земля Виктории (западное побережье моря Росса)	мох (<i>Bryum pseudotriquetrum</i> , <i>Ceratodon purpureus</i> , <i>Syntrichia princeps</i>)	Микробиологический посев	Tosi et al. (2002)
	станция Восток	вода (озеро Восток)	Люминесцентная микроскопия, сканирующая электронная микроскопия, микробиологический посев с идентификацией отдельных штаммов по ITS рДНК	D'Eia et al. (2009)
	станция Восток	вода (озера Восток)	454 пиросеквенирование; Микробиологический посев по новым мембранным системам с идентификацией отдельных штаммов по ITS рДНК	Rogers et al. (2013)
Субантарктика (Остров Кей, Невыразимый остров, Остров Растительности) + Восточная Антарктида (нунаки: Пик Форд, мыс Эдмонсон, хребет Конвоя, Старр Нуна-так, Терра Виттория дель Норд, перевал Роковой вдовы)		лишайники (грибы ассоциированные с лишайниками)	Микробиологический посев с идентификацией отдельных штаммов по ITS рДНК (концентрация на "черных дрожжах")	Selbmann et al. (2013)
Субантарктика (о. Росса); Западная Антарктида (Антарктический п-ов); Восточная Антарктида (Земля Виктории (Сухие долины МакМердо))		почвы	Микробиологический посев с идентификацией отдельных штаммов по ITS рДНК	Arenz, Blanchette (2011)
Субантарктика (о. Линдси, о. Кинг-Джордж), Западная Антарктида (Земля Мэри Бэрд (ст. Русская); горы Мосес и Нууагак Мэиш (берег Уоллиана); Восточная Антарктида (Земля принцессы Елизаветы (оазис Холмы Ларсеманн); земля Эндерби, оазис Молодежный)		почвы и грунты (в том числе орнитогенные)	Микробиологический посев с идентификацией отдельных штаммов по ITS рДНК	Kirtsideli et al. (2010)
Субантарктика (Беллинггаузен, о. Кинг-Джордж), Западная Антарктида [Земля Мэри Бэрд (ст. Русская)]; Восточная Антарктида (Земля королевы Мод [оазис Ширмахера]; Земля принцессы Елизаветы (оазис Холмы Ларсеманн)]		многолетняя мерзлота	Микробиологический посев с идентификацией отдельных штаммов по ITS рДНК	Kochkina et al. (2012, 2014)

Таблица 1. Окончание

Часть материка	Локация	Субстрат	Метод	Библиографическая ссылка
Субантарктика (о. Кинг-Джордж), Западная Антарктида [Земля Мэри Бэрд (ст. Русская)]; Восточная Антарктида (Земля королевы Мод (оазис Ширмахера); Земля принцессы Елизаветы [оазис Холмы Ларсеманн]); (Земля принцессы Елизаветы (залив Прюдс, нунатак Лендинг, ст. Дружная-4)	почвы (в том числе антропогенные)	Микробиологический посев с идентификацией отдельных штаммов по ITS рДНК	Kochkina et al. (2019)	
Западная Антарктида [Земля Мэри Бэрд (ст. Русская)]; Восточная Антарктида (Земля принцессы Елизаветы [оазис Холмы Ларсеманн])	почвы	Люминесцентная микроскопия; Микробиологический посев с идентификацией отдельных штаммов по ITS рДНК	Marfeninga et al. (2016)	
Западная Антарктида (от 73°26'46" ю.ш. (холмы Чисхолм, ледник Космо-Наут) до 76°54'36" ю.ш. (мыс Линкора); о. Кей, о. Вегетация, о. Невыразимый, о. Приор	скалы, эндолиты	ПЦР в реальном времени	Selbmann, et al. (2017)	
грибы в почвах Антарктиды			Arenz et al. (2014)	
грибы в почвах Антарктиды			Gomes et al. (2019)	
грибы в многолетнемерзлых породах Антарктиды			da Silva et al. (2019)	
грибы, ассоциированные с растениями Антарктиды			de Carvalho et al. (2019)	
некультивируемые грибы Антарктиды			Duarte et al. (2019)	
грибы в скалах и эндолитах Антарктиды			Oliveira et al. (2019)	
грибы субстратов Антарктиды			Rosa et al. (2019)	
грибы в Антарктиде (разнообразие и физиология)			Ruisi et al. (2007)	
дрожжи Антарктиды			Shivaji, Prasad (2009)	
проблема эндемизма микробиоты в Антарктиде			Vincent et al. (2000)	

Таблица 2. Таксономическое разнообразие микобиоты различных биотопов Антарктиды

Таксон	Биотоп	Библиографическая ссылка
<i>Cylindrocarpon</i> , <i>Glomerella</i> , <i>Golovinomyces</i> , <i>Penicillium</i> , <i>Phoma</i>	моря и их донные осадки	Lai et al. (2007); Singh et al. (2014)
<i>Cadophora luteoolivacea</i> , <i>C. malorum</i> , <i>Geomyces pannorum</i> , <i>Thelebolus globosus</i> и <i>T. ellipsoideus</i>	озера, альгобактериальные маты	Ruisi et al. (2007); Brunati et al. (2009); Goncalves et al. (2012)
<i>Antarctomyces psychrotrophicus</i> , <i>Geomyces pannorum</i> , <i>Metschnikowia australis</i>	морские макроводоросли	Loque et al. (2010); Furbino et al. (2014)
<i>Antarctomyces psychrotrophicus</i> , <i>Pseudogymnoascus</i> sp., <i>Thelebolus</i> sp.	лишайники	Santiago et al. (2015)
<i>Cadophora malorum</i> , <i>Geomyces pannorum</i> , <i>Phoma herbarum</i>	мхи	Tosi et al. (2002); Frisvad (2008)
<i>Alternaria</i> , <i>Phaeosphaeria</i>	цветковые растения (<i>Deschampsia antarctica</i> и <i>Colobanthus quitensis</i>)	Rosa et al. (2009)
<i>Alternaria</i> , <i>Botrytis</i> , <i>Cladosporium</i> , <i>Fusarium</i> , <i>Penicillium</i> , <i>Phaeosphaeria</i> , <i>Phoma</i>	растения (мохообразные и цветковые) и лишайники	Rosa et al. (2019)
<i>Apiosordaria antarctica</i> , <i>Thielavia antarctica</i> , <i>Hypocrea psychrophila</i> , <i>Microascus caviariformis</i> , <i>Myriosclerotinia borealis</i> , <i>Thelebolus globosus</i> , <i>T. ellipsoideus</i> , <i>T. microsporus</i>	птичьи базары	Alias et al. (2013); Frisvad (2008)
<i>Antarctomyces psychrotrophicus</i> , <i>Phoma</i> spp., <i>Thelebolus microsporus</i>	почвы	Arenz et al. (2006); Connell et al. (2006); Loque et al. (2010); Arenz, Blanchette (2011)
<i>Friedmannomyces endolithicus</i> , <i>Cryomyces</i> spp., <i>Dioszegia</i> spp.	скалы, эндолиты	Connell et al. (2006); Ruisi et al. (2007); Selbmann et al. (2014)
<i>Metschnikowia australis</i> , <i>Antarctomyces psychrotrophicus</i> , <i>A. pellizariae</i> , <i>Cryomyces antarcticus</i> , <i>Friedmanniomyces simplex</i> , <i>F. endolithicus</i> , <i>Mortierella antarctica</i> , <i>Penicillium antarcticum</i> , <i>P. tardochrysogenum</i> , <i>Thelebolus globosus</i> , <i>T. ellipsoideus</i> , <i>T. balaustiformis</i> , <i>T. spongiae</i>	разнообразные субстраты Антарктиды	Rosa et al. (2019)
<i>Aspergillus</i> , <i>Cryptococcus</i> , <i>Paramicrosporidium</i> , <i>Penicillium</i>	снег	Antony et al. (2016)
<i>Leucosporidium</i> , <i>Curvibasidium</i>	криокониты	Sanyal et al. (2018)
<i>A. pellizariae</i> , <i>Bannozya yamatoana</i> , <i>Cryptococcus</i> spp., <i>Cystobasidium pallidum</i> , <i>Glaciozyma antarctica</i> , <i>Hamamotoa singularis</i> , <i>Holtermanniella nyarrowii</i> , <i>Leucosporidium</i> spp., <i>Phenoliferia</i> spp., <i>Phaeococcomyces</i> sp., <i>Rhodotorula mucilaginoso</i> , <i>Vishniacozyma victoriae</i> , <i>Mrakia frigida</i>	снег	Thomas-Hall, Watson (2002); Guffogg et al. (2004); Thomas-Hall et al. (2010); de Menezes et al. (2017, 2019)

ные меристематические грибы родов *Friedmannomyces* и *Dioszegia* (Connell et al., 2006; Selbmann et al., 2014) (Табл. 2).

В Антарктиде отмечена географическая зональность микобиоты. Так, в Субантарктике (табл. 2) доминантами среди микромицетов являются *Antarctomyces psychrotrophicus*, *Geomyces pannorum*, *Exophiala* sp. (Rosa et al., 2019); на Антарктическом полуострове — *Geomyces pannorum*, *Thelebolus microsporus* и *Mortierella* spp. (Arenz, Blanchette, 2011; Goncalves et al., 2012); в одних из самых суровых по климатическим условиям районов Антарктиды Земле Виктории и в сухих долинах МакМер-

до преобладают *Cadophora luteo-olivacea*, *C. malorum*, *Dioszegia* sp., *Geomyces pannorum*, *Mortierella alpina*, *Phoma herbarum*, *Thelebolus microsporus* (Arenz, Blanchette, 2011) (табл. 2). Тем не менее, несмотря на разный таксономический состав группировок микромицетов в разных районах, есть общие тенденции для Антарктиды в целом. Повсюду на материке велика численность и обилие *Geomyces pannorum*, характерного для экстремально холодных местообитаний (Ozerskaya et al., 2009; Cox et al., 2019); *Thelebolus microsporus* часто встречается на птичьих базарах побережья и островах у материка; *Antarctomyces psychrotrophicus* отмечают, в основном, для Субантарктики, а в се-

верных широтах (кроме высокой Арктики) и в континентальной части Антарктиды этот вид редок (Cox et al., 2019).

Численность КОЕ грибов в полярных почвах уменьшается лишь на порядок по сравнению с зональными почвами умеренного и даже тропического климата (Timling et al., 2014). Так, значения этого показателя для культивируемых микромицетов в почвах Антарктиды колеблются от 10^2 до 10^5 КОЕ/г почвы, и лишь в некоторых антропогенных субстратах возрастают до 10^6 КОЕ/г субстрата (Arenz, Blanchette, 2011; Cowan, 2014). В арктических почвах численность обычно такая же, и лишь редко на порядок больше (Cox et al., 2016). С одной стороны, эти факты могут доказывать высокий адаптивный потенциал микобиоты полярных регионов. Однако многие из прорастающих на питательных средах клеток находятся в антарктических субстратах в покоем состоянии (Kochkina et al., 2014). Значительная часть таких пропагул относится к термотолерантным и термофильным видам, способным расти при 45°C , и потенциально опасным для животных и человека (например, *Acremonium* spp., *Aspergillus fumigatus*, *Debaryomyces hansenii*, *Penicillium chrysogenum*, *P. citrinum*, *P. tardochrysogenum* и *Rhodotorula mucilaginosa*), вероятно, занесенным в Антарктиду из других регионов и не приспособленным к суровому климату (Vlasov et al., 2012; Vincent, 2000; Gonçalves et al., 2015; de Sousa et al., 2017; Alves et al., 2019). Большая часть термофильных штаммов выделяют из орнитогенных почв птичьих базаров (Roser et al., 1993, 2012), температура которых часто выше, чем для оркужающих грунтов. Поэтому вопрос о жизнеспособности конкретных грибных таксонов в антарктических субстратах пока остается открытым. В полярных биотопах часто отмечают супердоминантность одного или малого количества видов (Kirtsideli, 2010; Matveeva et al., 2015), что подтверждает гипотезу о структурной примитивности сообществ этих местообитаний. Если численность грибов небольшая, то выраженной доминантности нет — всех видов очень мало (Kochkina et al., 2011). Часто для субстратов экстремально холодных местообитаний выявляется тенденция к микроочаговости развития микромицетов, которая обычно приурочена к наличию органики в конкретном локусе (Kochkina et al., 2011).

Большинство микологических исследований в Антарктиде сделано методами микробиологического посева (Rosa et al., 2009, 2019; Arenz, Blanchette, 2011; Godinho et al., 2013; Connell et al., 2018) с целью выявления таксономического разнообразия и выделения штаммов, продуцирующих ценные метаболиты. Несмотря на совершенствование методов культивирования, ими выделяется 10–30% всей микобиоты (Magnuson, Lasure 2002), поэтому наши знания об экологии микобиоты Антарктиды остаются недостаточным (Duarte et al.,

2019; Pulschen et al., 2017). Значительная часть грибных пропагул в экстремально холодных экосистемах находится в покоем и трудно-/некультивируемом состоянии (Frisvad, 2008; Duarte et al., 2019). Поэтому антарктическую микобиоту стали исследовать другими методами, включая прямую (Coleine et al., 2018a), сканирующую электронную (Yung et al., 2014; Archer et al., 2017) и люминесцентную микроскопию (Wierzchos et al., 2004; D'elia et al., 2009; Marfenina et al., 2016; Nikitin et al., 2017; Lysak et al., 2018), анализ микрочипов (Chan et al., 2013; Wei et al., 2016) и количественное определение фосфолипидов по эргостеролу методом высокоэффективной жидкостной хроматографии — ВЭЖХ (Velázquez et al., 2016). В последние десятилетия разработка новых молекулярных методов, таких как ПЦР-амплификация областей гена рРНК в сочетании с методами “Finger-print” (Lawley et al., 2004; Yergeau et al., 2007; Rao et al., 2012; Kochkina et al., 2012; Dreesens et al., 2014; Selbmann et al., 2017), библиотеки клонов (Lawley et al., 2004; Antony et al., 2016), количественной ПЦР (Ji et al., 2016) РНК экстракция с последующим секвенированием рДНК (Rao et al., 2012), позволили получать информацию о некультивируемой микобиоте Антарктиды (Duarte et al., 2019). Поэтому в настоящее время эти подходы активнее (по сравнению с классическими методами) используются для изучения микобиоты материка. Недавно подходы секвенирования следующего поколения (NGS) стали доступнее и широко используются в исследованиях грибов Антарктиды (Dreesens et al., 2014; Newsham et al., 2018; Baeza et al., 2017; Borruso et al., 2018). Изучение разнообразия микобиоты материка на основе NGS проводились с использованием платформ секвенирования Titan 454 FLX (Dreesens et al., 2014; Newsham et al., 2018; Ji et al., 2016; Pudasaini et al., 2017; Brady et al., 2018), Illumina MiSeq (Czechowski et al., 2016; Rojas-Jimenez et al., 2017; Borruso et al., 2018; Coleine et al., 2018) и Ion Torrent (Baeza et al., 2017). В результате применения классических и молекулярно-биологических методов для антарктических почв удалось показать соотношение долей родов микобиоты (Pudasaini et al., 2017) (рис. 1). Несмотря на различия в результатах по разным методам, некоторые роды одинаковые, а работ с применением методов метабаркодинга по микобиоте Антарктиды пока очень мало. В связи с этим, пока не стоит экстраполировать результаты по данному методу на весь материк. Справедливости ради отметим, что доминирующие роды грибов в Антарктиде (*Antarctomyces*, *Aureobasidium*, *Cadophora*, *Cladosporium*, *Cryptococcus*, *Exophiala*, *Geomyces*, *Phoma*, *Rhodotorula*, *Thelebolus*) культивируемы, поэтому хорошо выявляются не только с помощью метабаркодинга, но и при использовании микробиологического посева (Cowan, 2014; Marfenina et al., 2016; Pudasaini et al., 2017). Однако, практически все молекулярно-биологические исследования Антарктиды посвяще-

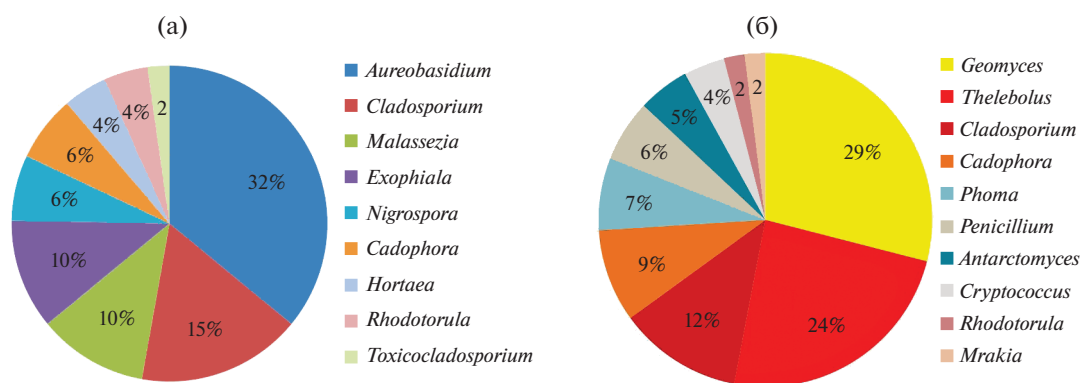


Рис. 1. Доли доминантных таксонов микобиоты Антарктиды различными методами: а – молекулярно-биологическими (Pudasaini et al., 2017); б – микробиологическим посевом (Arenz et al., 2014; Ruisi et al., 2017).

ны изучению состава микобиоты снега, льдов и многолетнемерзлых пород (Knowlton et al., 2013; Choudhari et al., 2014; Cameron et al., 2015; Simon et al., 2009; Michaud et al., 2015; Rivkina et al., 2016), а не почвы – одному из наиболее богатых грибами субстрату.

Ввиду относительной дороговизны молекулярных методов и невозможности выявления ими структуры биомассы (соотношения: живые/мертвые, мицелий/споры и др.), важную для характеристики активности микобиоты *in situ*, наиболее актуальным методом изучения грибов Антарктиды стала люминесцентная микроскопия (Marfenina et al., 2016; Nikitin et al., 2017; Lysak et al., 2018). Нам удалось найти показательную работу по оценке грибной биомассы методом люминесцентной микроскопии для оазисов Холмы Ларсеманн и Холмы Тала (Marfenina et al., 2016; Nikitin et al., 2017; Lysak et al., 2019). Более масштабные по охвату территории исследования запасов грибной биомассы в Антарктиде проводились только в Субантарктике, где климат значительно мягче, а почвы, преимущественно, орнитогенные (Abakumov, 2014; de Sousa et al., 2017). Так, на островах Виндмилл были попытки оценить общую микробную биомассу (в том числе и микобиоты) по субстрат индуцированному дыханию, содержанию аденозин трифосфата (АТФ) и активности ферментов группы эстераз – ФДА (Roser et al., 1993). Однако авторам не удалось увидеть практически ни одной грибной гифы при использовании метода люминесцентной микроскопии, что ставит под сомнение точность результатов работы. Кроме того, почвы, сформированные под птичьими базарами, весьма специфичны и не являются типичными для материка (Goryachkin et al., 2012). В другой статье (Malosso et al., 2004) анализировали грибную биомассу в почвах Субантарктики по содержанию специфических нейтральных фракций фосфолипидов и эргостеролу. Работа проводилась в “оживляемых” образцах, в условиях микробной сукцессии при 4°C. В нативных же образцах эти

показатели не оценивались. Важно отметить, что в данной статье результаты оказались сопоставимы с погрешностями приборов, что отмечают и другие микологи, использующие эти методы для бесплодных почв с низкой биологической активностью (Gutarowska, Żakowska, 2009). Таким образом, поскольку данный метод низкочувствителен, а обилие грибов в субстратах Антарктиды относительно низко, очевидно, что по эргостеролу и липидным фракциям запасы биомассы микобиоты в Антарктиде анализировать не корректно. Уровень биомассы микобиоты континентальных антарктических почв по эмиссии CO₂ оценивался только в двух работах: в долине МакМердо – 47 мкмоль/м² × мин (Gregorich et al., 2006) и оазиса Холмы Ларсеманн – 0.470–2.90 ммоль/м²×час (Ding et al., 2013).

ДРОЖЖИ И ДРОЖЖЕПОДОБНЫЕ ГРИБЫ АНТАРКТИДЫ

Дрожжи – жизненная форма грибов, преимущественно с одноклеточным строением, у которых при бесполом размножении преобладает почкование, а при половом не формируются плодовые тела (Kurtzman et al., 2011). Дрожжи в антарктических субстратах в основном представлены базидиомицетовым, а не аскомицетовым аффинитетом (Shivaji, Prasad, 2009; Connell et al., 2014). К 2012 г. в Антарктиде обнаружено 70 видов дрожжей – 13 аскомицетов и 57 базидиомицетов (Buzzini et al., 2012). Наиболее обильными для антарктических субстратов являются роды *Bullera*, *Bulleromyces*, *Candida*, *Cryptococcus*, *Cystofilobasidium*, *Dioszegia*, *Hyphozyma*, *Leucosporidiella*, *Leucosporidium*, *Mrakia*, *Rhodotorula*, *Sporobolomyces* и *Trichosporon* (Frisvad, 2008; Shivaji, Prasad, 2009; Connell et al., 2014; Buzzini et al., 2012; Zhang et al., 2013). Особенно часто в экстремально холодных экосистемах доминируют (до 30% обилия) представители рода *Cryptococcus*: *C. albidus*, *C. antarcticus*, *C. consortionis*, *C. friedmannii*, *C. laurentii*, *C. lupi*,

Таблица 3. Таксономическое разнообразие дрожжей различных биотопов Антарктиды

Таксон	Биотоп	Библиографическая ссылка
<i>Candida frigida</i> , <i>C. gelida</i> , <i>C. nivalis</i> , <i>Cryptococcus albidus</i> , <i>C. antarcticus</i> , <i>C. consortionis</i> , <i>C. friedmannii</i> , <i>C. laurentii</i> , <i>C. lupi</i> , <i>C. socialis</i> , <i>C. vishniacii</i>	моря и их донные осадки	Lai et al. (2007); Singh et al. (2014); Singh, Raghukumar (2014); Nagano et al. (2014)
<i>Aureobasidium pullulans</i> , <i>Cryptococcus carnescens</i> , <i>Leucosporidium</i> , <i>Metschnikowia australis</i> , <i>Rhodotorula mucilaginosa</i>	морские макроводоросли	Loque et al. (2010)
<i>Bensingtonia yamatoana</i> , <i>Candida davisiana</i> , <i>Candida parapsilosis</i> , <i>Cryptococcus antarcticus</i> , <i>C. aquaticus</i> , <i>C. friedmannii</i> , <i>C. gilvescens</i> , <i>C. laurentii</i> , <i>C. terricola</i> , <i>C. victoriae</i> , <i>Debaryomyces hansenii</i> , <i>Exophiala</i> sp., <i>Friedmanniomyces endolithicus</i> , <i>Goffeauzyma gilvescens</i> , <i>Leucosporidiella creatinivora</i> , <i>Mrakia frigid</i> , <i>Mrakiella aquatica</i> , <i>Naganishia friedmannii</i> , <i>Rhodotorula arctica</i> , <i>Rh. glacialis</i> , <i>Rh. laryngis</i> , <i>Rh. mucilaginosa</i> , <i>Solicozozyma terricola</i> , <i>Vishniacozyma victoriae</i> , <i>Yarrowia lipolytica</i>	лишайники	Santiago et al. (2015); Rosa et al. (2019)
<i>Candida oleophila</i> , <i>Cryptococcus albidus</i> , <i>C. fildesensis</i> , <i>C. humicolus</i> , <i>C. laurentii</i> , <i>Cystobasidium laryngis</i> , <i>Epicoccum nigrum</i> , <i>Mrakia</i> sp., <i>Naganishia albida</i> , <i>Papiliotrema laurentii</i> , <i>Rhodotorula minuta</i> , <i>Rh. mucilaginosa</i> , <i>Sporidiobolales</i> sp., <i>Zygosaccharomyces</i> sp.	мхи	Tosi et al. (2002); Zhang et al. (2013b); Rosa et al. (2019)
<i>Cystobasidium laryngis</i> , <i>Leucosporidium</i> aff. <i>golubevii</i> , <i>Rhodotorula mucilaginosa</i> , <i>Vishniacozyma victoriae</i>	цветковые растения (<i>Deschampsia antarctica</i> и <i>Colobanthus quitensis</i>)	Rosa et al. (2009, 2019)
<i>Cryptococcus curvatus</i> , <i>C. arrabidensis</i>	почвы	Fell et al. (2006); Arenz, Blanchette (2011); Connell et al. (2014)
представители родов <i>Aureobasidium</i> , <i>Dioszegia</i> , <i>Exophiala</i> , <i>Friedmanniomyces</i> , <i>Hortaea</i>	скалы, эндолиты	Selbmann et al. (2014); Meslier, DiRuggiero (2019); Oliveira et al. (2019); Coline et al. (2020)
<i>Bannozyma yamatoana</i> , <i>Cystobasidium pallidum</i> , <i>Glaciozyma antarctica</i> , <i>Hamamotoa singularis</i> , <i>Holtermanniella nyarrowii</i> , <i>Leucosporidium fragarium</i> , <i>L. golubevii</i> , <i>Mrakia frigida</i> , <i>Phenoliferia glacialis</i> , <i>P. psychrophenolica</i> , <i>Phaeococcomyces</i> sp., <i>Rhodotorula mucilaginosa</i> , <i>Vishniacozyma victoriae</i>	снег	Thomas-Hall, Watson (2002); Thomas-Hall et al. (2010); de Menezes et al. (2019)

C. socialis и *C. vishniacii* (Buzzini et al., 2012; Frisvad, 2008), а также *Candida* (*C. frigida*, *C. gelida* и *C. nivalis*). Сходное по сравнению с антарктическими экосистемами разнообразие дрожжей отмечают в высокой Арктике (Butinar et al., 2007; Shivaji, Prasad, 2009), ледниках Европы (Branda et al., 2010; Turchetti et al., 2011), горах и высокогорьях (Turchetti et al., 2010), а также в глубоководных морях (Nagano et al., 2014). Численность дрожжей в Антарктиде очень высока для большинства исследованных биотопов – до 10⁵ КОЕ/г и они, преимущественно, приурочены к аквальным экосистемам или растительности (табл. 3).

Большинство работ по дрожжам в Антарктиде посвящено их разнообразию на различных субстратах: морской воде (Singh, Raghukumar, 2014; Nagano et al., 2014), макроводорослям (Loque et al., 2010), цветковым растениям (Zhang et al., 2013),

мхам (Tosi et al., 2002; Zhang et al., 2013). Почвенным антарктическим дрожжам уделялось меньше внимания (Arenz, Blanchette, 2011; Connell et al., 2014). За последние годы в Антарктиде обнаружено несколько новых видов дрожжей – *Cryptococcus adeliensis* (Scorzetti et al., 2000), *C. antarcticus* (Vishniac, Onofri, 2002), *Glaciozyma antarctica*, *Mrakia robertii* (Turchetti et al., 2011). Географическая изоляция и суровый климат обуславливают особый ход эволюции организмов на материке, поэтому вероятно обнаружение и других, ранее не известных, таксонов микобиоты (Gostinčar et al., 2010).

В экстремально холодных экосистемах дрожжи могут являться самой устойчивой группой микобиоты (Margesin, Miteva 2011). Во-первых, у них есть широкий спектр ферментов для разложения разнообразных субстратов (Vaz et al., 2011; Carrasco et al., 2012), поэтому они могут существовать да-

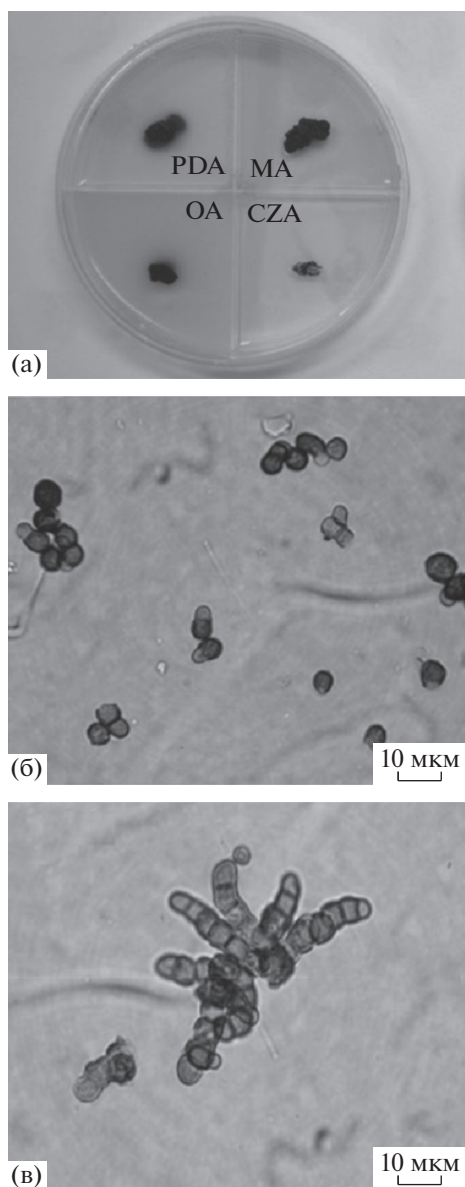


Рис. 2. Мицелиально-дрожжевой диморфизм *Cryomyces antarcticus* по Selbmann et al. (2014). Буквами на рисунке обозначены: а – *Cryomyces antarcticus*, растущий на различных средах; б – дрожжеподобная организация; в – монилиоидные гифы.

же в олиготрофных условиях (Buzzini et al., 2012; Maggi et al., 2013; Nagano et al., 2014; Godinho et al., 2015). Во-вторых, большинство дрожжей относительно быстро растет при низких температурах (Mazur, 1980; Nagano et al., 2014; Panikov, 2014). У них есть ряд криопротекторов, накапливающихся в значительных количествах (Maggi et al., 2013; Panikov, 2014). В дрожжевых клетках, зачастую, более высокое по сравнению с мицелиальными грибами содержание насыщенных жирных кислот и трегалозы – основных агентов, препятствующих замерзанию клеток (Buzzini et al., 2012; Gupta et al., 2015). Дрожжи могут быстрее регулировать содер-

жание этих веществ в клетках, чем мицелиальные грибы, поэтому они лучше адаптированы к резким перепадам температуры (Buzzini et al., 2012; Maggi et al., 2013; Boyce, Andrianopoulos, 2015). В-третьих, многие дрожжи являются осмофилами и галофилами, что позволяет им легче переносить низкую активность воды в Антарктиде (Rothschild, Mancinell, 2001; Connell et al., 2014). В-четвертых, некоторые дрожжи устойчивы к ультрафиолетовому излучению за счет синтеза и накопления каротиноидов и меланинов (Selbmann et al., 2014; Villarreal et al., 2016). Кроме того, у многих психрофильных видов дрожжей одновременно действуют все механизмы адаптации к суровому климату Антарктиды (рис. 2): они обладают белками-антифризами, ферментами, активными при низких температурах (Vaz et al., 2011; Carrasco et al., 2012), повышенным содержанием насыщенных жирных кислот и липидов для понижения температуры замерзания клеток и т.п. (Connell et al., 2014; Boyce, Andrianopoulos, 2015; Villarreal et al., 2016). Также необходимо отметить, что часть изолятов антарктических дрожжей при определенных условиях формируют мицелий (явление мицелиально-дрожжевого диморфизма), с помощью которого им легче колонизировать доступные органические вещества (Branda et al., 2010; Buzzini et al., 2012; Boyce, Andrianopoulos, 2015). Причины мицелиально-дрожжевого диморфизма не ясны. Некоторые исследования показали прямую зависимость между содержанием рамнозы в клетках и их переходом в дрожжевую фазу у микромицетов с бластическим конидиогенезом (Boyce, Andrianopoulos, 2015). Вероятно, экологическая значимость этого феномена значительно больше, чем мы предполагаем (Branda et al., 2010). Ведь при исследовании грибного пула различных экосистем обычно применяют методы, не выявляющие форму жизни микромицета (находится он в природе в виде мицелия, спор или дрожжей). Множество дрожжеподобных грибов обнаружено в экстремальных местообитаниях – скалах, эндолитах, полярных пустынях Арктики и Антарктики (Mergelov et al., 2012; Onofri et al., 2014; Selbmann et al., 2014; Meslier, DiRuggiero, 2019; Oliveira et al., 2019; Coleine et al., 2020). Однако появляется все больше данных о находках этих организмов в биотопах с умеренным климатом (Wei et al., 2015).

В высоких широтах дрожжи наземных экосистем, по-видимому, могут применять одну из двух стратегий выживания. Либо являться эфемерами, быстро развивающимися на легкодоступных субстратах (обычно на мхах или высших растениях) в летний сезон при оттаивании верхних слоев почвы, или продолжать медленный рост круглогодично (Chernov, Marfenina, 2010; da Silva et al., 2019). Это приемлемо для дрожжей, поскольку они одноклеточны, что позволяет уменьшить, по сравнению с мицелиальными формами, вероятность

разрыва клеток при отрицательных температурах (Maggi et al., 2013; Boyce, Andrianopoulos, 2015).

В последнее время выделена специфическая экологическая группа “черных дрожжей”, характерная исключительно для экстремальных местобитаний и открытая совсем недавно (Selbmann et al., 2013, 2014; Onofri et al., 2014). У “черных дрожжей” есть ряд специфических признаков, характерных только для этой группы. Они одновременно формируют как мицелий, так и дрожжеподобные клетки (рис. 2); имеют меристематический (деление клеток в разных плоскостях) мицелий; часто не образуют ни бесполой (конидиеносные структуры), ни половых (аски) органов размножения; синтезируют много меланинов; олиготрофны, могут достаточно долго жить в среде, содержащей мало азота, за счет накопленных запасов; синтезируют широкий набор ферментов, чтобы потреблять трудно разлагаемые субстраты; накапливают высокий уровень трегалозы, многоатомных спиртов и сахаров, как осмопротекторов для переживания засушливых условий; выдерживают высокие и низкие температуры, а также резкие перепады температур, метаболизируя даже при -17°C (Selbmann et al., 2014; Onofri et al., 2014). Черные литобионтные грибы — экстремотолерантная группа организмов, часто встречающихся в высокогорьях, пустынях, полярных областях, на бесплодных горных породах. Они являются одними из “пионерных организмов”, участвующих в формировании первичных почв (Мергелов и др., 2012; Onofri et al., 2014). Эта группа микромицетов в Антарктиде распространена в почвах сухих долин и горных породах, представлена родами *Aureobasidium*, *Dioszegia*, *Exophiala*, *Friedmanniomyces*, *Hortaea* и др. (Connell et al., 2006; Selbmann et al., 2013). “Черные дрожжи” переходят в дрожжевую или в мицелиальную стадию в зависимости от условий среды — при резком изменении температуры или pH, при сильном облучении УФ или другой ионизирующей радиацией. Среди черных литобионтных грибов много психро- и термотолерантов. Предположительная экологическая роль “черных дрожжей” состоит в защите других членов эндолитных сообществ от негативных факторов — перепады температур, УФ, высыхание и др.) (Selbmann et al., 2014; Meslier, DiRuggiero, 2019; Oliveira et al., 2019; Coleine et al., 2020). Часто они являются основной составной частью эндолитных сообществ, формируя мутуалистические связи с бактериями и водорослями (Wei et al., 2015; Meslier, DiRuggiero, 2019; Oliveira et al., 2019; Coleine et al., 2020).

ПРОБЛЕМА ЭНДЕМИЗМА МИКОБИОТЫ АНТАРКТИДЫ

Поиск новых для науки микроорганизмов в Антарктиде вполне обоснован, так как материк

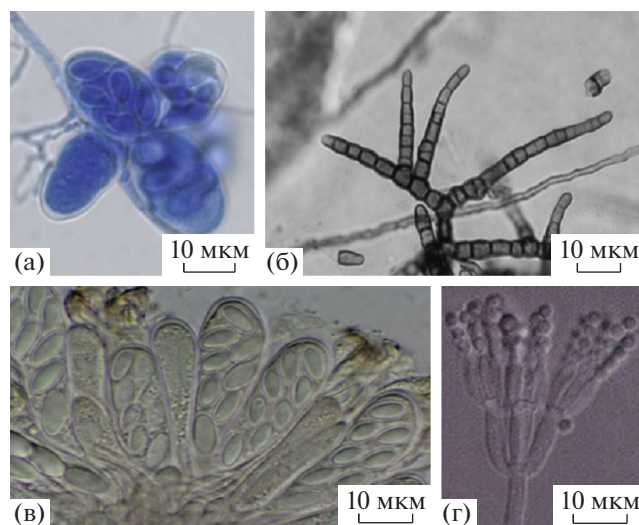


Рис. 3. Грибы — эндемики Антарктиды: а — *Antarctomyces pellizariae* по de Menezes et al. (2017); б — *Friedmanniomyces simplex* по Selbmann et al. (2014); в — *Thelebolus microsporus* по Anupama et al. (2011); г — *Penicillium antarcticum* по Park et al. (2014).

длительное время был изолирован от других континентов, имеет чрезвычайно суровые климатические условия, и эволюция здесь шла особым путем (Vincent, 2000; Onofri et al., 2007; Brunati et al., 2009; Hassan et al., 2016; Cox et al., 2019). В Палеозое и Мезозое, когда Антарктида была близка к экватору, разнообразие грибов материка, по-видимому, было значительно выше, чем сейчас и максимално за всю историю Земли (Arenz et al., 2014). Согласно сегодняшним прогнозам, в связи с глобальным потеплением климата, разнообразие микобиоты в Антарктиде возрастет на 20–27% (Newsham et al., 2015). В последнее время молекулярными методами подтверждено наличие в Антарктиде новых эндемичных видов и даже родов микобиоты (рис. 3): *Antarctomyces pellizariae*, *A. psychrotrophicus*, *Cryomyces antarcticus*, *Friedmanniomyces simplex*, *F. endolithicus*, *Metschnikowia australis*, *Mortierella antarctica*, *Penicillium antarcticum*, *P. taradochryso-genum*, *Thelebolus balaustiformis*, *T. ellipsoideus*, *T. globosus*, и *T. spongiae* (Rosa et al., 2019).

В то же время недавно появились данные об обнаружении многих антарктических эндемиков в удаленных друг от друга регионах мира с очень холодным климатом (Арктике, высокогорьях и т.д.) (Vincent, 2000). Так, из субстратов Гималаев выделены: *Penicillium antarcticum*, *P. luteum*, *P. olivaceum*, *Thelebolus ellipsoideus*, *T. globosum*, *T. microsporus*, *T. psychrophilum* (Anupama et al., 2011; Hassan et al., 2016); из Тибета и высокогорий Китая — *Cadophora luteo-olivacea*, *Psychrophila antarctica* (Wang et al., 2015); из льдов Шпицбергена — *Cryptococcus adeliensis* (Butinar et al., 2007), а из морских вод у Кореи — *Penicillium antarcticum* (Park et al., 2014). Поэтому эндемичными эти виды формально назы-

вать уже нельзя. С другой стороны, есть факты, свидетельствующие об ограниченности ареалов распространения многих психротолерантных микроорганизмов (Taylor et al., 2006; Adams et al., 2013). Часть микробиологов полагают лимитировать их полярными областями, поэтому в последнее время формулируется концепция “биополярного эндемизма” (Cox et al., 2016, 2019). Исследование таксономического разнообразия микроорганизмов, обитающих в изолированных друг от друга, но имеющих сходный климат регионах (например, Арктики и Антарктики) поможет выявить наиболее интересные и простые закономерности их биогеографии (Cowan Don, 2014; Cox et al., 2016; Pinseel et al., 2017). Подобие структуры полярных экосистем и колоссальные расстояния между ними обеспечат возможность проверить эффекты экологической фильтрации и ограниченные распространения микроорганизмов в природе (Cox et al., 2016), а также выявить сходство или различия микробных сообществ (Ricklefs, 2004).

В связи с изменением климата, ветры и течения, а также пути миграции птиц, морских млекопитающих и рыб становятся другими (Vincent, 2000; Furbino et al., 2014; Cox et al., 2019; Kochkina et al., 2019). Кроме того, влияние людей на Антарктиду год от года все интенсивней и шире. Вместе с ними на континент заносятся инвазивные виды (Vincent, 2000; Kochkina et al., 2019). Так, в последние годы в составе грибных сообществ материка, преимущественно, в антропогенных субстратах, выявляют все большее количество космополитных таксонов (Власов и др., 2012; Kochkina et al., 2019; Cox et al., 2019). *Aspergillus* обнаруживают на материке в орнитогенных почвах и на растениях (Arenz et al. 2014; Godinho et al., 2015); *Cladosporium* – в почвах сухих долин Мак-Мердо (Arenz et al., 2014); *Mortierella* – приурочены к антарктическим мхам (Tosi et al., 2002; Melo et al., 2014) и ризосфере единственных цветковых растений (Gomes et al., 2019); *Pseudogymnoascus* – имеет широкое географическое распространение в холодных экосистемах, включая антарктические почвы (Arenz, Blanchette, 2011; Godinho et al., 2015; Gonçalves et al., 2015; Gomes et al., 2019). Однако, ввиду преобладания низких температур, факт обнаружения еще не доказывает развитие космополитных микромитозов в Антарктиде *in situ*. Вполне возможно, что на материке происходит лишь сохранение жизнеспособности спорул заносных видов. Это предположение основано на двух фактах. Во-первых, существуют работы (Adams et al., 2013), показывающие возможность длительного сохранения в воздухе спорул мелкоспоровых грибов, которые, зачастую и являются эвритопными. Во-вторых, температурные оптимумы почти всех инвазивных видов, которые часто мелкоспоровые, обычно не ниже 20°C (Vincent, 2000; Kochkina et al., 2014). В Антарктиде же такие тем-

пературы встречаются достаточно редко и их продолжительность невелика (Abramov et al., 2011). Поэтому мы можем допустить, что заносные микромитозы, в отличие от психротолерантных стенохолодных видов, не являются активным компонентом ценозов материка.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ АДАПТАЦИИ ГРИБОВ К НИЗКИМ ТЕМПЕРАТУРАМ

Существование микроорганизмов при отрицательных температурах не лабораторный феномен, а обычное природное явление (Panikov, 2014). В ходе длительной эволюции они, и грибы, в частности, смогли выработать ряд адаптаций к этим условиям. Такие адаптации можно разделить на экологические и физиологические (рис. 4). К экологическим адаптациям можно отнести одну из стратегий развития: эфемерный или сбалансированный (экономный) рост. Какой-то промежуточный вариант существования микобиоты в условиях чрезвычайно короткого полярного лета, скорее всего, невозможен. При сбалансированном развитии грибы, вероятно, вынуждены расти в олиготрофных условиях, не выдерживая конкуренции за субстрат с эфемерами. Таким олиготрофным субстратом зачастую становятся местные горные породы, для колонизации которых литобионтной микобиоте приходится использовать меристематический и дрожжеподобный рост (Selbmann et al., 2013). Ввиду того, что все грибы являются гетеротрофами, в Антарктиде им приходится входить в лишайниковый и эндолитный симбиозы, где микобота выполняет важные экологические функции, необходимые для выживания всего сообщества в целом (Yung et al., 2014; Archer et al., 2017; Coleine et al., 2018, 2020). Обилие ионизирующего излучения в полярных широтах и высокогорьях лимитирует жизнедеятельность многих групп местных микроорганизмов (Singh et al., 2011; Villarreal et al., 2016). Однако в таких экосистемах преобладают меланизированные грибы, пигменты которых эффективно поглощают опасное ультрафиолетовое излучение (Singh et al., 2011; Selbmann et al., 2013, 2014). До сих пор точно не известно, почему в экстремальных экосистемах распространено олиго- и монодоминирование тех или иных микроорганизмов. Это можно объяснить, в том числе, синтезом антагонистических веществ, подавляющих жизнедеятельность конкурентов (Wei et al., 2015). В то же время пока не доказан синтез антиметаболитов *in situ* в субстратах Антарктики. Многие авторы отмечают, что для выживания в экстремально холодных экосистемах микроорганизмам приходится быть одновременно не только психрофилами, но и осмофилами, галофилами и олиготрофами (Gostinčar et al., 2009). Это обусловлено низкой активностью воды при вымораживании, часто высоким содержи-

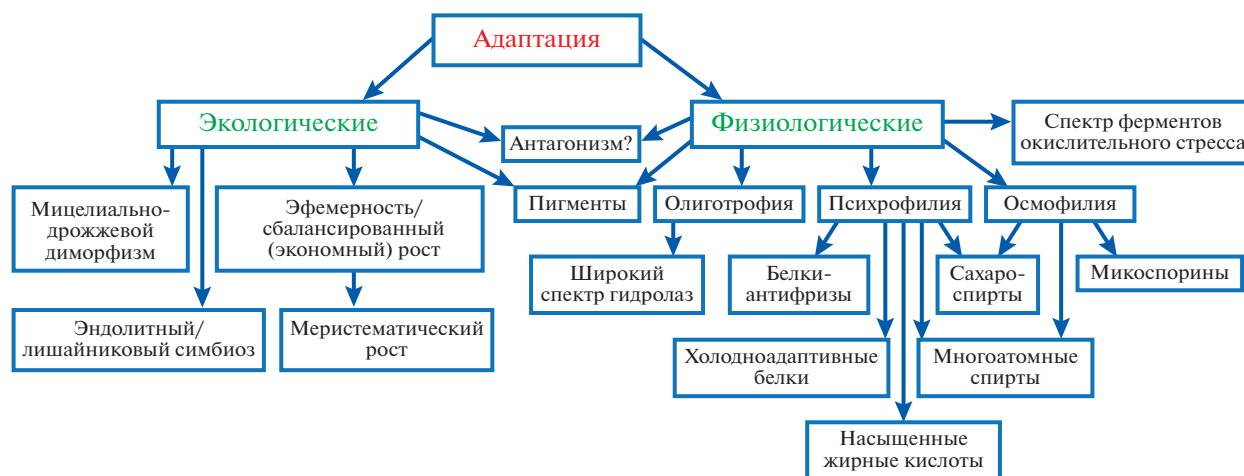


Рис. 4. Адаптации микобиоты Антарктиды к экстремальным условиям.

ем легкорастворимых солей и малым (иногда следовым) количеством органики в оркужающей среде. Кроме того, микроорганизмы экстремально холодных экосистем для успешного выживания должны обладать широким спектром ферментов для извлечения питательных элементов практически из любого субстрата (Panikov et al., 2006) и иметь ряд криопротекторов – сахароспирты, многоатомные спирты, белки-антифризы и т.д.) (Fenice et al., 1997; Gesheva, 2010; Mojib et al., 2011; Dolev et al., 2016). Только при соблюдении всех этих условий возможно обеспечение выживания микроорганизмов полярных и высокогорных биотопов (Maggi et al., 2013).

При небольших отрицательных температурах в почвах доминируют микромицеты (обычно *Geotycus pannorum*) и дрожжи (представители родов *Leucosporidium*, *Cryptococcus*, *Mrakia*), а не бактерии (Panikov, 2014). Есть исследования, посвященные измерению эмиссии CO₂ (обусловленная в основном деятельностью грибов) из почв под снежным покровом, имеющих температуру до –39°C (Oechel et al., 1997, Panikov et al., 2006). Для некоторых чистых культур из экстремально холодных местообитаний достоверно показан метаболизм при отрицательных температурах при –2°C для *Cladosporium cladosporioides*, *C. herbarum*, *Cado-phora* sp., *Penicillium crustosum*, *P. brevicompactum*, –6°C для *C. herbarum*, –10°C для *C. cladosporioides* (Onofri et al., 2004) и даже при –12°C (Mazur, 1980). У таких штаммов иногда обнаруживают специфические метаболиты – ферменты, активные при низких температурах; белки-антифризы и др., иногда и морфологические отличия – дрожжеподобный рост; обильные синнемы и др. (Gostinčar, 2012). Часть таких штаммов может продуцировать ценные для биотехнологии физиологически активные вещества и антибиотики (Gupta et al., 2015; Rosa et al, 2019).

Многие микроорганизмы холодных экосистем являются психротолерантными и психрофильными. К последним относятся организмы, способные метаболизировать при температурах не выше 20°C и имеющих оптимум роста при 15°C или ниже (Cavicchioli et al., 2002; Bratchkova, Ivanova, 2011). Для психротолерантов верхняя температурная граница жизни и оптимальная температура на пять градусов выше, чем у психрофилов. Как ни странно, даже в экстремально холодных экосистемах много не психрофилов, а психротолерантов (Кочкина и др., 2011). Вероятно, такие данные связаны с тем, что на искусственных питательных средах физиология микроорганизмов меняется по сравнению с той, какой они обладают в природных местообитаниях (Buzzini et al., 2012; Maggi et al., 2013). В умеренных и тропических широтах психрофилы также встречаются, хотя являются минорным компонентом микробсообществ (Buzzini et al., 2012) в связи с тем, что имеют более низкую ферментативную и транспортную активность (Fenice et al., 1997; Gesheva, 2010; Buzzini et al., 2012).

Многие грибы экстремально холодных экосистем могут легко преодолевать такие неблагоприятные факторы, губительные для других организмов, как быстрые циклы замораживания-оттаивания, низкие отрицательные температуры, повышенный уровень УФ, иссушение, и засоление (Robinson, 2001; Onofri et al., 2004; Selbmann et al., 2014). Механизмы адаптаций психрофилии до конца еще не раскрыты, хотя известно, что у психротолерантных штаммов всегда много сахароспиртов, многоатомных спиртов, белков-антифризов и ферментов, работающих при низких температурах (Weinstein et al., 2000; Robinson, 2001). Одна из адаптаций психрофильных грибов, дающих возможность роста при отрицательных температурах – накопление насыщенных жирных кислот в клетке, которые увеличивают текучесть цитоплаз-

мы. Например, антарктические штаммы *Cadophora fastigiata*, *Geomyces pannorum*, *Mortierella alpina* и *M. antarctica* синтезируют значительное количество арахиноновой и линолевой жирных кислот (Maggi et al., 2013). У микобиоты холодных местообитаний накапливаются специфические фосфолипиды и липиды в клеточных мембранах, действующие как антифризы (Weinstein et al., 2000; Maggi et al., 2013; Gupta et al., 2015). Значительная часть авторов считает основным криопротектором у грибов трегалозу (Kochkina et al., 2011).

Есть ряд предпосылок считать, что мицелиальные грибы и дрожжи лучше, чем другие сапротрофы адаптированы к существованию в экстремально холодных биогеоценозах (Panikov, 2014). Во-первых, у грибов есть мицелий (а у некоторых дрожжей — псевдомицелий), с помощью которого они могут искать благоприятные микрзоны в таких субстратах, как почвы и грунты. Грибы успешнее и быстрее бактерий осваивают указанные гетерогенные среды. Во-вторых, микобиота дает резкий и быстрый экспоненциальный рост (по сравнению с бактериями и археями) при небольших отрицательных температурах, а также лучше бактерий переживают частые циклы замораживания и оттаивания (Sharma et al., 2006). В-третьих, обычно грибы хорошо адаптированы сразу ко многим стрессам (низкие температуры, влажность и количество органики, высокие дозы УФ и т.п.), а бактерии — более узкоспециализированны по отношению к стрессам (например, только к высокому содержанию солей; только к низкому рН и т.д.), чем грибы (Panikov, 2014). Поскольку при отрицательных температурах резко снижается доступность воды для организмов (осмотический стресс), велика роль ксерофилии для психрофилов. Среди антарктической микобиоты много ксерофитных штаммов, адаптированных к низкой активности воды (Frisvad, 2008): оптимум a_w для *Aspergillus sydowii* и *A. versicolor* — 0.78, для *Penicillium aurantiogriseum* — 0.79, для *Geomyces pannorum* — 0.89 (Onofri et al., 2004). В-четвертых, рост, развитие и обмен веществ грибов (в особенности, дрожжей) при низких температурах более сбалансирован, чем у бактерий. Эта адаптация позволяет грибам более экономно потреблять энергию из бедных субстратов, которые преобладают в холодных ценозах (Panikov, 2014). Кроме того, микобиота экстремально холодных местообитаний, в отличие от ряда бактерий, часто имеет ряд ферментов, активно работающих и при околонулевых температурах. Поэтому именно грибы и дрожжи наиболее важны в круговороте углерода низкотемпературных экосистем (Singh et al., 2014; Gupta et al., 2015). Еще одним преимуществом психрофильных грибов перед бактериями является синтез микоспоринов, играющих важную роль в защите от УФ-излучения и иссушения (Gorbushina et al., 2003; Kogej et al., 2006). Например, много

микоспоринов обнаружено у антарктических штаммов *Trichothecium roseum* и *Rhodotorula* sp. (Hassan et al., 2016). У психрофильных штаммов часто отмечают увеличение количества супероксиддисмутазы, уменьшающей окислительный стресс при низких температурах (Maggi et al., 2013).

БИОТЕХНОЛОГИЧЕСКИЙ ПОТЕНЦИАЛ ШТАММОВ ГРИБОВ ЭКСТРЕМАЛЬНО ХОЛОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Штаммы микромицетов из экстремальных местообитаний часто синтезируют метаболиты (ферменты, антибиотики, пептиды, токсины и др.), представляющие большой интерес для биотехнологии (Brunati et al., 2009; Bratchkova, Ivanova, 2011; Pudasaini et al., 2017). Наибольший биотехнологический потенциал среди изолятов экстремальных экосистем, вероятно, имеют полярные штаммы (Fenice et al., 1997, 2012; Tschерko et al., 2003; Gesheva, 2010; Tosi et al., 2010; Bratchkova, Ivanova, 2011; Vaz et al., 2011; Buzzini et al., 2012; Carrasco et al., 2012; Loperena et al., 2012). Например, антарктический штамм *Cladosporium cladosporioides* продуцирует такие ингибиторы протеинкиназ, как кальфостины и изокладоспорины; *Penicillium islandicum* может синтезировать исландицин, эмодин, эндокроцин, скайрин, а также множество токсинов; гренландский штамм *P. griseofulvum* продуцирует гризеофульвин, роквифортин и чаноклавин; *P. coprobium* из Арктики имеет следующие ценные вторичные метаболиты: стирены, патулин, циклопиамин, неоксалин (Bratchkova, Ivanova, 2011). Из-за изолированности Антарктиды от других материков и чрезвычайно суровых климатических условий, биотехнологический потенциал микромицетов раскрыт здесь не полностью (Gonçalves et al., 2015).

Большинство работ по анализу ферментативной активности микобиоты Антарктиды проведено в отношении экзоферментов. Статей по их качественной оценке непосредственно в почвах материка — единицы (Tschерko et al., 2003), а по чистым культурам — десятки (табл. 4). Особенно подробно проанализированы культуральные липазы и амилазы (Loperena et al., 2012; Carrasco et al., 2012), причем, преимущественно, для дрожжей, а не мицелиальных форм (Tanino et al., 2009). *Thelebolus microsporus*, *Rhodotorula glacialis*, *Rh. psychrophenolica* имеют альфа-амилазы, работающие в диапазоне от 4 до 20°C (Singh et al., 2014). Значительная часть психротолерантных дрожжей имеет высокую липазную активность при низких температурах (Tanino et al., 2009), а антарктический штамм *Cryptococcus gilvescens* — амилазную активность при низких температурах. Много ценных для промышленности липаз у высокоширотных штаммов *Aspergillus versicolor*, *Alternaria* sp., *Clado-*

Таблица 4. Биотехнологически ценные ферменты и антагонистические метаболиты антарктических штаммов микроорганизмов

Метаболит	Штамм, род/вид	Локация	Библиографическая ссылка
уреазы, ксиланазы, фосфотазы, сульфатазы	Общая активность ферментов в почве	Субантарктика (о. Кинг-Джордж)	Tscherko et al. (2003)
целлюлазы	<i>Alternaria</i> sp., <i>Arthrobotryx ferox</i> , <i>Cadophora talorum</i> , <i>Chaetomium</i> sp., <i>Cladosporium cladosporioides</i> , <i>C. oxysporum</i> , <i>Geomyces</i> sp., <i>Penicillium expansum</i> , <i>P. roqueforti</i>	Восточная Антарктида (сухие долины Мак-Мердо, мыс Эванс)	Duncan et al. (2008); Tanino et al. (2009);
липазы и амилазы	<i>Aspergillus versicolor</i> , <i>Alternaria</i> sp., <i>Candida antarctica</i> , <i>Cryptosporascus gihvescens</i> , <i>Geomyces pannorum</i> , <i>Thelebolus microsporus</i> , <i>Rhodotorula glacialis</i> , <i>R. psychrophenolica</i> <i>Cladosporium cladosporioides</i> , <i>Phoma sorghina</i>	Восточная Антарктида (Земля Виктории, Бухта Терра Нова)	Fenice et al. (1997); Tanino et al. (2009); Singh et al. (2014)
хитиназы, гемицеллюлазы (манназы и ксиланазы)	<i>Alternaria alternata</i> , <i>Lecanicillium muscarium</i> , <i>Penicillium</i> spp., <i>Phoma</i> sp., <i>Trichoderma</i> sp.	Субантарктика (о. Виндмилл)	Bradner et al. (1999); Fenice et al. (2012)
ксилазы	<i>Cryptosporascus adeliensis</i> , <i>C. aerius</i> , <i>C. albidus</i> , <i>C. antarcticus</i> , <i>C. bhutanensis</i> , <i>C. diffluens</i> , <i>C. elinovii</i> , <i>C. friedmannii</i> , <i>C. fuscescens</i> , <i>C. kuetzingii</i> , <i>C. vishniacii</i> , <i>C. albidosimilis</i>	Восточная Антарктида (Земля Адели)	Scorzetti et al. (2000)
уреазы, протеазы	<i>Alternaria</i> sp., <i>Arthrobotryx ferox</i> , <i>Aspergillus ustus</i> , <i>Cryptosporascus gihvescens</i> , <i>Geomyces pannorum</i> var. <i>pannorum</i> , <i>Glaciozyma martini</i> , <i>G. watsonei</i> <i>Mrakia gelida</i> , <i>Rhodotorula laryngis</i> , <i>Vericillium lecanii</i>	Восточная Антарктида (Земля Виктории, Бухта Терра Нова)	Turchetti et al. (2011); Tanino et al. (2009)
фосфотазы	<i>Aspergillus niger</i> , <i>Aureobasidium</i> sp., <i>Aureobasidium pullulans</i> , <i>Botrytis verrucosa</i> , <i>Chryso sporium pannorum</i> , <i>Cladosporium chlorocephalum</i> , <i>C. cladosporioides</i> , <i>Fusarium oxysporum</i> , <i>Geomyces pannorum</i> , <i>Microdochium</i> sp., <i>Mortierella</i> sp., <i>M. alpina</i> , <i>M. schmuckeri</i> , <i>M. simplex</i> , <i>Mrakia</i> sp., <i>Mucor hiemalis</i> , <i>Penicillium</i> sp., <i>P. citrinum</i> , <i>P. frequentans</i> , <i>P. rugulosum</i> , <i>Phialophora</i> sp., <i>Phoma</i> sp., <i>Pithomyces chartarum</i> , <i>Trichosporiella cerebriiformis</i>	Восточная Антарктида (Земля Виктории, Бухта Терра Нова)	Tanino et al. (2009); Gupta et al. (2015); Gawas-Sakha-Ikar et al. (2012)
супероксиддисмутаза и каталазы	<i>Penicillium</i> sp., <i>P. frequentans</i> , <i>P. olsonii</i> , <i>P. waksmanii</i> , <i>Cladosporium cladosporioides</i> , <i>C. oxysporum</i> , <i>Episoccum nigrum</i> , <i>Aspergillus glaucus</i>	Субантарктика (о. Ливингстон; о. Десепшн, о. Кинг-Джордж, о. Элефант)	Gocheva et al. (2009); Tosi et al. (2010)
“амфотерицин В”	<i>Penicillium nalgioense</i>	Субантарктика (о. Паулете)	Svahn et al. (2015)
“геомицин А, В”, “геомицин С”	<i>Geomyces</i> sp.	Субантарктика (о. Кинг-Джордж)	Li et al. (2008)
исландицин, эмодин, эндокротин, скайрин, хризифанол и др.	<i>Cladosporium cladosporioides</i> , <i>Penicillium islandicum</i> , <i>P. griseofulvum</i>	Обзор по ценным метаболитам полярных штаммов микроорганизмов	Bratchkova, Ivanova (2011)

sporium cladosporioides и *Phoma* sp. (Fenice et al., 1997). Нередко изучается и фосфатазная активность дрожжей экстремально холодных биотопов. Например, антарктический штамм *Mrakia* sp. показал высокие значения по этому параметру при температурах от 4 до 15°C (Gupta et al., 2015), а у психротолерантных *Aspergillus niger* и *Penicillium citrinum* выявлена работа фосфатаз даже при околонулевых температурах (Singh et al., 2011, Gawas-Sakhalkar et al., 2012). Относительно часто изучались хитиназы и гемицеллюлазы — манназы и ксиланазы (Bradner et al., 1999; Fenice et al., 2012). Кроме того, есть данные о термостабильных ксиланазах у микобиоты холодных биотопов (Scorzetti et al., 2000). Очень мало исследований посвящено таким важным для функционирования экосистем экзоферментам полярных штаммов грибов, как целлюлазы и эстеразы (Vaz et al., 2011). Так, *Cladosporium oxysporum* и *Geomyces* sp. из сухих долин МакМердо (Антарктида) имеют целлюлазы, хорошо работающие при 4°C (Duncan et al., 2008). В значительной части этих работ результаты оценены лишь качественно на питательных средах, а не количественно (Krishnan et al., 2019; Duncan et al., 2006). Важно также иметь сведения о разложении сложного по строению, но распространенного в мире полимера — лигнина, в экстремально холодных экосистемах. Сейчас нет данных, подтверждающих наличие лигнинолитической активности у штаммов микромицетов и дрожжей, выделенных из Антарктиды (Loregena et al., 2012). Это, вероятно, связано с отсутствием нативной древесины на континенте. Известно, что часть ферментов, полученных из психротолерантов и психрофилов, могут быть активны в широком диапазоне температур. Например, у выделенной с ледников микобиоты (*Aspergillus ustus*, *Cryptococcus gilvescens*, *Mrakia gelida* и *Rhodotorula laryngis*) отмечены протеазы, активные в диапазоне от 4 до 50°C (Turchetti et al., 2011). В то же время, по эндоферментам антарктических штаммов микобиоты опубликовано мало статей. Изучались, в первую очередь, антиоксидантные (супероксиддисмутазы и каталазы) энзимы (Gocheva et al., 2009; Tosi et al., 2010), имеющие важное значение в стрессорных условиях с чрезвычайно низкими температурами и высоким уровнем УФ-излучения, резко повышающие количество активных форм кислорода в клетке.

Исследователи все чаще ищут продуцентов антибиотиков в экстремальных местообитаниях, поскольку у таких штаммов часто обнаруживают отличные от обычных, пути метаболизма и, в конечном итоге, новые биологически активные элементы (Santiago et al., 2015). Большинство антибиотиков получено из почвенных штаммов микромицетов полярных экосистем (Kawaguchi et al., 2013). Поэтому для поиска новых веществ данного класса, изоляты этой среды обитания наиболее перспективны. Возможности синтеза антибиоти-

ков у микромицетов с пониженным температурным оптимумом плохо изучены, поскольку тесты на такую способность проводят с термотолерантными культурами. Несмотря на это, изоляты микроорганизмов чрезвычайно холодных экосистем являются объектами поиска новых антибиотиков (Tosi et al., 2010). Такие исследования проведены, в основном, в отношении антарктических штаммов бактерий (Gesheva, 2010; Tomova et al., 2015), в то время как микромицетам субстратов Антарктиды до последних лет почти не уделялось внимания (Wei et al., 2015). Кроме того, значительная часть работ посвящена изучению антагонистической активности микромицетов морских, а не более перспективных в данном ракурсе, наземных экосистем (Furbino et al., 2014; Henríquez et al., 2014).

На настоящий момент выделено немного чистых антибиотиков и токсинов из полярных штаммов микромицетов. Большинство из них относятся к роду *Penicillium* (Brunati et al., 2009). Например, субантарктический изолят *P. nalgiovense* синтезировал противогрибное соединение полиенолового ряда “амфотерицин В” (Svahn et al., 2015), а *Geomyces* sp. 2481 — антимикотик “геомицин В” и противобактериальный “геомицин С” (Li et al., 2008). *P. islandicum* из антарктических биотопов продуцирует целый ряд биохимически ценных антиметаболитов: исландицин, эмодин, эндокроцин, скайрин, флавоскайрин, руброскайрин, хризофанол, розеоскайрин, иридискайрин (Bratchkova, Ivanova, 2011). Считается, что антибиотики, полученные из психрофильных и психротолерантных штаммов, несколько отличаются от продуцируемых аналогов мезофильными штаммами (Sánchez et al., 2008). Этот факт, безусловно, важен в борьбе с толерантными формами патогенных микроорганизмов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, микобиота Антарктиды имеет свои экологические особенности. Грибы материка являются основой существования местных эндолитных сообществ и альгобактериальных матов. В Антарктиде преобладают не *Basidiomycota*, как на остальных континентах, а *Ascomycota*. По молекулярно-биологическим методам в Антарктиде доминируют роды: *Aureobasidium* (32%), *Cladosporium* (15%), *Malassezia* (10%), *Exophiala* (10%), *Nigrospora* (6%), *Cadophora* (6%), *Hortaea* (4%), *Rhodotorula* (4%), *Toxicocladosporium* (2%), а согласно классическому микробиологическому соотношению иные: *Geomyces* (29%), *Thelebolus* (24%), *Cladosporium* (12%), *Cadophora* (9%), *Phoma* (7%), *Penicillium* (6%), *Antarctomyces* (5%), *Cryptococcus* (4%), *Rhodotorula* (2%), *Mrakia* (2%). Для некоторых аквальных и скальных биотопов Антарктиды характерно преобладание дрожжей и грибов с микелиально-дрожжевым диморфизмом (предста-

вители родов *Bullera*, *Bulleromyces*, *Candida*, *Cryptococcus*, *Cystofilobasidium*, *Dioszegia*, *Hyphozyma*, *Leucosporidiella*, *Leucosporidium*, *Mrakia*, *Rhodotorula*, *Sporobolomyces* и *Trichosporon*, а также группа “черных дрожжей”, в том числе родов *Exophiala*, *Friedmanniomyces*, *Hortaea*). В Антарктиде выявлен ряд эндемичных видов микобиоты: *Antarctomyces pellizariae*, *A. psychrotrophicus*, *Cryomyces antarcticus*, *Friedmanniomyces simplex*, *F. endolithicus*, *Metschnikowia australis*, *Mortierella antarctica*, *Penicillium antarcticum*, *P. tardochryso-genum*, *Thelebolus balaustiformis*, *T. ellipsoideus*, *T. globosus*, и *T. spongiae*. Однако в последние годы имелись единичные находки эндемиков материка в Арктике, поэтому некоторые исследователи предложили термин “биполярный эндемизм”. Микобиота Антарктиды имеет широкий спектр экологических (пигментация, мицелиально-дрожжевой диморфизм, меристематический рост, эфемерность/сбалансированное развитие, вхождение в лишайниковый и эндолитные симбиозы и др.) и физиологических (олиготрофия, психрофилия, осмофилия, спектр ферментов окислительного стресса, белки-антифризы, повышенное содержание сахара-спиртов, многоатомных спиртов, микоспоринов, насыщенных жирных кислот и др.) адаптаций к суровым полярным условиям. Вероятно, по этой причине многие антарктические штаммы микромицетов и дрожжей способны синтезировать метаболиты, ценные для биотехнологии.

Исследование выполнено при поддержке проекта РФФИ № 20-04-00328 (“Экологические и физиологические адаптации грибов к низким температурам; биотехнологический потенциал штаммов грибов экстремально холодных экосистем”), а также при поддержке проекта РНФ № 20-17-00212 (“Обобщение материала по грибам в супрагляциальной зоне ледников”).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Adams R.I., Miletto M., Taylor J.W. et al.* Dispersal in microbes: fungi in indoor air are dominated by outdoor air and show dispersal limitation at short distances. *The ISME Journal*. 2013. V. 7 (7). P. 1262–1273. <https://doi.org/10.1038/ismej.2013.28>
- Alias S.A., Smykla J., Ming C.Y. et al.* Diversity of microfungi in orthogenic soils from Beaufort Island, continental Antarctica. *Czech Polar Report*. 2013. V. 3 (2). <https://doi.org/10.5817/CPR2013-2-15>
- Almeida L.F.J., Prater I., Hurtarte L.C.C. et al.* Living vs. dead moss in Antarctica – how vegetation and seabirds determine soil organic matter distribution and composition. *Geophysical Research Abstracts*. 2019. V. 21. P. 1–11.
- Alves I.M., Gonçalves V.N., Oliveira F.S. et al.* The diversity, distribution, and pathogenic potential of cultivable fungi present in rocks from the South Shetlands archipelago, Maritime Antarctica. *Extremophiles*. 2019. V. 23 (3). P. 327–336. <https://doi.org/10.1007/s00792-019-01086-8>
- Antony R., Sanyal A., Kapse N. et al.* Microbial communities associated with Antarctic snow pack and their biogeochemical implications. *Microbiol Res*. 2016. V. 192. P. 192–202. <https://doi.org/10.1007/s00792-019-01086-8>
- Anupama P.D., Praveen K.D., Singh R.K. et al.* A psychrophilic and halotolerant strain of *Thelebolus microsporus* from Pangong Lake, Himalaya. *Mycosphere*. 2011. V. 2 (5). P. 601–609. <https://doi.org/10.5943/mycosphere/2/5/10>
- Archer S.D., de los Ríos A., Lee K.C. et al.* Endolithic microbial diversity in sandstone and granite from the McMurdo Dry Valleys, Antarctica. *Polar Biol*. 2017. V. 40 (5). P. 997–1006. <https://doi.org/10.1007/s00300-016-2024-9>
- Arenz B.E., Blanchette R.A., Farrell R.L.* Fungal diversity in Antarctic soils. *Antarctic terrestrial microbiology*. Springer, Berlin, Heidelberg. 2014. P. 35–53. https://doi.org/10.1007/978-3-642-45213-0_3
- Arenz B.E., Held B.W., Jurgens J.A. et al.* Fungal diversity in soils and historic wood from the Ross Sea Region of Antarctica. *Soil Biol. Biochem*. 2006. V. 38 (10). P. 3057–3064. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2006.01.016>
- Baeza M., Barahona S., Alcaino J. et al.* Amplicon-metagenomic analysis of fungi from Antarctic terrestrial habitats. *Front Microbiol*. 2017. V. 8. P. 2235. https://doi.org/10.1007/978-3-642-45213-0_3
- Ball B.A., Adams B.J., Barrett J.E. et al.* Soil biological responses to C, N and P fertilization in a polar desert of Antarctica. *Soil Biol. Biochem*. 2018. V. 122. P. 7–18. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.03.025>
- Blanchette R.A., Held B.W., Arenz B.E.* An Antarctic hot spot for fungi at Shackleton’s historic hut on Cape Royds. *Microb. Ecol*. 2010. V. 60. P. 29–38. <https://doi.org/10.1007/s00248-010-9664-z>
- Blanchette R.A., Held B.W., Jurgens J.A. et al.* Wood-destroying soft rot fungi in the historic expedition huts of Antarctica. *Appl Environ Microbiol*. 2004. V. 70. P. 1328–1335. <https://doi.org/10.1128/AEM.70.3.1328-1335.2004>
- Bloem J., Bolhuis P.R., Veninga M.R. et al.* Microscopic methods for counting bacteria and fungi in soil. *Methods in applied soil microbiology and biochemistry*. 1995. P. 162–173.
- Bockheim J.G., Munroe J.S.* Organic carbon pools and genesis of alpine soils with permafrost: a review. *Arctic, antarctic, and alpine research*. 2014. V. 46 (4). P. 987–1006. <https://doi.org/10.1657/1938-4246-46.4.987>
- Borruso L., Sannino C., Selbmann L. et al.* A thin ice layer segregates two distinct fungal communities in Antarctic brines from Tarn Flat (Northern Victoria Land). *Scientific Rep*. 2018. V. 8 (1). P. 1–9. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-25079-3>
- Boyce K.J., Andrianopoulos A.* Fungal dimorphism: the switch from hyphae to yeast is a specialized morphogenetic adaptation allowing colonization of a host. *FEMS microbiology reviews*. 2015. V. 39 (6). P. 797–811. <https://doi.org/10.1093/femsre/fuv035>
- Bradner J.R., Sidhu R.K., Gillings M. et al.* Hemicellulase activity of antarctic microfungi. *Journal of applied micro-*

- biology. 1999. V. 87 (3). P. 366–370.
<https://doi.org/10.1023/A:1008855406319>
- Brady A.L., Goodial J., Sun H.J. et al.* Variability in carbon uptake and (re) cycling in Antarctic cryptoendolithic microbial ecosystems demonstrated through radiocarbon analysis of organic biomarkers. *Geobiology*. 2018. V. 16. P. 62–79.
<https://doi.org/10.1111/gbi.12263>
- Branda E., Turchetti B., Diolaiuti G. et al.* Yeast and yeast-like diversity in the southernmost glacier of Europe (Calderone Glacier, Apennines, Italy). *FEMS Microbiol. Ecol.* 2010. V. 72 (3). P. 354–369.
<https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2010.00864.x>
- Bratchkova A., Ivanova V.* Bioactive metabolites produced by microorganisms collected in Antarctica and the Arctic. *Biotechnol. and Biotechnological Equipment*. 2011. V. 25 (1). P. 1–7.
<https://doi.org/10.5504/BBEQ.2011.0116>
- Bridge P.D., Newsham K.K.* Soil fungal community composition at Mars Oasis, a southern maritime Antarctic site, assessed by PCR amplification and cloning. *Fungal Ecol.* 2009. V. 2. P. 66–74.
- Brunati M., Rojas J.L., Sponga F. et al.* Diversity and pharmaceutical screening of fungi from benthic mats of Antarctic lakes. *Marine genomics*. 2009. V. 2 (1). P. 43–50.
<https://doi.org/10.1016/j.margen.2009.04.002>
- Butinar L., Spencer-Martins I., Gunde-Cimerman N.* Yeasts in high Arctic glaciers: the discovery of a new habitat for eukaryotic microorganisms. *Antonie Van Leeuwenhoek*. 2007. V. 91 (3). P. 277–289.
<https://doi.org/10.1007/s10482-006-9117-3>
- Buzzini P., Branda E., Goretti M. et al.* 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/10.1111/j.1574-6941.2012.01348.x>
- Cameron K.A., Hagedorn B., Diesler M. et al.* Diversity and potential sources of microbiota associated with snow on western portions of the Greenland Ice Sheet. *Envir. Microbiol.* 2015. V. 17 (3). P. 594–609.
<https://doi.org/10.1111/1462-2920.12446>
- Carrasco M., Rozas J.M., Barahona S. et al.* Diversity and extracellular enzymatic activities of yeasts isolated from King George Island, the sub-Antarctic region. *BMC microbiology*. 2012. V. 12 (1). P. 251.
<https://doi.org/10.1186/1471-2180-12-251>
- Caviechioli R., Siddiqui K.S., Andrews D. et al.* Low-temperature extremophiles and their applications. *Current Opinion in Biotechnology*. 2002. V. 13 (3). P. 253–261.
[https://doi.org/10.1016/S0958-1669\(02\)00317-8](https://doi.org/10.1016/S0958-1669(02)00317-8)
- Chan Y., Van Nostrand J.D., Zhou J. et al.* Functional ecology of an Antarctic dry valley. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2013. V. 110 (22). P. 8990–8995.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1300643110>
- Choudhari S., Lohia R., Grigoriev A.* Comparative metagenome analysis of an Alaskan glacier. *J. Bioinform. Comput. Biol.* 2014. V. 12 (02). P. 1441003.
<https://doi.org/10.1142/S0219720014410030>
- Coleine C., Pombubpa N., Zucconi L. et al.* Endolithic fungal species markers for harshest conditions in the McMurdo Dry Valleys, Antarctica. *Life*. 2020. V. 10 (2). P. 13.
<https://doi.org/10.3390/life10020013>
- Coleine C., Zucconi L., Onofri S. et al.* Sun exposure shapes functional grouping of fungi in cryptoendolithic Antarctic communities. *Life*. 2018. V. 8 (2). P. 19.
<https://doi.org/10.3390/life8020019>
- Coleman D.C., Callaham M.A., Crossley D.A.* *Fundamentals of Soil Ecology* (2nd ed.). Academic Press, 2004.
- Connell L., Redman R., Craig S. et al.* Distribution and abundance of fungi in the soils of Taylor Valley, Antarctica. *Soil Biol. Biochem.* 2006. V. 38 (10). P. 3083–3094.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2006.02.016>
- Connell L., Segee B., Redman R. et al.* Biodiversity and abundance of cultured microfungi from the permanently ice-covered Lake Fryxell, Antarctica. *Life*. 2018. V. 8 (3). P. 37.
<https://doi.org/10.3390/life8030037>
- Connell L.B., Rodriguez R.R., Redman R.S. et al.* Cold-adapted yeasts in Antarctic deserts. *Cold-adapted yeasts*. Springer, Berlin, Heidelberg. 2014. P. 75–98.
https://doi.org/10.1007/978-3-642-39681-6_4
- Cowan D.A.* (ed.). *Antarctic terrestrial microbiology: physical and biological properties of Antarctic soils*. Springer, 2014.
<https://doi.org/10.1007/978-3-642-45213-0>
- Cox F., Newsham K.K., Bol R. et al.* 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>
- Cox F., Newsham K.K., Robinson C.H.* Endemic and cosmopolitan fungal taxa exhibit differential abundances in total and active communities of Antarctic soils. *Envir. Microbiol.* 2019. V. 21 (5). P. 1586–1596.
<https://doi.org/10.1111/1462-2920.14533>
- Cripps C.L., Eddington L.H.* Distribution of mycorrhizal types among alpine vascular plant families on the Beartooth Plateau, Rocky Mountains, USA, in reference to large-scale patterns in arctic–alpine habitats. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*. 2005. V. 37 (2). P. 177–188.
[https://doi.org/10.1657/1523-0430\(2005\)037\[0177:DOMTAA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1657/1523-0430(2005)037[0177:DOMTAA]2.0.CO;2)
- Czechowski P., Clarke L.J., Breen J. et al.* Antarctic eukaryotic soil diversity of the Prince Charles Mountains revealed by high-throughput sequencing. *Soil Biol. Biochem.* 2016. V. 95. P. 112–121.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.12.013>
- D’Elia T., Veerapaneni R., Theraisnathan V. et al.* Isolation of fungi from Lake Vostok accretion ice. *Mycologia*. 2009. V. 101 (6). P. 751–763.
<https://doi.org/10.3852/08-184>
- da Silva T.H., Silva D.A.S., Thomazini A. et al.* Antarctic Permafrost: An Unexplored Fungal Microhabitat at the Edge of Life. *Fungi of Antarctica*. Springer, Cham. 2019. P. 147–164.
https://doi.org/10.1007/978-3-030-18367-7_7
- de Carvalho C.R., Santiago I.F., da Costa Coelho L. et al.* Fungi Associated with Plants and Lichens of Antarctica. *Fungi of Antarctica*. Springer, Cham. 2019. P. 165–199.
https://doi.org/10.1007/978-3-030-18367-7_8
- de Los Rios A., Wierzechos J., Sancho L.G. et al.* Ecology of endolithic lichens colonizing granite in continental Antarctica. *Lichenologist*. 2005. V. 37. P. 383–395.
<https://doi.org/10.1017/S0024282905014969>

- de Los Rios A., Wierzchos J., Sancho L.G. et al.* Exploring the physiological state of continental Antarctic endolithic microorganisms by microscopy. *FEMS Microbiol Ecol.* 2004. V. 50. P. 143–152.
<https://doi.org/10.1016/j.femsec.2004.06.010>
- de Menezes G.C., Amorim S.S., Gonçalves V.N. et al.* Diversity, Distribution, and Ecology of Fungi in the Seasonal Snow of Antarctica. *Microorganisms.* 2019. V. 7 (10). P. 445.
<https://doi.org/10.3390/microorganisms7100445>
- de Menezes G.C.A., Godinho V.M., Porto B.A. et al.* *Antarctomyces pellizariae* sp. nov., a new, endemic, blue, snow resident psychrophilic ascomycete fungus from Antarctica. *Extremophiles.* 2017. V. 21. P. 259–269.
<https://doi.org/10.1007/s00792-016-0895-x>
- de Sousa J.R., Gonçalves V.N., de Holanda R.A. et al.* Pathogenic potential of environmental resident fungi from ornithogenic soils of Antarctica. *Fungal biology.* 2017. V. 121 (12). P. 991–1000.
<https://doi.org/10.1016/j.funbio.2017.09.005>
- Ding W., Zhu R., Dawei M.A. et al.* Summertime fluxes of N₂O, CH₄ and CO₂ from the littoral zone of Lake Daming, East Antarctica: effects of environmental conditions. *Antarctic Science.* 2013. V. 25 (6). P. 752–762.
<https://doi.org/10.1017/S0954102013000242>
- do Vale Lopes D., Schaefer C.E.G., de Souza J.J.L.L. et al.* Concretionary horizons, unusual pedogenetic processes and features of sulfate affected soils from Antarctica. *Geoderma.* 2019. V. 347. P. 13–24.
<https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2019.03.024>
- Dolev M.B., Braslavsky I., Davies P.L.* Ice-binding proteins and their function. *Annual review of biochemistry.* 2016. V. 85. P. 515–542.
<https://doi.org/10.1146/annurev-biochem-060815-014546>
- Dreesens L.L., Lee C.K., Cary S.C.* The distribution and identity of edaphic fungi in the McMurdo Dry Valleys. *Biology.* 2014. V. 3 (3). P. 466–483.
<https://doi.org/10.3390/biology3030466>
- Duarte A.W.F., Centurion V.B., Oliveira V.M.* Uncultivated Fungi from Antarctica. In: *Fungi of Antarctica* Springer, Cham, 2019, pp. 19–41.
https://doi.org/10.1007/978-3-030-18367-7_2
- Duncan S.M., Farrell R.L., Thwaites J.M. et al.* Endoglucanase producing fungi isolated from Cape Evans historic expedition hut on Ross Island, Antarctica. *Envir. Microbiol.* 2006. V. 8 (7). P. 1212–1219.
<https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2006.01013.x>
- Duncan S.M., Minasaki R., Farrell R.L. et al.* Screening fungi isolated from historic Discovery Hut on Ross Island, Antarctica for cellulose degradation. *Antarctic Science.* 2008. V. 20 (5). P. 463–470.
<https://doi.org/10.1017/S0954102008001314>
- Erich E., Drohan P.J., Ellis L.R. et al.* Subaqueous soils: their genesis and importance in ecosystem management. *Soil use and management.* 2010. V. 26 (3). P. 245–252.
<https://doi.org/10.1111/j.1475-2743.2010.00278.x>
- Fell J.W., Scorzetti G., Connell L. et al.* Biodiversity of microeukaryotes in Antarctic Dry Valley soils with < 5% soil moisture. *Soil Biol. Biochem.* 2006. V. 38 (10). P. 3107–3119.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2006.01.014>
- Fenice M., Barghini P., Selbmann L. et al.* Combined effects of agitation and aeration on the chitinolytic enzymes production by the Antarctic fungus *Lecanicillium muscarium* CCFEE 5003. *Microbial Cell Factories.* 2012. V. 11 (1). P. 12.
<https://doi.org/10.1186/1475-2859-11-12>
- Fenice M., Selbmann L., Zucconi L. et al.* Production of extracellular enzymes by Antarctic fungal strains. *Polar Biol.* 1997. V. 17 (3). P. 275–280.
<https://doi.org/10.1007/s003000050132>
- Frisvad J.C.* Fungi in cold ecosystems. In: *Psychrophiles: from biodiversity to biotechnology.* Springer, Berlin, Heidelberg, 2008, pp. 137–156.
https://doi.org/10.1007/978-3-540-74335-4_9
- Furbino L.E., Godinho V.M., Santiago I.F. et al.* Diversity patterns, ecology and biological activities of fungal communities associated with the endemic macroalgae across the Antarctic Peninsula. *Microbial ecology.* 2014. V. 67 (4). P. 775–787.
<https://doi.org/10.1007/s00248-014-0374-9>
- Gajananda K., Singh R.K., Pal N. et al.* Water Quality of Some Lakes in Grovnes Promontory, Larsemann Hills, East Antarctica. *Twenty Sixth Indian Antarctic Expedition 2006–2008* Ministry of Earth Sciences, Technical Publication. 2019. V. 24. P. 379–396.
- Gaspar M.L., Cabello M.N., Pollero R. et al.* Fluorescein diacetate hydrolysis as a measure of fungal biomass in soil. *Current Microbiol.* 2001. V. 42 (5). P. 339–344.
<https://doi.org/10.1007/s002840010226>
- Gawas-Sakhalkar P., Singh S., Naik S. et al.* High-temperature optima phosphatases from the cold-tolerant Arctic fungus *Penicillium citrinum*. *Polar Research.* 2012. V. 31 (1). P. 11105.
<https://doi.org/10.3402/polar.v31i0.11105>
- Geiges O.* Microbial processes in frozen food. *Advances in Space Research.* 1996. V. 18 (12). P. 109–118.
[https://doi.org/10.1016/0273-1177\(96\)00006-3](https://doi.org/10.1016/0273-1177(96)00006-3)
- Gesheva V.* Production of antibiotics and enzymes by soil microorganisms from the windmill islands region, Wilkes Land, East Antarctica. *Polar Biol.* 2010. V. 33 (10). P. 1351–1357.
<https://doi.org/10.1007/s00300-010-0824-x>
- Gianoli E., Inostroza P., Zúñiga-Feest A. et al.* Ecotypic differentiation in morphology and cold resistance in populations of *Colobanthus quitensis* (Caryophyllaceae) from the Andes of central Chile and the maritime Antarctic. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research.* 2004. V. 36 (4). P. 484–489.
[https://doi.org/10.1657/1523-0430\(2004\)036\[0484:EDIMAC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1657/1523-0430(2004)036[0484:EDIMAC]2.0.CO;2)
- Gill C.O., Lowry P.D.* Growth at sub-zero temperatures of black spot fungi from meat. *Journal of Applied Bacteriology.* 1982. V. 52 (2). P. 245–250.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2672.1982.tb04846.x>
- Gocheva Y.G., Tosi S., Krumova E.T. et al.* Temperature downshift induces antioxidant response in fungi isolated from Antarctica. *Extremophiles.* 2009. V. 13 (2). P. 273–281.
<https://doi.org/10.1007/s00792-008-0215-1>
- Godinho V.M., Gonçalves V.N., Santiago I.F. et al.* Diversity and bioprospection of fungal community present in oligotrophic soil of continental Antarctica. *Extremophiles.*

2015. V. 19 (3). P. 585–596.
<https://doi.org/10.1007/s00792-015-0741-6>
- Gomes E.C.Q., Figueredo H.M., de Oliveira F.S. et al. Fungi Present in Soils of Antarctica. Fungi of Antarctica. Springer, Cham. 2019. P. 43–67.
https://doi.org/10.1007/978-3-030-18367-7_3
- Gonçalves V.N., Carvalho C.R., Johann S. et al. Antibacterial, antifungal and antiprotozoal activities of fungal communities present in different substrates from Antarctica. Polar Biol. 2015. V. 38 (8). P. 1143–1152.
<https://doi.org/10.1007/s00300-015-1672-5>
- Gorbushina A.A., Whitehead K., Dornieden T. et al. Black fungal colonies as units of survival: hyphal mycosporines synthesized by rock-dwelling microcolonial fungi. Can. J. Bot. 2003. V. 81 (2). P. 131–138.
<https://doi.org/10.1139/b03-011>
- Gostinčar C., Grube M., De Hoog S. et al. Extremotolerance in fungi: evolution on the edge. FEMS Microbiol. Ecol. 2009. V. 71 (1). P. 2–11.
<https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2009.00794.x>
- Gregorich E.G., Hopkins D.W., Elberling B. et al. Emission of CO₂, CH₄ and N₂O from lakeshore soils in an Antarctic dry valley. Soil Biol. Biochem. 2006. V. 38 (10). P. 3120–3129.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2006.01.015>
- Guffogg S.P., Thomas-Hall S., Holloway P. et al. A novel psychrotolerant member of the hymenomycetous yeasts from Antarctica: *Cryptococcus waticus* sp. nov. Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 2004. V. 54. P. 275–277.
<https://doi.org/10.1099/ijms.0.02877-0>
- Gupta R., Kumari A., Syal P. et al. Molecular and functional diversity of yeast and fungal lipases: their role in biotechnology and cellular physiology. Progress Lipid Res. 2015. V. 57. P. 40–54.
<https://doi.org/10.1016/j.plipres.2014.12.001>
- Gutarowska B., Żakowska Z. Mathematical models of mycelium growth and ergosterol synthesis in stationary mould culture. Lett. Appl. Microbiol. 2009. V. 48 (5). P. 605–610.
<https://doi.org/10.1111/j.1472-765X.2009.02577.x>
- Harrington T.J., Mitchell D.T. Characterization of *Dryas octopetala* ectomycorrhizas from limestone karst vegetation, western Ireland. Can. J. Bot. 2002. V. 80 (9). P. 970–982.
<https://doi.org/10.1139/b02-082>
- Hassan N., Rafiq M., Hayat M. et al. Psychrophilic and psychrotrophic fungi: a comprehensive review. Revs. Environ. Sci. Bio/Tech. 2016. V. 15 (2). P. 147–172.
<https://doi.org/10.1007/s11157-016-9395-9399>
- Heindel R.C., Lyons W.B., Welch S.A. et al. Biogeochemical weathering of soil apatite grains in the McMurdo Dry Valleys, Antarctica. Geoderma. 2018. V. 320. P. 136–145.
<https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2018.01.027>
- Henríquez M., Vergara K., Norambuena J. et al. Diversity of cultivable fungi associated with Antarctic marine sponges and screening for their antimicrobial, antitumoral and antioxidant potential. World J. Microbiol. Biotech. 2014. V. 30 (1). P. 65–76.
<https://doi.org/10.1007/s11274-013-1418-x>
- Ji M., van Dorst J., Bissett A. et al. Microbial diversity at Mitchell Peninsula, Eastern Antarctica: a potential biodiversity “hotspot”. Polar Biol. 2016. V. 39 (2). P. 237–249.
<https://doi.org/10.1007/s00300-015-1776-y>
- Kawaguchi M., Nonaka K., Masuma R. et al. New method for isolating antibiotic-producing fungi. The J. Antibiotics. 2013. V. 66 (1). P. 17–21.
<https://doi.org/10.1038/ja.2012.79>
- Kirk P.M., Cannon P.F., Minter D.W. et al. Ainsworth and Bisby’s Dictionary of the fungi, Wallingford, International Mycological Institute, 2008.
- Knowlton C., Veerapaneni R., D’Elia T. et al. Microbial analyses of ancient ice core sections from Greenland and Antarctica. Biology. 2013. V. 2 (1). P. 206–232.
<https://doi.org/10.3390/biology2010206>
- Kochkina G., Ivanushkina N., Ozerskaya S. et al. Ancient fungi in Antarctic permafrost environments. FEMS Microbiol. Ecol. 2012. V. 82 (2). P. 501–509.
<https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2012.01442.x>
- Kochkina G.A., Ivanushkina N.E., Lupachev A.V. et al. Diversity of mycelial fungi in natural and human-affected Antarctic soils. Polar Biol. 2019. V. 42 (1). P. 47–64.
<https://doi.org/10.1007/s00300-018-2398-y>
- Kochkina G.A., Ozerskaya S.M., Ivanushkina N.E. et al. Fungal diversity in the Antarctic active layer. Microbiol. 2014. V. 83 (1–2). P. 94–101.
<https://doi.org/10.1134/S002626171402012X>
- Kogej T., Gostinčar C., Volkmann M. et al. Mycosporines in extremophilic fungi – novel complementary osmolytes? Environmental Chemistry. 2006. V. 3 (2). P. 105–110.
<https://doi.org/10.1071/EN06012>
- Krishnan K.P., Sinha R.K. Functional diversity of microbes in Antarctic Lakes. Elsevier, 2019.
- Kurtzman C., Fell J.W., Boekhout T. (eds). The yeasts: a taxonomic study. Elsevier, 2011.
- Lai X., Cao L., Tan H., Fang S. et al. Fungal communities from methane hydrate-bearing deep-sea marine sediments in South China Sea. The ISME Journal. 2007. V. 1 (8). P. 756–762.
<https://doi.org/10.1038/ismej.2007.51>
- Lawley B., Ripley S., Bridge P. et al. Molecular analysis of geographic patterns of eukaryotic diversity in Antarctic soils. Appl. Environ. Microbiol. 2004. V. 70 (10). P. 5963–5972.
<https://doi.org/10.1128/AEM.70.10.5963-5972.2004>
- Li Y., Sun B., Liu S. et al. Bioactive asterric acid derivatives from the Antarctic ascomycete fungus *Geomyces* sp. J. Natural Prod. 2008. V. 71 (9). P. 1643–1646.
<https://doi.org/10.1021/np8003003>
- Loperena L., Soria V., Varela H. et al. Extracellular enzymes produced by microorganisms isolated from maritime Antarctica. World J. Microbiol. Biotech. 2012. V. 28 (5). P. 2249–2256.
<https://doi.org/10.1007/s11274-012-1032-3>
- Lopes M.A., Fischman O., Gambale W. et al. Fluorescent method for studying the morphogenesis and viability of dermatophyte cells. Mycopathologia. 2003. V. 156 (2). P. 61–66.
<https://doi.org/10.1023/A:1022972222194>
- Loque C.P., Medeiros A.O., Pellizzari F.M. et al. Fungal community associated with marine macroalgae from Antarctica. Polar Biol. 2010. V. 33 (5). P. 641–648.
<https://doi.org/10.1007/s00300-009-0740-0>
- Ludley K.E., Robinson C.H. ‘Decomposer’ basidiomycota in Arctic and Antarctic ecosystems. Soil Biol. Biochem.

2008. V. 40 (1). P. 11–29.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2007.07.023>
- Lupachev A.V., Gubin S.V., Abakumov E.V.* Levels of biogenic-abiogenic interaction and structural organization of soils and soil-like bodies in Antarctica. In: Processes and phenomena on the boundary between biogenic and abiogenic nature. Springer, Cham, 2020. P. 481–500.
https://doi.org/10.1007/978-3-030-21614-6_26
- Maggi O., Tosi S., Angelova M. et al.* Adaptation of fungi, including yeasts, to cold environments. *Plant Biosystems*. 2013. V. 147 (1). P. 247–258.
<https://doi.org/10.1080/11263504.2012.753135>
- Magnuson J.K., Lasure L.L.* Fungal diversity in soils as assessed by direct culture and molecular techniques. In 102nd General Meeting of the American Society for Microbiology, Salt Lake City 2002. P. 19–23.
- Malosso E., English L., Hopkins D.W. et al.* Use of ¹³C-labelled plant materials and ergosterol, PLFA and NLFA analyses to investigate organic matter decomposition in Antarctic soil. *Soil Biol. Biochem.* 2004. V. 36 (1). P. 165–175.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2003.09.004>
- 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 Sci.* 2016. V. 49 (8). P. 934–941.
<https://doi.org/10.1134/S106422931608007X>
- Margesin R., Miteva V.* Diversity and ecology of psychrophilic microorganisms. *Res. Microbiol.* 2011. V. 162 (3). P. 346–361.
<https://doi.org/10.1016/j.resmic.2010.12.004>
- Mazur P.* Limits to life at low temperatures and at reduced water contents and water activities. *Limits of Life*. Springer, Dordrecht, 1980. P. 1–23.
<https://doi.org/10.1007/BF00928665>
- Melo I.S., Santos S.N., Rosa L.H. et al.* Isolation and biological activities of an endophytic *Mortierella alpina* strain from the Antarctic moss *Schistidium antarctici*. *Extremophiles*. 2014. V. 18 (1). P. 15–23.
<https://doi.org/10.1007/s00792-013-0588-7>
- Meslier V., DiRuggiero J.* Endolithic microbial communities as model systems for ecology and astrobiology. In *Model Ecosystems in Extreme Environments*. Academic Press, 2019. P. 145–168.
<https://doi.org/B9780128127421000076>
- Mojib N., Andersen D.T., Bej A.K.* Structure and function of a cold shock domain fold protein, CspD, in *Janthinobacterium* sp. Ant5-2 from East Antarctica. *FEMS microbiology letters*. 2011. V. 319 (2). P. 106–114.
<https://doi.org/10.1111/j.1574-6968.2011.02269.x>
- Nagano Y., Nagahama T., Abe F.* Cold-adapted yeasts in deep-sea environments. *Cold-adapted Yeasts*. Springer, Berlin, Heidelberg, 2014. P. 149–171.
https://doi.org/10.1007/978-3-642-39681-6_7
- Newsham K.K., Garnett M.H., Robinson C.H. et al.* Discrete taxa of saprotrophic fungi respire different ages of carbon from Antarctic soils. *Scientific reports*. 2018. V. 8 (1). P. 1–10.
<https://doi.org/10.1038/s41598-018-25877-9>
- Oechel W.C., Vourlitis G., Hastings S.J.* Cold season CO₂ emission from arctic soils. *Global Biogeochemical Cycles*. 1997. V. 11 (2). P. 163–172.
<https://doi.org/10.1029/96GB03035>
- Oliveira C.E.G.R.S., Turbay C.V.G., Rosa C.A. et al.* Rock-inhabiting fungi in Antarctica: New frontiers of the edge of life. *Fungi of Antarctica: Diversity, Ecology and Biotechnological Applications*. 2019. V. 99.
- Onofri S., Selbmann L., De Hoog G.S. et al.* Evolution and adaptation of fungi at boundaries of life. *Advances in Space Research*. 2007. V. 40 (11). P. 1657–1664.
<https://doi.org/10.1016/j.asr.2007.06.004>
- Onofri S., Zucconi L., Isola D. et al.* Rock-inhabiting fungi and their role in deterioration of stone monuments in the Mediterranean area. *Plant Biosystems*. 2014. V. 148 (2). P. 384–391.
<https://doi.org/10.1080/11263504.2013.877533>
- Ozerskaya S., Kochkina G., Ivanushkina N. et al.* Fungi in permafrost. *Permafrost soils*. Springer, Berlin, Heidelberg, 2009. P. 85–95.
https://doi.org/10.1007/978-3-540-69371-0_7
- Panikov N.S.* Subzero activity of cold-adapted yeasts. In: *Cold-adapted Yeasts*. Springer, Berlin, Heidelberg, 2014, pp. 295–323.
https://doi.org/10.1007/978-3-642-39681-6_14
- Panikov N.S., Flanagan P.W., Oechel W.C. et al.* Microbial activity in soils frozen to below –39°C. *Soil Biol. Biochem.* 2006. V. 38 (4). P. 785–794.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2005.07.004>
- Park M.S., Lee E.J., Fong, J.J. et al.* A new record of *Penicillium antarcticum* from marine environments in Korea. *Mycobiology*. 2014. V. 42 (2). P. 109–113.
<https://doi.org/10.5941/MYCO.2014.42.2.109>
- Pinseel E., Sweetlove M., Tytgat B. et al.* Diversity and biogeography of microorganisms in microbial mats of Antarctic lakes. *Book of Abstracts*. 2017. P. 199.
- Pudasaini S., Wilson J., Ji M. et al.* Microbial diversity of Browning Peninsula, Eastern Antarctica revealed using molecular and cultivation methods. *Front. Microbiol.* 2017. V. 8. P. 591.
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.00591>
- Pulschen A.A., Bendia A.G., Fricker A.D. et al.* Isolation of uncultured bacteria from Antarctica using long incubation periods and low nutritional media. *Front. Microbiol.* 2017. V. 8. P. 1346.
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.01346>
- Rao S., Chan Y., Lacap D.C. et al.* Low-diversity fungal assemblage in an Antarctic Dry Valleys soil. *Polar Biol.* 2012. V. 35 (4). P. 567–574.
<https://doi.org/10.1007/s00300-011-1102-2>
- Rivkina E., Laurinavichyus K., Gilichinsky D.A.* Microbial life below the freezing point within permafrost. Princeton University Press, Princeton, 2005, pp. 106–117.
- Rivkina E., Petrovskaya L., Vishnivetskaya T. et al.* Metagenomic analyses of the late Pleistocene permafrost – additional tools for reconstruction of environmental conditions. *Biogeosciences*. 2016. V. 13 (7).
<https://doi.org/10.5194/bg-13-2207-2016>
- Robinson C.H.* Cold adaptation in Arctic and Antarctic fungi. *New Phytol.* 2001. V. 151 (2). P. 341–353.
<https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2001.00177.x>
- Rogers S.O., Shtarkman Y.M.S., Koçer Z.A. et al.* Ecology of subglacial Lake Vostok (Antarctica), based on metagenomic/metatranscriptomic analyses of accretion ice. *Biology*. 2013. V. 2. P. 629–650.

- Rojas-Jimenez K., Wurzbacher C., Bourne E.C. et al. Early diverging lineages within Cryptomycota and Chytridiomycota dominate the fungal communities in ice-covered lakes of the McMurdo Dry Valleys, Antarctica. *Scientific reports*. 2017. V. 7 (1). P. 1–11. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-15598-w>
- Rosa L.H., Vaz A.B., Caligiorne R.B. et al. Endophytic fungi associated with the Antarctic grass *Deschampsia antarctica* Desv. (Poaceae). *Polar Biol.* 2009. V. 32 (2). P. 161–167. <https://doi.org/10.1007/s00300-008-0515-z>
- Rosa L.H., Zani C.L., Cantrell C.L. et al. Fungi in Antarctica: diversity, ecology, effects of climate change, and bioprospection for bioactive compounds. In: *Fungi of Antarctica*. Springer, Cham. 2019. P. 1–17. https://doi.org/10.1007/978-3-030-18367-7_1
- Roser D.J., Seppelt R.D., Ashbolt N. Microbiology of ornithogenic soils from the Windmill islands, Budd coast, continental Antarctica: some observations on methods for measuring soil biomass in ornithogenic soils. *Soil Biol. Biochem.* 1993. V. 25 (2). P. 177–183. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(93\)90024-6](https://doi.org/10.1016/0038-0717(93)90024-6)
- Rothschild L.J., Mancinelli R.L. Life in extreme environments. *Nature*. 2001. V. 409 (6823). P. 1092–1101. <https://doi.org/10.1038/35059215>
- Ruisi S., Barreca D., Selbmann L. et al. Fungi in Antarctica. *Revs Envir. Sci. Bio/Tech.* 2007. V. 6 (1–3). P. 127–141. <https://doi.org/10.1007/s11157-006-9107-y>
- Sánchez L.A., Gómez F.F., Delgado O.D. Cold-adapted microorganisms as a source of new antimicrobials. *Extremophiles*. 2009. V. 13 (1). P. 111–120. <https://doi.org/10.1007/s00792-008-0203-5>
- Santiago I.F., Soares M.A., Rosa C.A. et al. Lichensphere: a protected natural microhabitat of the non-lichenised fungal communities living in extreme environments of Antarctica. *Extremophiles*. 2015. V. 19 (6). P. 1087–1097. <https://doi.org/10.1007/s00792-015-0781-y>
- Sanyal A., Antony R., Samui G. et al. Microbial communities and their potential for degradation of dissolved organic carbon in cryoconite hole environments of Himalaya and Antarctica. *Microbiol. Res.* 2018. V. 208. P. 32–42. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2018.01.004>
- Schultz J., Rosado A.S. Microbial role in the ecology of Antarctic plants. In: *The ecological role of micro-organisms in the Antarctic environment*. Springer, Cham, 2019. P. 257–275.
- Scorzetti G., Petrescu I., Yarrow D. et al. *Cryptococcus adeliensis* sp. nov., a xylanase producing basidiomycetous yeast from Antarctica. *Antonie van Leeuwenhoek*. 2000. V. 77 (2). P. 153–157. <https://doi.org/10.1023/A:1002124504936>
- Sedov S., Zazovskaya E., Fedorov-Davydov D. et al. Soils of East Antarctic oasis: Interplay of organisms and mineral components at microscale. *Bol. Soc. Geol. Mexic.* 2019. V. 71 (1). <https://doi.org/10.18268/BSGM2019v71n1a4>
- Selbmann L., de Hoog G.S., Zucconi L. et al. Black yeasts in cold habitats. In: *Cold-adapted yeasts*. Springer, Berlin, Heidelberg, 2014. P. 173–189. https://doi.org/10.1007/978-3-642-39681-6_8
- Selbmann L., Grube M., Onofri S. et al. Antarctic epilithic lichens as niches for black meristematic fungi. *Biology*. 2013. V. 2 (2). P. 784–797. <https://doi.org/10.3390/biology2020784>
- Selbmann L., Onofri S., Coleine C. et al. Effect of environmental parameters on biodiversity of the fungal component in lithic Antarctic communities. *Extremophiles*. 2017. V. 21 (6). P. 1069–1080. <https://doi.org/10.1007/s00792-017-0967-6>
- Sharma S., Szele Z., Schilling R. et al. Influence of freeze-thaw stress on the structure and function of microbial communities and denitrifying populations in soil. *Appl. Environ. Microbiol.* 2006. V. 72 (3). P. 2148–2154. <https://doi.org/10.1128/AEM.72.3.2148-2154.2006>
- Shivaji S., Prasad G.S. Antarctic yeasts: biodiversity and potential applications. In: *Yeast biotechnology: Diversity and applications*. Springer, Dordrecht, 2009. P. 3–18. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-8292-4_1
- Simon C., Wiezer A., Strittmatter A.W. et al. Phylogenetic diversity and metabolic potential revealed in a glacier ice metagenome. *Appl. Environ. Microbiol.* 2009. V. 75 (23). P. 7519–7526. <https://doi.org/10.1128/AEM.00946-09>
- Singh J., Dubey A.K., Singh R.P. Antarctic terrestrial ecosystem and role of pigments in enhanced UV-B radiations. *Revs Envir. Sci. Bio/Tech.* 2011. V. 10 (1). P. 63–77. <https://doi.org/10.1007/s11157-010-9226-3>
- Singh J., Singh R.P., Khare R. Influence of climate change on Antarctic flora. *Polar Science*. 2018. V. 18. P. 94–101. <https://doi.org/10.1016/j.polar.2018.05.006>
- Singh P., Raghukumar C. Diversity and physiology of deep-sea yeasts: A review. *Kavaka*. 2014. V. 43. P. 50–63.
- Smith S.E., Read D.J. *Mycorrhizal symbiosis*. Academic Press, 2010.
- Soina V.S., Mergelov N.S., Kudinova A.G. et al. Microbial communities of soils and soil-like bodies in extreme conditions of East Antarctica. *Paleontological Journal*. 2018. V. 52 (10). P. 1186–1195. <https://doi.org/10.1134/S0031030118100143>
- Svahn K.S., Chryssanthou E., Olsen B. et al. *Penicillium nalgiovense* Laxa isolated from Antarctica is a new source of the antifungal metabolite amphoterin B. *Fungal Biol. Biotech.* 2015. V. 2 (1). P. 1. <https://doi.org/10.1186/s40694-014-0011-x>
- Tanino T., Aoki T., Chung W.Y. et al. Improvement of a *Candida antarctica* lipase B-displaying yeast whole-cell biocatalyst and its application to the polyester synthesis reaction. *Appl. Microbiol. Biotech.* 2009. V. 82 (1). P. 59–66. <https://doi.org/10.1007/s00253-008-1764-z>
- Taylor J.W., Turner E., Townsend J.P. et al. Eukaryotic microbes, species recognition and the geographic limits of species: examples from the kingdom Fungi. *Philos. Trans. Royal Soc. B: Biol. Sci.* 2006. V. 361 (1475). P. 1947–1963. <https://doi.org/10.1098/rstb.2006.1923>
- Tedrow J.C.F., Ugolini F.C. Antarctic soils. Antarctic soils and soil forming processes. 1966. V. 8. P. 161–177. <https://doi.org/10.1029/AR008p0161>
- Thomas-Hall S.R., Turchetti B., Buzzini P. et al. Cold-adapted yeasts from Antarctica and the Italian Alps—description of three novel species: *Mrakia robertii* sp. nov., *Mrakia blollopis* sp. nov. and *Mrakiella niccombsii* sp. nov. *Extremophiles*. 2010. V. 14. P. 47–59. <https://doi.org/10.1007/s00792-009-0286-7>

- Thomas-Hall S.R., Watson K. *Cryptococcus nyarrowii* sp. nov., a basidiomycetous yeast from Antarctica. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 2002. V. 52. P. 1033–1038. <https://doi.org/10.1099/00207713-52-3-1033>
- Timling I., Walker D.A., Nusbaum C. et al. Rich and cold: diversity, distribution and drivers of fungal communities in patterned-ground ecosystems of the North American Arctic. *Molec. Ecology.* 2014. V. 23 (13). P. 3258–3272. <https://doi.org/10.1111/mec.12743>
- Tomova I., Stoilova-Disheva M., Lazarkevich I. et al. Antimicrobial activity and resistance to heavy metals and antibiotics of heterotrophic bacteria isolated from sediment and soil samples collected from two Antarctic islands. *Front. Life Science.* 2015. V. 8 (4). P. 348–357. <https://doi.org/10.1080/21553769.2015.1044130>
- Tosi S., Casado B., Gerdol R. et al. Fungi isolated from Antarctic mosses. *Polar Biol.* 2002. V. 25 (4). P. 262–268. <https://doi.org/10.1007/s00300-001-0337-8>
- Tosi S., Kostadinova N., Krumova E. et al. Antioxidant enzyme activity of filamentous fungi isolated from Livingston Island, Maritime Antarctica. *Polar Biol.* 2010. V. 33 (9). P. 1227–1237. <https://doi.org/10.1007/s00300-010-0812-1>
- Tscherko D., Bölter M., Beyer L. et al. Biomass and enzyme activity of two soil transects at King George Island, Maritime Antarctica. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research.* 2003. V. 35 (1). P. 34–47. [https://doi.org/10.1657/1523-0430\(2003\)035\[0034:BAEAOT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1657/1523-0430(2003)035[0034:BAEAOT]2.0.CO;2)
- Turchetti B., Hall S.R.T., Connell L.B. et al. Psychrophilic yeasts from Antarctica and European glaciers: description of *Glaciozyma* gen. nov., *Glaciozyma martinii* sp. nov. and *Glaciozyma watsonii* sp. nov. *Extremophiles.* 2011. V. 15 (5). P. 573. <https://doi.org/10.1007/s00792-011-0388-x>
- Turchetti B., Selbmann L., Blanchette R.A. et al. *Cryptococcus vaughanmartiniae* sp. nov. and *Cryptococcus onofrii* sp. nov.: two new species isolated from worldwide cold environments. *Extremophiles.* 2015. V. 19 (1). P. 149–159. <https://doi.org/10.1007/s00792-014-0692-3>
- Vaz A.B., Rosa L.H., Vieira M.L. et al. The diversity, extracellular enzymatic activities and photoprotective compounds of yeasts isolated in Antarctica. *Brazil. J. Microbiol.* 2011. V. 42 (3). P. 937–947. <https://doi.org/10.1590/S1517-83822011000300012>
- Velázquez D., López-Bueno A., De Cárcer D.A. et al. Ecosystem function decays by fungal outbreaks in Antarctic microbial mats. *Scientific Rep.* 2016. V. 6 (1). P. 1–7. <https://doi.org/10.1038/srep22954>
- Villarreal P., Carrasco M., Barahona S. et al. Tolerance to ultraviolet radiation of psychrotolerant yeasts and analysis of their carotenoid, mycosporine, and ergosterol content. *Current Microbiol.* 2016. V. 72 (1). P. 94–101. <https://doi.org/10.1007/s00284-015-0928-1>
- Vincent W.F. Evolutionary origins of Antarctic microbiota: invasion, selection and endemism. *Antarctic Science.* 2000. V. 12 (3). P. 374–385. <https://doi.org/10.1017/S0954102000000420>
- Vishniac H.S., Onofri S. *Cryptococcus antarcticus* var. *circumpolaris* var. nov., a basidiomycetous yeast from Antarctica. *Antonie van Leeuwenhoek.* 2003. V. 83 (3). P. 231–233. <https://doi.org/10.1023/A:1023369728237>
- Wei S.T., Higgins C.M., Adriaenssens E.M. et al. Genetic signatures indicate widespread antibiotic resistance and phage infection in microbial communities of the McMurdo Dry Valleys, East Antarctica. *Polar Biol.* 2015. V. 38 (6). P. 919–925. <https://doi.org/10.1007/s00300-015-1649-4>
- Weinstein R.N., Montiel P.O., Johnstone K. Influence of growth temperature on lipid and soluble carbohydrate synthesis by fungi isolated from fellfield soil in the maritime Antarctic. *Mycologia.* 2000. V. 92 (2). P. 222–229. <https://doi.org/10.2307/3761554>
- Wierzbos J., De Los Ríos A., Sancho L.G. et al. Viability of endolithic microorganisms in rocks from the McMurdo Dry Valleys of Antarctica established by confocal and fluorescence microscopy. *J. Microscopy.* 2004. V. 216 (1). P. 57–61. <https://doi.org/10.1111/j.0022-2720.2004.01386.x>
- Yeager C.M. Life on the edge: Microbes in Rock Varnish. Los Alamos National Lab. (LANL), Los Alamos, 2019.
- Yergeau E., Bokhorst S., Huiskes A.H. et al. Size and structure of bacterial, fungal and nematode communities along an Antarctic environmental gradient. *FEMS Microbiol. Ecol.* 2007. V. 59 (2). P. 436–451. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2006.00200.x>
- Yergeau E., Kowalchuk G.A. Responses of Antarctic soil microbial communities and associated functions to temperature and freeze–thaw cycle frequency. *Envir. Microbiol.* 2008. V. 10 (9). P. 2223–2235. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2008.01644.x>
- Yung C.C., Chan Y., Lacap D.C. et al. Characterization of chasmoendolithic community in miers valley, McMurdo dry valleys, antarctica. *Microbial Ecol.* 2014. V. 68 (2). P. 351–359. <https://doi.org/10.1007/s00248-014-0412-7>
- Zhang T., Zhang Y.Q., Liu H.Y. et al. Diversity and cold adaptation of culturable endophytic fungi from bryophytes in the Fildes Region, King George Island, maritime Antarctica. *FEMS Microbiol Lett.* 2013. V. 341 (1). P. 52–61. <https://doi.org/10.1111/1574-6968.12090>
- Zumsteg A., Luster J., Göransson H., Smittenberg R.H., Brunner I., Bernasconi S.M., Zeyer J., Frey B. Bacterial, archaeal and fungal succession in the forefield of a receding glacier. *Microbial ecology.* 2012. V. 63 (3). P. 552–564. <https://doi.org/10.1007/s00248-011-9991-8>
- Абакумов Е.В. (Abakumov) Зоогенный педогенез как основной биогенный почвенный процесс в Антарктиде // Русский орнитологический журнал. 2014. № 23 (972). С. 576–584.
- Абакумов Е.В., Луначев А.В. (Abakumov et al.) Почвенное разнообразие наземных экосистем Антарктики (в районах расположения российских антарктических станций) // Украинський антарктичний журнал. 2012. № 10–11. С. 222–228.
- Абрамов А.А., Слеттен Р.С., Ривкина Е.М. и др. (Abramov et al.) Геокриологические условия Антарктиды // Криосфера Земли. 2011. № 15 (3). С. 3–19.
- Ананьева Н.Д., Полянская Л.М., Стольников Е.В. и др. (Ananyeva et al.) Соотношение биомассы грибов и бактерий в профиле лесных почв // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. 2010. № 3. С. 308–317.
- Власов Д.Ю., Зеленская М.С., Кирицели И.Ю. и др. (Vlasov et al.) Грибы на природных и антропоген-

- ных субстратах в западной Антарктике // Микология и фитопатология. 2012. № 46 (1). С. 20–26.
- Горячкин С.В., Гиличинский Д.А., Мергелов Н.С. и др. (Goryachkin et al.) Почвы Антарктиды: первые итоги, проблемы и перспективы исследований // Геохимия ландшафтов и география почв. 2012. С. 365–392.
- Горячкин С.В., Мергелов Н.С., Таргульян В.О. (Goryachkin et al.) Генезис и география почв экстремальных условий: элементы теории и методические подходы // Почвоведение. 2019. № 1. С. 5–19. <https://doi.org/10.1134/S0032180X19010040>
- Кирицели И.Ю., Власов Д.Ю., Абакумов Е.В. и др. (Kiricideli et al.) Разнообразие и ферментативная активность микромицетов из почв Антарктиды // Микология и фитопатология. 2010. № 44 (5). С. 387–398.
- Кочкина Г.А., Иванушкина Н.Е., Озерская С.М. (Kochkina et al.) Структура микобиоты многолетней мерзлоты // Микология сегодня. 2011. № 2. С. 178–184.
- Лупачев А.В., Абакумов Е.В. (Lupachev, Abakumov) Почвы Земли Мэри Бэрд (Западная Антарктика) // Почвоведение. 2013. № 10. С. 1167–1167.
- Лысак Л.В., Максимова И.А., Никитин Д.А. и др. (Lysak et al.) Микробные сообщества почв российских полярных станций Восточной Антарктиды // Вестник Московского университета. Серия 16. Биология. 2018. № 73 (3). С. 132–140.
- Матвеева Н.В., Заноха Л.Л., Афонина О.М. и др. (Matveeva et al.) Растения и грибы полярных пустынь северного полушария. 2015. 272 с.
- Мергелов Н.С. (Mergelov et al.) Почвы влажных долин в оазисах Ларсеманн и Вестфолль (Земля принцессы Елизаветы, Восточная Антарктида) // Почвоведение. 2014. № 9. С. 1027–1045.
- Мергелов Н.С., Горячкин С.В., Шоркунов И.Г. и др. (Mergelov et al.) Эנדолитное почвообразование и скальный “загар” на массивно-кристаллических породах в Восточной Антарктике. Почвоведение. 2012. № 10. С. 1027–1044.
- Мергелов Н.С., Долгих А.В., Зазовская Э.П. и др. (Mergelov et al.) Почвы и почвоподобные тела оазисов и нунатаков Восточной Антарктиды // Вопросы географии. 2016. № 142. С. 593–628.
- Мухаметова Н.В., Абакумов Е.В., Рюмин А.Г. (Mukhametova et al.) Гранулометрический состав антарктических почв по данным седиментометрии и лазерной дифрактометрии // Физика, биофизика и экология почв. 2013. № 3 (11). С. 1–6.
- Никитин Д.А., Марфенина О.Е., Кудинова А.Г. и др. (Nikitin et al.) Микробная биомасса и биологическая активность почв и почвоподобных тел береговых оазисов Антарктиды // Почвоведение. 2017. № 9. С. 1122–1133.
- Никитин Д.А., Семенов М.В. (Nikitin, Semenov) Субаквальные почвы Антарктиды: условия формирования и перспективы микробиологических исследований // Бюллетень почвенного института им. В.В. Докучаева. 2021 (в печати).
- Полянская Л.М., Звягинцев Д.Г. (Polyanskaya, Zvyagintsev) Содержание и структура микробной биомассы как показатели экологического состояния почв // Почвоведение. 2005. № 6. С. 706–714.
- Чернов И.Ю., Марфенина О.Е. (Chernov, Marfenina) Адаптивные стратегии грибов в связи с освоением наземных местообитаний // Палеопочвы и индикаторы континентального выветривания в истории биосферы. 2010. № 95. С. 95–109.

Ecological Portrait of Antarctic Fungi

D. A. Nikitin^{a,b,#}

^a Soil Institute V.V. Dokuchaev, Moscow, Russia

^b Institute of Geography, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

[#]e-mail: dimnik90@mail.ru

In connection with the sensitive response of polar ecosystems to global climate change, research on the microorganisms of Antarctica has become especially relevant. The harsh climatic conditions of the continent led to the formation of unique biogeocenoses without flowering plants, but with the dominance of mycobiota in soils. Antarctic fungi perform not only their classic ecosystem functions, but are the basis for the existence of local communities represented by endoliths, microbial mats, etc. In addition, Antarctic fungi are a leading force in the transformation of rocks in situ and the conversion of bioelements into a form accessible to other organisms. Therefore, mycobiota plays a crucial role in maintaining the balance of ecosystems in Antarctica. Among the mainland fungi, *Ascomycota* (77.1%) dominates, but not *Basidiomycota* (9.1%), like on other continents. For a number of reasons, in some biotopes of Antarctica, yeast and yeast-like micromycetes (mainly basidial affinity) are a more successful mycobiota group than mycelial fungi. There are a number of prerequisites to consider that mycelial fungi and yeast are better adapted to exist in extremely cold biogeocenoses than other microorganisms. Since Antarctica was isolated for a long time from other continents, evolution here followed a special path leading to the emergence of many endemic fungal taxa. The presence of eurytopts on the mainland is associated with global warming and increased anthropogenic impact. This review examines the current state of research on the structure of the mycobiota communities of Antarctic subaerial and subaquatic biotopes, the ecological role of mycelial-yeast dimorphism for Antarctic fungi, the problem of endemism of the continent mycobiota, ecological and physiological adaptation of fungi to low temperatures, and substantiates the need to search for secondary metabolites in psychrophilic micromycetes.

Keywords: biomass, cryoconite, ecology, extreme ecosystems, fungi, metabolic activity, psychrophilia, supraglacial organomineral systems, taxonomic diversity, yeast