

**МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ**

**РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК**



**ИБВВ РАН**



**Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН**

**ВЫПУСК 103(106)**

**2023**

**ИЮЛЬ – СЕНТЯБРЬ**

Выходит 4 раза в год

п. Борок

2023

**THE MINISTRY OF EDUCATION AND SCIENCE OF THE RUSSIAN FEDERATION**

**THE RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES**



**IBIW RAS**



**Transactions of Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS**

**ISSUE 103(106)**

**2023**

**JULY – SEPTEMBER**

The journal is published quarterly

Borok

2023

УДК 574(28)

ББК 28.081

T78

**Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН.** – Борок : ИБВВ РАН – 2023. – Вып. 103 (106) – 92 с.

В настоящем выпуске трудов представлены материалы докладов Всероссийской конференции “Экология грибов и грибоподобных организмов” (ЯГПУ, Ярославль, 12–14 октября 2023 г.), посвященной 300-летию Российской Академии Наук. Организаторы конференции Ярославский государственный педагогический университет им. К.Д. Ушинского, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Институт лесоведения РАН, Национальная академия микологии. В опубликованных статьях нашли отражение результаты немногочисленных в нашей стране исследований экологического направления микологии в водных системах. Уделено внимание паразитическим грибам и грибоподобным организмам в зоопланктоне, структуре микологических комплексов деструкторов растительных и животных субстратов в воде. Особое внимание уделено реакции микобиоты на антропогенное загрязнение, рассмотрены грибы как потенциальные агенты биоремедиации водных сред при химическом загрязнении.

Издание рассчитано на микологов, гидробиологов, микробиологов, экологов, специалистов по охране окружающей среды, студентов и аспирантов биологических, экологических и других естественнонаучных специальностей, преподавателей вузов.

**Редакционная коллегия:**

*С. А. Поддубный (гл. редактор), д.г.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия*

*А. В. Крылов (зам. гл. редактора), д.б.н., проф., ИБВВ РАН, Борок, Россия*

*А. А. Бобров, к.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия*

*Б. К. Габриелян, д.б.н., проф., НАН РА НЦ ЗГЭ, Ереван, Армения*

*Ю. В. Герасимов, д.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия*

*А. Н. Дзюбан, д.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия*

*Хай Доан Нё, д.ф., Институт океанографии, ВАНТ, Нячанг, Вьетнам*

*В. Т. Комов, д.б.н., проф., ИБВВ РАН, Борок, Россия*

*В. И. Лазарева, д.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия*

*Н. М. Минеева, д.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия*

*Лам Нгуен Нгок, д.ф., проф., Институт океанографии, ВАНТ, Нячанг, Вьетнам*

*К. Робинсон, д.ф., EAWAG, Цюрих, Швейцария*

*В. П. Семенченко, д.б.н., чл.-кор. НПЦ НАН по биоресурсам, Минск, Беларусь*

*И. Л. Голованова, д.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия*

*Ю. С. Даценко, д.г.н., МГУ им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия*

*М. М. Трофимчук, к.б.н., Гидрохимический институт, Ростов-на-Дону, Россия*

Ответственный редактор: **Л. В. Воронин**

Ответственный секретарь **А. А. Сажнева**

**ISSN 0320-3557 Print**

**ISSN 2712-8377 Online**

*Учредитель (адрес):* Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук (152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, п. Борок, д. 109, ИБВВ РАН; Телефон/факс: (48547)24042; e-mail: adm@ibiw.ru).

*Издатель (адрес):* Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук (152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, п. Борок, д. 109, ИБВВ РАН; Телефон/факс: (48547)24042; e-mail: adm@ibiw.ru).

*Адрес редакции:* 152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, ИБВВ РАН

*тел./факс (48547) 2-48-09; e-mail: trud@ibiw.ru*

This issue of works presents the materials of reports of the All-Russian Conference “Ecology of Fungi and Fungal-like Organisms” (YGPU, Yaroslavl, October 12–14, 2023), dedicated to the 300<sup>th</sup> anniversary of the Russian Academy of Sciences. Conference organizers Yaroslavl State Pedagogical University named after K.D. Ushinsky, Lomonosov Moscow State University, Papanin institute for biology of inland waters RAS, Komarov Botanical Institute RAS, Institute of Forest Science RAS, National Academy of Mycology. The published articles reflect the results of the few studies of the ecological direction in aquatic systems in our country. Attention is paid to parasitic fungi and fungal-like organisms in zooplankton, the structure of mycological complexes of plant and animal substrate destructors in water. Particular attention is paid to reaction of mycobiota to anthropogenic pollution, fungi are considered as potential bioremediation agents of aqueous media in case of chemical pollution.

The publication is designed for mycologists, hydrobiologist, microbiologist, ecologist, environmental protection specialists, graduate students of biological, environmental and other natural sciences specialties, university teachers.

**Editorial board:**

*S. A. Poddubny (editor), Dr. of geogr., IBIW RAS, Borok, Russia*  
*A. V. Krylov (deputy editor), Dr. of biol., prof., IBIW RAS, Borok, Russia*  
*A. A. Bobrov, PhD., IBIW RAS, Borok, Russia*  
*Hai Doan Nhu, PhD., Institute of Oceanography, VAST, Nha Trang, Vietnam*  
*A. N. Dzuban, Dr. of biol., IBIW RAS, Borok, Russia*  
*B. K. Gabrielyan, Dr. of biol., prof., SC ZHE NAS RA, Yerevan, Armenia*  
*Yu. V. Gerasimov, Dr. of biol., IBIW RAS, Borok, Russia*  
*V. T. Komov, Dr. of biol., prof., IBIW RAS, Borok, Russia*

*V. I. Lazareva, Dr. of biol., IBIW RAS, Borok, Russia*  
*N. M. Mineeva, Dr. of biol., IBIW RAS, Borok, Russia*  
*Lam Nguyen Ngoc, PhD., prof., Institute of Oceanography, VAST, Nha Trang, Vietnam*  
*C. Robinson, PhD., EAWAG, Zurich, Switzerland*  
*V. P. Semenchenko, Dr. of biol., corr. member NASB, Minsk, Belar*  
*I. L. Golovanova, Dr. of biol., IBIW RAS, Borok, Russia*  
*Y. S. Datsenko, Dr. of geogr., Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia*  
*M. M. Trofimchuk, Ph.D., Hydrochemical Institute, Rostov-on-Don, Russia*

Editor-in-chief of the volume: **L. V. Voronin**

Coordinating editor: **A. A. Sazhneva**

**ISSN 0320-3557 Print**  
**ISSN 2712-8377 Online**

*Founder (address):* Federal State Budgetary Scientific Institution, the Papanin Institute for Biology of Inland Waters of the Russian Academy of Sciences (152742, Yaroslavl oblast, Nekouz region, Borok, 109, IBIW RAS;  
*Phone/fax:* (48547)24042; *e-mail:* adm@ibiw.ru).

*Publisher (address):* Federal State Budgetary Scientific Institution, the Papanin Institute for Biology of Inland Waters of the Russian Academy of Sciences (152742, Yaroslavl oblast, Nekouz region, Borok, 109, IBIW RAS;  
*Phone/fax:* (48547)24042; *e-mail:* adm@ibiw.ru).

*Editorial address:* 152742, Borok, Yaroslavl region, Nekouz district,  
IBIW RAS  
*tel./fax* (48547) 2-48-09; *e-mail:* trud@ibiw.ru

## СОДЕРЖАНИЕ

*Л. В. Воронин, С. М. Жданова*

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И РОЛЬ ГРИБОВ И ГРИБОПОДОБНЫХ ОРГАНИЗМОВ  
В ЗООПЛАНКТОНЕ ПРЕСНОВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ (ОБЗОР) ..... 7

*Л. В. Воронин, П. А. Чернявская*

ИЗМЕНЕНИЯ КОМПЛЕКСОВ МИКОДЕСТРУКТОРОВ МАКРОФИТОВ  
В ГОРОДСКОМ ВОДОЕМЕ (ЯРОСЛАВЛЬ, РОССИЯ) ..... 17

*Л. В. Воронин*

ГРИБЫ, АССОЦИИРОВАННЫЕ С *NUPHAR LUTEA* (L.) SMITH, В р. КОТОРОСЛЬ  
(ЯРОСЛАВЛЬ, РОССИЯ) ..... 23

*Н. И. Копытина, Е. А. Бочарова*

КОМПЛЕКСЫ ГРИБОВ НА ЦЕЛЛЮЛОЗОСОДЕРЖАЩИХ СУБСТРАТАХ  
В ПРИБРЕЖНЫХ И ГЛУБОКОВОДНЫХ РАЙОНАХ ЧЕРНОГО МОРЯ ..... 28

*Н. И. Копытина, И. В. Рыбакова*

СТРУКТУРА МИКРОПЛАНКТОНА В ВОДЕ р. ВОЛГА НА УЧАСТКЕ с. ПРИЛУКИ –  
пгт КРАСНЫЙ ПРОФИНТЕРН (ЯРОСЛАВСКАЯ ОБЛАСТЬ) ..... 40

*Е. В. Федосеева, В. А. Терехова*

РЕМЕДИАЦИОННЫЙ ПОТЕНЦИАЛ ВОДНЫХ ГРИБОВ ..... 50

*А. В. Кураков, А. А. Царелунга*

МИКОБИОТА В ДОННЫХ ГРУНТАХ ГОРЯЧИНСКОГО ТЕРМАЛЬНОГО ИСТОЧНИКА 72

## CONTENTS

<i>L. V. Voronin, S. M. Zhdanova</i> DISTRIBUTION AND ROLE OF FUNGI AND FUNGUS-LIKE ORGANISMS IN ZOOPLANKTON OF FRESHWATER ECOSYSTEMS (REVIEW) .....	7
<i>L. V. Voronin, P. A. Chernyavskaya</i> CHANGES IN MACROPHYTE MYCODESTRUCTOR COMPLEXES IN URBAN WATER BODY (YAROSLAVL, RUSSIA) .....	17
<i>L. V. Voronin</i> FUNGI ASSOCIATED WITH <i>NUPHAR LUTEA</i> (L.) SMITH IN THE KOTOROSL RIVER (YAROSLAVL, RUSSIA) .....	23
<i>N. I. Kopytina, E. A. Bocharova</i> FUNGAL COMPLEXES ON CELLULOSE-CONTAINING SUBSTRATES IN COASTAL AND DEEP-WATER AREAS OF THE BLACK SEA .....	28
<i>N. I. Kopytina, I. V. Rybakova</i> MICROPLANKTON STRUCTURE IN THE VOLGA RIVER WATER ON THE SITE OF THE VILLAGE OF PRILUKI – THE VILLAGE OF KRASNY PROFINTERN (YAROSLAVL REGION) .....	40
<i>E. V. Fedoseeva, V. A. Terekhova</i> REMEDIATION POTENTIAL OF AQUATIC FUNGI .....	50
<i>A. V. Kurakov, A. A. Tsarelunga</i> MYCOBIOTA IN THE BOTTOM GROUNDS OF THE GORYACHINSKY THERMAL SPRING .....	72

## РАСПРОСТРАНЕНИЕ И РОЛЬ ГРИБОВ И ГРИБОПОДОБНЫХ ОРГАНИЗМОВ В ЗООПЛАНКТОНЕ ПРЕСНОВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ (ОБЗОР)

Л. В. Воронин<sup>1, \*</sup>, С. М. Жданова<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Ярославский государственный педагогический университет им. К.Д. Ушинского  
150000 Ярославль, ул. Республиканская, 108/1, e-mail: \*voroninfungi@mail.ru

<sup>2</sup> Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН  
152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский район, e-mail: zhdanova@ibiw.ru

Поступила в редакцию 28.08.2023

Обобщены сведения о видовом составе и распространении микопаразитов зоопланктона: 8 видов Chytridiomycota, 2 – Ascomycota, 7 – микроспоридии, 19 – грибоподобных организмов Oomycota. Приведены известные жизненные циклы, зависимость распространения инфекций от температуры воды, плотности популяций хозяина и паразита, возраста хозяина. Указано наличие сапротрофных видов в планктоне. Они питаются мертвыми обитателями планктона и привнесенными трупами беспозвоночных из наземных условий: 30 видов Chytridiales, 4 – Mucorales и 35 видов грибоподобных Saprolegniales. Приведены сведения о роли грибов в питании зоопланктона, в основном это зооспоры и митоспоровые аскомицеты.

*Ключевые слова:* микопаразиты, сапротрофы, инфицирование, питание зоопланктона.

DOI: 10.47021/0320-3557-2023-7-16

### ВВЕДЕНИЕ

В состав планктонных организмов входят разнообразные представители бактерий, водорослей, животных. Все они неплохо изучены в таксономическом и экологическом аспектах. Но грибы и грибоподобные организмы

исследованы мало [Gleason et al., 2017; Lepère et al., 2019]. Изучение их разнообразия, места и значения в структуре и функционировании водных экосистем очень важны.

### МИКОПАРАЗИТЫ ЗООПЛАНКТОНА

В настоящее время известно немало идентифицированных видов грибов и грибоподобных организмов, паразитирующих на различных беспозвоночных зоопланктерах, но, по-видимому, это далеко не полный список (табл. 1).

В таблицу 1 включены помимо грибов и грибоподобных организмов микроспоридии, группа, положение которой до настоящего времени не получило единого подхода к расположению их в макросистеме эукариот, хотя больше всего признается ее тесное родство с царством Fungi [Соколова, 2009 (Sokolova, 2009)]. В настоящем сообщении мы не рассматриваем их экологическое значение, а о распространении и особенностях биологии микроспоридиев указывали ранее [Voronin, Zhdanova, 2021].

В природных экосистемах существует скрытое распространение паразитов. Исследуя 19 европейских озер, в популяциях дафний выявили три группы микопаразитов: грибы, микроспоридии и оомицеты с помощью секвенирования по rПНК [Wolinska et al., 2009]. Анализ 14 географических локаций дафний (в Чехии, Германии и США) показал, что в тесно локализованных популяциях состав паразитов одинаковый. Авторы считают это результатом паразитической дисперсии [Wolinska et al., 2009].

Большинство известных паразитов принадлежит к настоящим грибам хитридиомице-

там и грибоподобным оомицетам. У них много общего в морфологии, жизненном цикле, приспособленности к условиям среды обитания, что долгое время позволяло объединять их в общую группу фикомицетов [Sparrow, 1960]. По-видимому, паразитические хитридио- и оомицеты являются космополитами, однако к настоящему времени зафиксированы преимущественно в пресных водах умеренных и субтропических поясов северного и южного полушария (табл. 1).

Многие из указанных в таблице 1 видов зарегистрированы один или незначительное количество раз, далеко не у всех изучены биология, жизненный цикл, экология. Очень мало сведений о причинах эпизоотий, вызываемых грибами и грибоподобными организмами, о месте и значении их в пищевых сетях пресноводных экосистем.

Хитридиевые грибы, паразитирующие на беспозвоночных, являются, вероятнее всего, высокоспециализированными паразитами. Наиболее детально изучен *Coelomomyces psorophorae*, описанный в 1921 г. Его жизненный цикл включает диплоидную спорообразующую фазу (спороталлус) и гаплоидную гаметообразующую фазу (гаметоталлус). Грибы разнохозяинные, требующие различных хозяев: одна фаза – личинок жгучих комаров, другая – копе-под. Обе стадии жизненного цикла подвижные.

**Таблица 1.** Микопаразиты зоопланктона в пресноводных экосистемах**Table 1.** Zooplankton mycoparasites in freshwater ecosystems

Виды Species	Хозяева Hosts	Распространение Distributions	Источник Source
<b>Chytridiomycota</b>			
<i>Catenaria anguillulae</i> Sorokin	нематоды	США, Великобритания	Gleason et al., 2010
<i>Coelomomyces psorophore</i> Couch	<i>Daphnia</i> spp.	Италия, Австралия, Новая Зеландия, США	Whisler et al., 1975
<i>Olpidium gregarium</i> (Nowak.) Schroet.	Коловратки pp. <i>Brachionus</i> , <i>Euchlanis</i> (яйца и взрослые особи)	Россия (Ленинградская, Московская обл.), Япония, США	Голубева, 1995 (Golubeva, 1995)
<i>O. pseudosporearum</i> Scherff.	Амебы <i>Pseudospora parasitica</i> , <i>Pseudosporopsis bacillariacearum</i> (в зооцистах)	Венгрия	Голубева, 1995 (Golubeva, 1995)
<i>O. vampirellae</i> Scherff.	Амебы <i>Vampirella</i> (в зооцистах)	Венгрия	Голубева, 1995 (Golubeva, 1995)
<i>Polycarium leave</i> Stempell	<i>Daphnia pulex</i>	Чехия, США, Германия, Гренландия	Green, 1974; Jonson et al., 2006
<i>Rhizophydium gibbosum</i> (Zopf) Fisher	Коловратки, нематоды	Россия (Курильские о-ва), США, Бразилия	Голубева, 1995 (Golubeva, 1995)
<i>Septosperma rhizophydii</i> Whiffen	Цисты беспозвоночных	Россия (о. Врангеля), Великобритания	Голубева, 1995 (Golubeva, 1995)
<b>Ascomycota</b>			
<i>Metschnikowia bicuspidata</i> (Metschn.) Kamenski T.	<i>Daphnia magna</i> , <i>D. pulex</i> , <i>D. longispina</i>	Финляндия, в наскальных озерах	Ebert, 2005
<i>M. diana</i> Green	<i>D. pulex</i>	Эквадор	Green, 1974
<b>Микроспоридии</b>			
<i>Agglomerata cladocera</i> Pfeifer	<i>D. magna</i>	Англия, Россия (Новосибирская обл.)	Larson et al., 1996; Соколова, 2009 (Sokolova, 2009)
<i>Binucleata daphniae</i> Refardt, Decaestecker, Jonson, Vavra	<i>D. magna</i>	Бельгия	Refardt et al., 2008
<i>Flabelliforma magnivora</i> Larsson	<i>D. magna</i>	Финляндия, в наскальных озерах	Ebert, 2005
<i>Glugoides intestinalis</i> (Chatton) Larsson	<i>D. magna</i> , <i>D. pulex</i>	Финляндия, в наскальных озерах	Ebert, 2005
<i>Larssonia obtusa</i> Vidtman, Sokolova	<i>D. magna</i> , <i>D. pulex</i> , <i>D. longispina</i>	Финляндия, в наскальных озерах	Ebert, 2005
<i>Octosporea bayeri</i> Jirovec	<i>D. magna</i>	Финляндия, в наскальных озерах	Ebert, 2005
<i>Ordospora colligata</i> Larsson	<i>D. magna</i>	Финляндия, в наскальных озерах	Ebert, 2005
<b>Грибоподобные организмы – Chromista</b>			
<b>Oomycota</b>			
<i>Aphanomyces daphniae</i> Prowse	<i>Daphnia hyalina</i> var. <i>lacustris</i> , <i>D. hyalina</i> , <i>D. pulex</i>	Шотландия, Финляндия, Польша	Czeczuga et al., 2015
<i>A. patersonii</i> Scott	<i>Daphnia</i> sp., <i>D. cucullata</i>	США (Мичиган), Россия (оз. Плещеево)	Scott, 1961; Voronin, Zhdanova, 2021
<i>A. bosminae</i> Scott	<i>Bosmina</i> sp., <i>Cyclops</i> sp., <i>Daphnia cucullata</i>	США (Мичиган), Польша, Россия (оз. Плещеево)	Voronin, Zhdanova, 2021; Czeczuga et al., 2015
<i>A. acinetophagus</i> Bartsch et Wolf	<i>Acineta flava</i> , разные беспозвоночные	США (Висконсин), Польша	Scott, 1961; Czeczuga et al., 2015
<i>A. hydatinae</i> Valkanov	<i>Epiphanes senta</i> , разные беспозвоночные	Болгария	Scott, 1961; Czeczuga et al., 2015
<i>A. americanus</i> (Bartsch et Wolf) Scott	<i>Lecane (Monostyla)</i> sp., разные беспозвоночные	США (Висконсин), Польша	Scott, 1961
<i>A. ovidestruens</i> Glicklhorn	<i>Diaptomus gracialis</i> , разные беспозвоночные	Германия, Польша, Аргентина (Патагония)	Scott, 1961; Czeczuga et al., 2015; Garcia et al., 2018, 2020



Виды Species	Хозяева Hosts	Распространение Distributions	Источник Source
<i>Lagenidium giganteum</i> Schenk	<i>Daphnia</i> sp. Copepoda	Канада	Batko, 1975
<i>Blastulidium paedophthorum</i> Perez	<i>Bosmina obtusirostris</i> , <i>Camptocercus lilljeborgi</i> , <i>Ceriodaphnia megops</i> , <i>Chydorus sphaericus</i> , <i>Daphnia obtusa</i> , <i>D. longispina</i> , <i>D. magna</i> , <i>D. ambigua</i> , <i>Eurycercus lamellatus</i> , <i>Pleuroxus laevis</i> , <i>Scapholeberis mucronata</i> , <i>Sida crystallina</i> , <i>Simocephalus vetulus</i>	Англия, Финляндия, Франция, Дания, США	Green, 1974
<i>Leptolegnia caudata</i> de Bary	<i>Leptodora kindti</i>	Дания, Италия	Green, 1974
<i>Myzocytiopsis humicola</i> (G.L. Barron et Perey) M.W. Dick	Зоопланктон (вид не указан)	Бразилия	Rocha et al., 2017
<i>M. papillata</i> (G.L. Barron) M.W. Dick	Зоопланктон (вид не указан)	Бразилия	Rocha et al., 2017
<i>M. vermicola</i> (Zopf) M.W. Dick	Зоопланктон (вид не указан)	Бразилия	Rocha et al., 2017
<i>M. zoophthora</i> (Sparrow) M.W. Dick	<i>Lecane</i> sp.	Бразилия	Rocha et al., 2017
<i>Pythium daphniarum</i> Petersen	<i>Daphnia cucullata</i> , <i>D. hyalina</i> , <i>D. magna</i> , <i>Bosmina coregoni</i>	Дания, Англия	Batko, 1975
<i>Pythium flevoense</i> Plaats-Niterk	<i>Daphnia</i> sp.	Нидерланды, Аргентина (Патагония)	Пыстина, 1998 (Pystina, 1998), Garcia et al., 2020
<i>P. jirovecii</i> Ceip	<i>Daphnia pulex</i>	Чехословакия	Пыстина, 1998 (Pystina, 1998)
<i>Saprolegnia</i> sp.	<i>Chydorus sphaericus</i>	Польша	Wolska, Mazurkiewicz-Zapałowicz, 2013
<i>Sommerstorffia spinosa</i> Arn.		Польша	Proba, 1979

Одна из них включает плавающие гаплоидные (+ и –) споры, образующиеся при мейозе. Входящие в контакт с копеподами споры инцистируются, покрываясь хитиновой кутикулой, и дают увеличение числа многих редуцированных + и – гаплоидных гаметоталлиев в полости тела хозяина. Эти таллии растут в хозяине, и зрелые образуют + и – гаметы, которые выходят из тела копепод сразу после их смерти. Слияние гамет происходит внутри или снаружи хозяина, образуя подвижные диплоидные зиготы – вторичную инфицирующую фазу. Контактируя с личинками комаров, эти зиготы инцистируются, затем продуцируют апрессорий и проникающую трубку. Далее они входят через кутикулу личинки в нижележащие эпидермальные клетки, и протопласт гриба перемещается в них. Протопласт гриба постепенно развивается в спороталлус, который входит в полость тела личинки, увеличивается в размерах и формирует дискретные единицы, известные как гифальные тела. Они растут и развиваются в диплоидный мицелий, на котором формируются терминальные покоящиеся спорангии. Эти спорангии

образуются в таком количестве, что полностью заполняют мертвых или умирающих личинок. Дезинтеграция личинок приводит к выходу покоящихся спорангиев в окружающую воду. При подходящих условиях в этих спорангиях происходит мейоз, приводящий к выходу многочисленных гаплоидных подвижных спор, которые способны инфицировать копеподы [Sigee, 2005; Gleason et al., 2010].

Паразитические хитридиомикеты инфицируют и виды кладоцер зоопланктона. Так, П. Джонсон с соавторами сообщают об инфекции *Daphnia pulicaria* хитридиомикетом *Polycarium laeve* в 14 озерах США, которая привела к увеличению смертности, редукции роста и размножения дафнии [Jonson et al., 2006]. Данные 2003 г. показали, что плодовитость и распространение инфекции были в обратно пропорциональной зависимости. Распространение инфекции было наивысшим поздней зимой и ранней весной (>80%), когда озера были замерзшими, и самым низким в течение позднего лета (<1%). Эпидемия привела к резкому снижению плотности популяции хозяина (<99%). При предгибели хозяина *P. laeve* фор-

мировал толстостенные спорангии, которые систематически наблюдались на последних стадиях инфекции. Гриб располагается в полости тела, после гибели хозяина жгутиковые зооспоры выходят из спорангия через выводящий сосочек. Зооспоры заражают другие особи с помощью горизонтальной трансмиссии, но заражение может происходить через свободно живущую стадию. *P. laeve* может оказывать регуляторное влияние на популяции дафнии в озерных экосистемах.

Величина инфекции находится в линейной зависимости от размеров дафний. При этом количество инфицированных хозяев больше, чем неинфицированных [Jonson et al., 2006]. Незрелые дафнии инфицируются редко. Только 0.35% инфицированных дафний содержат яйца, что свидетельствует о влиянии инфекции на размножение хозяина. В мертвых особях в среднем обнаружено  $290.9 \pm 91.3$  спорангия на одного хозяина. Зооспоры при температуре  $+5^{\circ}\text{C}$  выходят за 48 ч после гибели хозяина. Через несколько часов подвижности зооспоры теряют жгутик и инцистируются на подходящем субстрате. Иногда зооспоры соединяются попарно, и наличие двухжгутиковых спор говорит о том, что изогаметные зооспоры могут сливаться. Более крупные, многожгутиковые стадии наблюдаются очень редко.

Уровень инфекции *Daphnia pulicaria* свободноплавающими зооспорами зависит от разных клонов и возраста дафний, температуры воды, светового режима и солевого состава воды. Инфицированные дафнии имеют подавленные гонады. Дафнии гибнут за 42 сут инфекции. В первое время грибок не имеет оболочки и практически не виден в световой микроскоп [Jonson et al., 2006]. *Catenaria anguillulae* дает высокий уровень инфицирования при pH 8–9, а pH менее 5 предотвращает инфицирование [Gleason et al., 2010].

Кроме хитридиомикетов паразитами зоопланктона являются и оомицеты. Одним из первых в 1921 г. был описан *Blastulidium paedophthorum* во Франции на *Daphnia obtusa*, *Chydorus sphaericus*. Относительно длительные наблюдения за инфекцией копепоид, вызываемой этим видом, были проведены в Англии в 1959–1963 гг. [Green, 1974]. Инфекция *Simocephalus velutis* была выявлена в октябре 1960 г., хотя до этого наблюдения, проводившиеся в течение 21 мес, паразитов не обнаруживали. Вероятно, причиной необнаружения паразита могло быть его действие по разрушению пигмента хозяина, когда яйца хозяев и сами паразиты становятся плохо видимыми белыми. Инфицирование продолжалось и

в ноябре–декабре, пик заражения в 45% был отмечен 19 декабря, при этом данный паразит был отмечен и на других видах – *Sida crystallina*, *Eurycercus lamellatus*, *Scapholeberis mucronata*. Инфекция исчезла в конце января, вновь появилась в марте 1961 г. и существовала до конца года. В сентябре была отмечена и на *Ceriodaphnia megops*.

В эвтрофном озере в штате Атланта (США) паразитический вид из рода *Pythium* инфицирует коловраток р. *Asplanchna* (от 29 до 41%) за 17–56 сут [Thomas, Housley et al., 2011]. Некоторые виды сапролегниевых грибов из рода *Leptolegnia* паразитируют на рачках и коловратках. В Бразилии обнаружено 5 видов *Myzocytiopsis* (оомицеты), паразитирующих на зоопланктоне (нематоды, коловратки, бокоплавцы) [Rocha et al., 2017]. На озере в Польше микопаразит *Saprolegnia* sp. порастил 0.8% популяции *Chydorus sphaericus* и 6.7% всех кладоцер, причем поражение отмечено весной [Wolska, Mazurkiewicz-Zapałowicz, 2013].

В июле 2019 г. зафиксирована инфекция *Daphnia cucullata* оомицетом *Aphanomyces pateronii* с экстенсивностью инвазии 42% [Voronin, Zhdanova, 2021]. Наиболее были поражены дафнии эпилимниона глубоководных участков оз. Плещеево (Ярославская обл.). В озерах Апеннин обнаружено возрастание зараженности самок *Eudiaptomus intermedius* до 40–89% оомицетом *Aphanomyces* sp. в конце репродуктивной фазы копепоиды. Гифы сначала локализуются в брюшном отделе самок, а потом развиваются и на яйцах. Присутствие гиф не мешает спариванию и прикреплению сперматозоидов [Rosetti, 2005]. В Новой Зеландии максимальное инфицирование *Boeckella hamata* оомицетом *Aphanomyces* в водоеме с питьевой водой отмечалось в течение зимнего и весеннего сезонов, достигая 80%. При этом влияние света и температуры на распространение паразита не отмечено. Однако инфицирование зоопланктона характерно при невысоких температурах воды. Для всех оомицетов характерно предпочтение относительно низких температур [Voronin, 2008], хотя для паразитических видов из сем. Saprolegniaceae отмечен широкий температурный диапазон [Jonson et al., 2006]. Наличие дафний в водоеме снижает распространение афаномикетов в популяции *Boeckella hamata*, что авторы называют “дружеской конкуренцией” [Valois, Buns, 2016].

Первые сведения о микопаразите принадлежат И.И. Мечникову. Он описал в 1884 г. одноклеточный дрожжевой организм на *Daphnia magna*. По современной номенклатуре это *Metschnikowia bicuspidata* (Metschn.)

Т. Kamiński, дрожжевой организм из отдела Ascomycota, Saccharomycotina, Saccharomycetes. Удлиненные (игловидные) его клетки проходят через стенки пищеварительного тракта и проникают в полость тела дафнии. В условиях мезокозма экспериментальные исследования показали уменьшение плотности популяции и снижение продуктивности дафнии при развитии *M. bicuspidata*, вирулентность паразита возрастает при повышении температуры воды от 17 до 20°C [Hall et al., 2011].

Этот же дрожжевой гриб указывается на *Daphnia magna*, *D. pulex*, *D. longispina* как внеклеточный паразит в полости тела в озерах архипелага Tvärminne в южной Финляндии, у него горизонтальная трансмиссия от мертвого хозяина [Erbert, 2005].

Эксперименты во взаимоотношениях хозяина (разные виды дафнии – *D. dentifera*, *D. magna*, *D. laevis*, *D. galeata*) и паразита (*Metschnikowia bicuspidata*) показали влияние на них антропогенных загрязнителей ( $\text{NaNO}_3$ ) и температуры [Dallas, 2016]. Загрязнение способствует большему заражению взрослых хозяев, при более низкой температуре (12°C) движение клеток паразита более активно. В то же время для озер в Апеннинах максимальное количество паразитов отмечено в малопродуктивных озерах, а в умеренных по продуктивности не наблюдается [Rosetti, 2005].

Среди паразитов выделяют облигатные и факультативные паразиты, однако, критерии

#### САПРОТРОФНЫЕ ГРИБЫ И ГРИБОПОДОБНЫЕ ОРГАНИЗМЫ В ЗООПЛАНКТОНЕ

Известно большое количество видов водных грибов и грибоподобных организмов, преимущественно развивающихся сапротрофно, на мертвых личинках, яйцах, имаго насекомых в воде [Scott, 1961]. Э.З. Коваль в определителе приводит сведения об энтомофильных грибах, развивающихся в воде (30 видов пор. Chytridiales и 4 – пор. Mucorales), и грибоподобных организмах (35 видов пор. Saprolegniales) [Коваль, 1974 (Koval, 1974)]. Однако

#### ГРИБЫ И ГРИБОПОДОБНЫЕ ОРГАНИЗМЫ В ПИТАНИИ ЗООПЛАНКТОНА

Многие авторы [Sige, 2005; Kagami et al., 2007; Gleason et al., 2008] указывают зооспоры хитридиомицетов и оомицетов как источник пищи для зоопланктона, подчеркивая их содержание (наличие азота, фосфора, серы, витаминов), богатство жирными кислотами и холестерином, способствующими росту и размножению ракообразных [Gleason et al., 2008].

Хитридиевые паразитические грибы играют значительную роль в пищевых цепях планктонных организмов. Эксперимент показал, что дафнии, питающиеся крупными диато-

для разделения этих категорий очень субъективны и неточны, т.к. в результате новых исследований грибы из одной группы приходится переносить в другую. Их влияние на хозяев (численность, плодовитость и т.д.) зависит от условий внешней среды. Существует также деление паразитов на летальных и нелетальных [Batko, 1975].

Позже предложено паразитов беспозвоночных среди бластокладиевых стали разделять по особенностям их биологии на три группы: биотрофы (используют живые клетки хозяина), гембиотрофы (занимают промежуточное положение между биотрофами и некротрофами) и некротрофы (убивают живые клетки токсинами или цитотоксичными ферментами, а затем используют их), что подходит и для паразитов из других групп [Gleason et al., 2010].

Вероятнее всего переход от сапротрофности к паразитизму у митоспоровых грибов (дейтеромицетов) связан с их нитрогенной зависимостью, которая эволюционировала по способу использования беспозвоночных и других мелких животных в качестве дополнительного источника пищи, и происходил переход от хищничества (при котором животное убивается до потребления в пищу) к паразитизму (при котором животное остается пищей до его смерти). Паразитические и хищные дейтеромицеты атакуют широкий круг организмов, включая бактерии, копеподы, амёбы, другие грибы и нематоды [Sige, 2005].

указанные в определителе субстраты, равно как и живые особи, присутствуют в нейстоне и плейстоне (личинки комаров и др.), там же находятся и случайно попадающие в воду мертвые из воздушно-наземной среды (мухи, муравьи и т.д.). Некоторые микопаразиты копепод после гибели хозяина функционируют как сапротрофы планктона. В состав планктона могут перемещаться и субстраты с сапротрофами из нейстона и плейстона.

мовыми водорослями *Asterionella formosa*, инфицированными хитридиомицетом *Zygorhizidium*, имеют значительно большую скорость роста, чем питающиеся неинфицированными диатомеями [Kagami et al., 2007]. Нами зафиксировано массовое развитие на дафнии паразитического оомицета *Aphanomyces patersonii* в эпилимнионе оз. Плещеево с температурой воды 18.7–20.5°C [Voronin, Zhdanova, 2021]. При этом в придонном слое воды наблюдалось пониженное содержание кислорода, что вызвало перемещение планктона и основного хо-

лодолюбивого планктофага ряпушки *Coregonus albula* в эпилимнион [Герасимов и др., 2019 (Gerasimov et al., 2019)]. Таким образом, ряпушка может питаться обогащенным кормом в виде инфицированных дафний.

Для многих обитателей планктона, нейстона и плейстона грибы и грибоподобные организмы (в основном их споры), не являющиеся их паразитами или сапротрофами, развиваются на суше, попадают в воду чаще всего в результате смыва, составляя так называемую заспоренность, являются пищей животных гидробионтов.

Исследовано содержание этих грибов в пищеварительной системе 6 видов личинок комаров III–IV возрастных стадий в мелководьях Рыбинского водохранилища и дельты Волги. Общий состав микобиоты личинок включает 63 вида грибов, относящихся к 23 родам, и процент их заспоренности достаточно высок (до 90%). В личинках зоны Рыбинского водохранилища доминируют *Botrytis cinerea* Pers.: Fr., *Cladosporium avellaneum* de

Vries, *Fusarium gibbosum* Appl. et Wr., *Phoma cava* Shulz., в дельте Волги – *Cadosporium elatum* (Harz) Nannf., *Fusarium oxysporum* Schlecht., *Penicillium brevicompactum* Dierkx (в публикации указан синоним *P. stoloniferum* Thom), *P. fellutanum* Biourge, *Trichoderma viride* Pers.: Fr. [Бравина, 1987 (Bravina, 1987)].

Все выявленные виды являются сапротрофами, и их нахождение в пищеварительной системе показывает, что они являются пищей для личинок. Однако, из выявленных грибов *Aspergillus flavus* Link: Fr., *A. niger* v. Tiegh., *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill., *Fusarium oxysporum* патогенны для кровососущих комаров.

Нами было проведено исследование содержания диаспор грибов в пищеварительной системе кладоцер и копепоид в оз. Плещеево (Ярославская обл.). Использовали интегральные пробы и посев для выявления микологического содержимого пищеварительной системы на агаризованную среду Чапека с антибиотиком (табл. 2).

**Таблица 2.** Грибы в питании зоопланктона

**Table 2.** Fungi in feeding of zooplanktons

Дата Date	Виды зоопланктона Zooplankton species	Количество особей с диаспорами (%) Number of specimens with diaspores (%)	Виды грибов Fungi species
5.07.2021	<i>Daphnia cucullata</i>	37	<i>Fusarium solani</i> (Mart.) Sacc. <i>F. sporotrichoides</i> Sherb.
	<i>Eudiaptomus graciloides</i>	54	<i>Penicillium cyclopium</i> Westling <i>Phoma herbarum</i> Westend
5.08.2021	<i>Daphnia cucullata</i>	30	Стерильный светлый мицелий <i>Aspergillus niger</i> Tiegh. <i>Cladosporium macrocarpum</i> Preuss <i>Penicillium</i> sp.
	<i>Daphnia cristata</i>	50	<i>Trichoderma viride</i> Pers. Стерильный серый мицелий <i>Cladosporium avellaneum</i> G.A. de Vries <i>C. sphaerospermum</i> Penz. <i>Penicillium cyclopium</i> Westling <i>Penicillium</i> sp. Стерильный мицелий с хламидоспорами

В питании кладоцер выявлены терригенные микромицеты, конидии которых способны длительное время находиться во взвешенном состоянии в воде. Они в большом количестве поедаются рыбами [Voronin, 2014]. Среди

микромицетов присутствуют диаспоры патогенов, *Fusarium solani*, *F. sporotrichoides*, *Aspergillus niger*, однако, в публикациях есть только указание на патогенность этих видов для зоопланктона [Wurzbacher et al., 2010].

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Распространение пресноводных грибов в географическом отношении может быть ограничено тропическими, умеренными или холодноводными условиями обитания, но есть и космополиты. Грибные сообщества (комплексы) и таксономический состав меняются в зависимости от географической широты, высоты

территории над уровнем моря, pH, сезона, турбулентности, температуры, продолжительности нахождения хозяина (субстрата) в воде [Calabon et al., 2020]. Грибы и грибоподобные организмы находятся в разнообразных отношениях с различными организмами зоопланктона. Они используют фито- и зоопланктон

в качестве пищи как биотрофы и сапротрофы, но и сами (зооспоры, конидии, талломы) являются пищей зоопланктона.

Исследования грибов и грибоподобных организмов в пресных водах еще далеки до представлений об их разнообразии, особен-

ностях экологии, месте в экосистемах. Ведущие микологи формулируют необходимость исследований грибов в пресных водах по разным направлениям, в том числе их связи с планктоном [Calabon et al., 2023].

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бравина И.В. Микофлора комаров мелководных зон Рыбинского водохранилища и дельты Волги // Микология и фитопатология. 1987. Т. 21, Вып. 1. С. 8–13.
- Герасимов Ю.В., Малин М.И., Борисенко Э.С., Жданова С.М., Цветков А.И., Смирнов А.К. Пищевое поведение и питание ряпушки (*Coregonus albula*) в озере Плещеево в период температурной стратификации // Озера Евразии: проблемы и пути их решения. Материалы II Международной конференции. Казань: Академия наук республики Татарстан, 2019. С. 234–239.
- Голубева О.Г. Chytridiomycetes. Вып. 1. Пор. Chytridiales. СПб.: Мир и семья, 1995. 168 с.
- Коваль Э.З. Определитель энтомофильных грибов СССР. Киев: Наукова думка, 1974. 260 с.
- Пыстина К.А. Род *Pythium* Pringsh. Определитель грибов России: Класс Оомикеты. Вып. 2. СПб.: Наука, 1998. 126 с.
- Соколова Ю.Я. Происхождение микроспоридий и их положение в системе эукариот // Микология и фитопатология. 2009. Т. 43, Вып. 3. С. 177–192.
- Batko A. Zarys hydromikologii. Warszawa: PWN, 1975. 478 p.
- Calabon M.S., Hyde K.D., Jones E.B.G., Bao D.F., Bhunjun C.S., Phukhamsakda C., Shen H.W., Gentekaki E., Al Sharie A.H., Barros J., Chandrasiri K.S.U., Hu D.M., Hurdeal V.G., Rossi W., Valle L.G., Zhang H., Figueroa M., Raja H.A., Seena S., Song H.Y., Dong W., El-Elimat T., Leonardi M., Li Y., Li Y.J., Luo Z.L., Ritter C.D., Strongman D.B., Wei M.J., Balasuriya A. Freshwater Fungal Biology // Mycosphere. 2023. Vol. 14. № 1. P. 195–413. DOI: 10.5943/mycosphere/14/1.
- Calabon M.S., Hyde K.D., Jones E.B.G., Chandrasiri S., Dong W., Fryar S.C., Yang J., Luo Z., Lu Y.Z., Bao D.F., Boonmee S. www.freshwaterfungi.org, an online platform for the taxonomic classification of freshwater fungi // Asian Journal of Mycology. 2020. Vol. 3. № 1. P. 419–445. DOI: 10.5943/ajom/3/1/14.
- Czczuga B., Czczuga-Semeniuk E., Semeniuk-Grell A. Ecological diversity and economical importance of species from *Aphanomyces* genus // Afr. J. Agric. Res. 2016. Vol. 10 (48). P. 4356–4363. DOI: 10.5897/AJAR2015.9136.
- Dallas T. Biotic and abiotic factors influencing hostpathogen dynamics in a zooplankton-fungus system. Athens; Georgia: University of Georgia, 2016. 189 p.
- Ebert D. Ecology, Epidemiology, and Evolution of Parasitism in *Daphnia* [Internet]. Bethesda (MD): National Library of Medicine (US), National Center for Biotechnology Information. 2005. Available from: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/entrez/query.fcgi?db=Books>
- Garcia R.D., Jara F.G., Steciow M.M., Reissing M. Oomycete parasites in freshwater copepods of Patagonia: effects on survival and recruitment // Dis. Aquat. Org. 2018. Vol. 129. P. 128–134.
- Garcia R.D., Jara F.G., Steciow M.M. Record of parasitic oomycetes on neotropical copepods in aquatic environments of Northwestern Patagonia (Argentina) // Acta Limnologica Brasiliensis. 2020. Vol. 32. e16. DOI: 10.1590/S2179-975X0719.
- Gleason F.H., Kagami M., Leferve E., Sime-Ngando T. The ecology of chytrids in aquatic ecosystems: roles in food web dynamics // Fungal biology reviews. 2008. Vol. 22. № 1, P. 17–25. DOI: 10.1016/j.fbr.2008.02.001.
- Gleason F.H., Marano A.V., Jonson P., Martin W.W. Blastocladian parasites of invertebrates // Fungal Biology Reviews. 2010. Vol. 24. № 1. P. 56–67. DOI: 10.1016/j.fbr.2010.03.004.
- Gleason F.H., Marano A.V., Lilje O., Lange L. What has happened to the ‘aquatic phycomycetes’ (sensu Sparrow)? Part I: A brief historical perspective // Fungal Biology Reviews. 2017. Vol. 32. P. 26–33. DOI: 10.1016/j.fbr.2017.09.01.
- Green J. Parasites and epibionts of Cladocera // Trans. Zool. Soc. London. 1974. Vol. 32. P. 417–515.
- Hall S.R., Recker C.R., Duffy M.A., Cáceres C.E. Epidemic size determines population level effects of fungal parasites on *Daphnia* hosts // Oecologia. 2011. Vol. 166. P. 833–842. DOI: 10.1007/s00442-011-1905-4.
- Johnson P.T.J., Stanton D.E., Preu E.R., Forshay K.J., Carpenter S.R. Dining on disease: how interactions between infection and environment affect predation risk // Ecology. 2006. Vol. 87. P. 1973–1980. DOI: 10.1890/0012-9658(2006)87[1973:DODHIB]2.0.CO;2.
- Jonson P.T.J., Longcore J.E., Stanton D.E., Carnegie R.B., Shields J.D., Preu E.R. Chytrid infections of *Daphnia pulex*: development, ecology, pathology and phylogeny of *Polycarium laeve* // Freshwater Biology. 2006. Vol. 51. P. 634–648. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2006.01517.x.
- Kagami M., von Elert E., Ibelings B.W., de Bruin A., Van Donk E. The parasitic chytrid, *Zygorhizidium*, facilitates the growth of the cladoceran zooplankters, *Daphnia*, in cultures of the inedible alga, *Asteroinella* // Proc. R. Soc. 2007. Vol. 274. P. 1561–1566. DOI: 10.1098/rspb.2007.0425.
- Larson J.I.R., Ebert D., Várva J. Ultrastructural study of *Glugea cladocera* Pfeiffer, 1895, and transfer to the genus *Agglomerata* (Microspora, Dubosqiidae) // Europ. J. Protistol. 1996. Vol. 32. № 4. P. 412–422.

- Lepère C., Domaizon I., Humbert J.-F., Jardillier L., Hugoni M., Debroas D. Diversity, spatial distribution and activity of fungi in freshwater ecosystems // Peer J. 2019. 7. e6247. DOI: 10.7717/peerj.6247.
- Próba D. Appearance of *Sommerstorffia spinosa* Arnaudov in Poland // Bull. Acad. Polon. Sci. C1. II. 1979. Vol. 27. № 8. P. 631–633.
- Refardt D., Decaestecker E., Jonson P.T.J., Várva J. Morphology, molecular phylogeny, and ecology of *Binucleata daphniae* n.g., n.sp. (Fungi, Microsporidia), a parasite of *Daphnia magna* Straus, 1820 (Crustacea: Branchipoda) // J. Eucaryot. Microbiol. 2008. Vol. 55. № 5. P. 393. DOI: 10.1111/j.1550-7408.2008.00341.x.
- Rocha J.R.S., Rocha F.P., Machado J.L. O gênero *Myzocytopsis* (Oomycota) no estado Piauí: novos registros para o Brasil // Gala Scienta. 2017. Vol. 11. № 1. P. 98–115. DOI: 10.22478/ufpb.1981-1268.2017v11n1.34865.
- Rosetti G. Fungal parasitism in freshwater calanoid population: ecological consequences and possible mechanisms involved in the infection process // Hydrobiologia. 2005. Vol. 548. P. 167–176. DOI: 10.1007/s10750-005-4168-4.
- Scott W.W. A monograph of the genus *Aphanomyces* // Technical Bulletin. Virginia Agricultural experiment station. 1961. 95 p.
- Sigee D.C. Freshwater microbiology. Biodiversity and dynamic interactions of microorganisms in the aquatic environment. Chichester: John Wiley et sons LTD, 2005. 524 p.
- Sparrow F.K. Aquatic Phycomycetes. Ann Arbor: University of Michigan Press, 1960. 1188 p.
- Thomas S.H., Housley J.M. The ecology and phylogeny of oomycete infections in *Asplancha* rotifers // Freshwater Biology. 2011. Vol. 56. № 2. P. 384–394. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2010.02505.x.
- Valois A.E., Bruns C.W. Parasites as prey: *Daphnia* reduce transmission of an oomycete broodparasite in the calanoid copepod *Boeckella* // J. Plankton Res. 2016. Vol. 38, № 5. P. 1281–1288. DOI: 10.1093/plankt/fbw055.
- Voronin L.V. Terrigenous Micromycetes in Freshwater Ecosystems (Review) // Inland Water Biology. 2014. Vol. 7. № 4. P. 352–356. DOI: 10.1134/S1995082914040191.
- Voronin L.V. Zoosporic fungi in freshwater ecosystems // Inland Water Biology. 2008. Vol. 1. № 4. P. 341–346. DOI: 10.1134/S1995082908040056.
- Voronin L.V., Zhdanova S.M. Mycoparasite Infection of *Daphnia cucullata* Sars, 1862 (Crustacea, Cladocera, Daphniidae) in Lake Pleshcheyevo (Yaroslavl Oblast, Russia) // Inland Water Biology. 2021. Vol. 14, № 6. P. 792–796. DOI: 10.1134/S1995082921060146.
- Whisler H.C., Zebold S.L., Shemanchuk J.A. Life history of *Coelomomyces psorophorae* // Proc. Nant. Acad. Sci. U.S.A. 1975. Vol. 72. P. 693.
- Wolinska J., Giessler S., Koerner H. Molecular identification and hidden diversity of novel *Daphnia* parasites from European lakes // Appl. Environ. Microbiol. 2009. Vol. 75. № 22. P. 7051–7059. DOI: 10.1128/AEM.01306-09.
- Wolska M., Mazurkiewicz-Zapałowicz K. Parasites of zooplankton and periphyton assemblages in the littoral zone of lakes in Drawa National Park, Poland // Acta Mycol. 2013. Vol. 48. № 1. P. 51–59. DOI: 10.5586/am.2013.007.
- Wurzbacher C.M., Bärlocher F., Grossart H.-P. Fungi in lake ecosystems // Aquat Microb Ecol. 2010. Vol. 59. P. 125. DOI: 10.3354/ame01385.

## REFERENCES

- Batko A. Zarys hydromikologii. Warszawa, PWN, 1975, 478 p.
- Bravina I.A. Mikoflora komarov melkovodnykh zon Rybinskogo vodokhranilishcha i delty Volgi [Mosquitoes mycoflora on the shoals of Rybinsk reservoir and the Volga delta]. *Mikologiya i fitopatologiya*, 1987. vol. 21, no. 1, pp. 8–13. (In Russian)
- Calabon M.S., Hyde K.D., Jones E.B.G., Bao D.F., Bhunjun C.S., Phukhamsakda C., Shen H.W., Gentekaki E., Al Sharie A.H., Barros J., Chandrasiri K.S.U., Hu D.M., Hurdeal V.G., Rossi W., Valle L.G., Zhang H., Figueroa M., Raja H.A., Seena S., Song H.Y., Dong W., El-Elmat T., Leonardi M., Li Y., Li Y.J., Luo Z.L., Ritter C.D., Strongman D.B., Wei M.J., Balasuriya A. Freshwater Fungal Biology. *Mycosphere*, 2023, vol. 14, no. 1, pp. 195–413. doi: 10.5943/mycosphere/14/1.
- Calabon M.S., Hyde K.D., Jones E.B.G., Chandrasiri S., Dong W., Fryar S.C., Yang J., Luo Z., Lu Y.Z., Bao D.F., Boonmee S. www.freshwaterfungi.org, an online platform for the taxonomic classification of freshwater fungi. *Asian Journal of Mycology*, 2020, vol. 3, no. 1, pp. 419–445. doi: 10.5943/ajom/3/1/14.
- Czeczuga B., Czeczuga-Semeniuk E., Semeniuk-Grell A. Ecological diversity and economical importance of species from *Aphanomyces* genus. *Afr. J. Agric. Res.*, 2015, vol. 10, no. 48, pp. 4356–4363. doi: 10.5897/AJAR2015.9136.
- Dallas T. Biotic and abiotic factors influencing host-pathogen dynamics in a zooplankton-fungus system. Athens; Georgia, University of Georgia, 2016, 189 p.
- Ebert D. 2005. Ecology, Epidemiology, and Evolution of Parasitism in *Daphnia* [Internet]. Bethesda (MD): National Library of Medicine (US), National Center for Biotechnology Information. Available from: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/entrez/query.fcgi?db=Books>
- Garcia R.D., Jara F.G., Steciow M.M., Reissing M. Oomycete parasites in freshwater copepods of Patagonia: effects on survival and recruitment. *Dis. Aquat. Org.*, 2018, vol. 129, pp. 128–134. doi: 10.3354/dao03240.
- Garcia R.D., Jara F.G., Steciow M.M. Record of parasitic oomycetes on neotropical copepods in aquatic environments of Northwestern Patagonia (Argentina). *Acta Limnologica Brasilienses*, 2020, vol. 32, e16. doi: 10.1590/S2179-975X0719.
- Gerasimov Yu.V., Malin M.I., Borisenko E.S., Zhdanova S.M., Tsvetkov A.I., Smirnov A.K. Pischevoe povedenie i pitanie ryapushki (*Coregonus albula*) v ozere Pleshcheyevo v period temperaturnoj stratifikatsii [Feeding behavior

- and food spectrum of vendace (*Coregonus albula*) in Lake Pleshcheyevo during the period of temperature stratification]. *Ozera Evrazii: problem i puti ih resheniya. Materialy II Mezhdunarodnoj konferencii* [Lakes of Eurasia: problems and solutions. Proceeding II international conference]. Kazan: Akademija nauk respubliki Tatarstan, 2019, vol. 2, pp. 234–239 (In Russian).
- Gleason F.H., Kagami M., Leferve E., Sime-Ngando T. The ecology of chytrids in aquatic ecosystems: roles in food web dynamics. *Fungal biology reviews*, 2008, vol. 22, no. 1, pp. 17–25. doi: 10.1016/j.fbr.2008.02.001.
- Gleason F.H., Marano A.V., Jonson P., Martin W.W. Blastocladian parasites of invertebrates. *Fungal Biology Reviews*, 2010, vol. 24, no. 1, pp. 56–67. doi: 10.1016/j.fbr.2010.03.004.
- Gleason F.H., Marano A.V., Lilje O., Lange L. What has happened to the ‘aquatic phycomycetes’ (sensu Sparrow)? Part I: A brief historical perspective. *Fungal Biology Reviews*, 2017, vol. 32, pp. 26–33. doi: 10.1016/j.fbr.2017.09.001.
- Golubeva O.G. Ordo Chytridiales. Definitorium Fungorum Rossia Fasc. 1. Classis Chytridiomycetes. Petropoli: Mir I semia – XCV, 1995. 168 p. (in Russian)
- Green J. Parasites and epibionts of Cladocera. *Transactions of the Zoological Society of London*, 1974, vol. 32, no. 6, pp. 417–515.
- Hall S.R., Recker C.R., Duffy M.A., Cáceres C.E. 2011. Epidemic size determines population level effects of fungal parasites on *Daphnia* hosts. *Oecologia*, vol. 166, pp. 833–842. doi: 10.1007/s00442-011-1905-4.
- Johnson P.T.J., Stanton D.E., Preu E.R., Forshay K.J., Carpenter S.R. Dining on disease: how interactions between infection and environment affect predation risk. *Ecology*, 2006, vol. 87, pp. 1973–1980.
- Jonson P.T.J., Longcore J.E., Stanton D.E., Carnegie R.B., Shields J.D., Preu E.R. Chytrid infections of *Daphnia pulex*: development, ecology, pathology and phylogeny of *Polycarium laeve*. *Freshwater Biology*, 2006, vol. 51, pp. 634–648. doi:10.1111/j.1365-2427.2006.01517.x.
- Kagami M., von Elert E., Ibelings B.W., de Bruin A., Van Donk E. The parasitic chytrid, *Zygorhizidium*, facilitates the growth of the cladoceran zooplankters, *Daphnia*, in cultures of the inedible alga, *Asterionella*. *Proc. R. Soc.*, 2007, vol. 274, pp. 1561–1566. doi: 10.1098/rspb.2007.0425.
- Koval E.Z. Identification guide of entomophilous fungi of the USSR. Kiev, Naukova dumka, 1974. 260 p. (in Russian)
- Larson J.I.R., Ebert D., Várva J. Ultrastructural study of *Glugea cladocera* Pfeiffer, 1895, and transfer to the genus *Agglomerata* (Microspora, Dubosqiidae). *Europ. J. Protistol.*, 1996, vol. 32, no. 4, pp. 412–422.
- Lepère C., Domaizon I., Humbert J.-F., Jardillier L., Hugoni M., Debroas D. Diversity, spatial distribution and activity of fungi in freshwater ecosystems. *Peer J.*, 2019, vol. 7, e6247. doi: 10.7717/peerj.6247.
- Próba D. Appearance of *Sommerstorffia spinosa* Arnaudov in Poland. *Bull. Acad. Polon. Sci. Series des Sciences Biologiques*, 1979, vol. 27, no. 8, pp. 631–633.
- Pystina K.A. Genus *Pythium* Pringsh, Definitorium Fungorum Rossia. Classis Oomycetes. Fasc. 3. Petropoli: Nauka, 1998. 126 p.
- Refardt D., Decaestecker E., Jonson P.T.J., Várva J. Morphology, molecular phylogeny, and ecology of *Binucleata daphniae* n.g., n.sp. (Fungi, Microsporidia), a parasite of *Daphnia magna* Straus, 1820 (Crustacea: Branchipoda). *J. Eucaryot. Microbiol.*, vol. 55, no. 5, pp. 393–408. doi: 10.1111/j.1550-7408.2008.00341.x.
- Rocha J.R.S., Rocha F.P., Machado J.L. O gênero *Myzocytopsis* (Oomycota) no estado Piauí: novos registros para o Brasil. *Gaia Scientia*, 2017, vol. 11, no. 1, pp. 98–115. doi: 10.22478/ufpb.1981-1268.2017v11n1.34865.
- Rosetti G. Fungal parasitism in freshwater calanoid population: ecological consequences and possible mechanisms involved in the infection process. *Hydrobiologia*, 2005, vol. 548, pp. 167–176. doi: 10.1007/s10750-005-4168-4.
- Scott W.W. A monograph of the genus *Aphanomyces*. *Technical Bulletin. Virginia Agricultural experiment station*, 1961, 95 p.
- Sigee D.C. Freshwater microbiology. Biodiversity and dynamic interactions of microorganisms in the aquatic environment. Chichester, John Wiley et sons LTD, 2005. 524 p.
- Sokolova Yu.Ya. Priskhozheniye mikrosporidiy i ikh polozheniye v sisteme eukariot [Origin of Microsporidia and their systematical position among Eucaryotes]. *Mikologiya i fitopatologiya*, 2009, vol. 43, no 3, pp. 177–192. (In Russian)
- Sparrow F.K. Aquatic Phycomycetes. Ann Arbor, University of Michigan Press, 1960, 1188 p.
- Thomas S.H., Housley J.M. The ecology and phylogeny of oomycete infections in *Asplanchna* rotifers. *Freshwater Biology*, 2011, vol. 56, no. 2, pp. 384–394. doi:10.1111/j.1365-2427.2010.02505.x.
- Valois A.E., Bruns C.W. Parasites as prey: *Daphnia* reduce transmission of an oomycete broodparasite in the calanoid copepod *Boeckella*. *J. Plankton Res.*, 2016, vol. 38, no. 5, pp. 1281–1288. doi: 10.1093/plankt/fbw055.
- Voronin L.V. Zoosporic fungi in freshwater ecosystems. *Inland Water Biology*, 2008. vol. 1, no. 4, pp. 341–346. doi: 10.1134/S1995082908040056.
- Voronin L.V. Terrigenous Micromycetes in Freshwater Ecosystems (Review). *Inland Water Biology*, 2014, vol. 7, no. 4, pp. 352–356. doi: 10.1134/S1995082914040191.
- Voronin L.V., Zhdanova S.M. Mycoparasite Infection of *Daphnia cucullata* Sars, 1862 (Crustacea, Cladocera, Daphniidae) in Lake Pleshcheyevo (Yaroslavl Oblast, Russia). *Inland Water Biology*, 2021, vol. 14, no. 6, pp. 792–796. doi: 10.1134/S1995082921060146.
- Whisler H.C., Zebold S.L., Shemanchuk J.A. Life history of *Coelomomyces psorophorae*. *Proc. Nant. Acad. Sci. U.S.A.*, 1975, vol. 72, no. 2, pp. 693–696. doi: 10.1073/pnas.72.2.693.
- Wolinska J., Giessler S., Koerner H. Molecular identification and hidden diversity of novel *Daphnia* parasites from European lakes. *Appl. Environ. Microbiol.*, 2009. vol. 75, no. 22, pp. 7051–7059. doi: 10.1128/AEM.01306-09.

- Wolska M., Mazurkiewicz-Zapałowicz K. Parasites of zooplankton and periphyton assemblages in the littoral zone of lakes in Drawa National Park, Poland. *Acta Mycol.*, 2013, vol. 48, no. 1, pp. 51–59. doi: 10.5586/am.2013.007.
- Wurzbacher C.M., Bärlocher F., Grossart H.-P. Fungi in lake ecosystems. *Aquat Microb Ecol.*, 2010, vol. 59, no. 2, pp. 125–149. doi: 10.3354/ame01385.

## **DISTRIBUTION AND ROLE OF FUNGI AND FUNGUS-LIKE ORGANISMS IN ZOOPLANKTON OF FRESHWATER ECOSYSTEMS (REVIEW)**

**L. V. Voronin<sup>1,\*</sup>, S. M. Zhdanova<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> Yaroslavl State Pedagogical University named after K.D. Ushinsky  
150000 Respublikanskaya, 108/1, Yaroslavl, Russia, e-mail: \*voroninfungi@mail.ru

<sup>2</sup> Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences  
152742 Borok, Russia, e-mail: zhdanova@ibiw.ru

Revised 28.08.2023

Information on the species composition and distribution of zooplankton mycoparasites is summarized: 8 species of Chytridiomycota, 2 – Ascomycota, 7 – microsporidia, 19 – fungal-like organisms Oomycota. Known life cycles, dependence of infection spread on water temperature, density of host and parasite populations, host are given. The presence of saprotrophic species in plankton is indicated. They feed on dead inhabitants of plankton and introduced invertebrate corpses from terrestrial conditions: 30 species of Chytridiales, 4 – Mucorales and 35 species of fungus-like Saprolegniales. Information on the role of fungi in the nutrition of zooplankton is given, mainly zoospores and mitospore ascomycetes.

*Keywords:* mycoparasites, saprotrophs, infection, zooplankton nutrition



## ИЗМЕНЕНИЯ КОМПЛЕКСОВ МИКОДЕСТРУКТОРОВ МАКРОФИТОВ В ГОРОДСКОМ ВОДОЕМЕ (ЯРОСЛАВЛЬ, РОССИЯ)

Л. В. Воронин\*, П. А. Чернявская

Ярославский государственный педагогический университет им. К.Д. Ушинского

150000 Ярославль, ул. Республиканская, 108/1, e-mail: \*voroninfungi@mail.ru

Поступила в редакцию 16.08.2023

Приведены результаты исследования микобиоты деструкторов на отмерших фрагментах тростника обыкновенного и хвоща приречного в малом водоеме озерного типа в 1998–1999 и 2021–2022 гг. Методом накопительной культуры в 1998–1999 годах зарегистрировано 18 видов на тростнике (8 Ascomycota телеоморфы, 6 Ascomycota анаморфы, 4 Oomycota), 12 видов на хвоще (1 Blastocladiomycota, 1 телеоморфа Ascomycota, 3 Ascomycota анаморфы, 7 Oomycota). Микобиота соответствовала мезотрофному типу водоема. В 2021–2022 годах на тростнике зарегистрировано 4, на хвоще 5 видов, что соответствует эвтрофному типу зарастающего водоема с антропогенным загрязнением.

**Ключевые слова:** микобиота, мезотрофный, эвтрофный, тростник, хвощ, Ascomycota, Oomycota.

DOI: 10.47021/0320-3557-2023-17-22

### ВВЕДЕНИЕ

В водных объектах участие грибов и грибоподобных организмов в деструкции макрофитов очень значимо, их видовой состав и структура комплексов зависят от многих причин: трофического статуса, минерализации водоема, химического состава растения и др. Подробных исследований проводилось мало, но установлена зависимость микобиоты отмерших макрофитов прежде всего от географического местоположения, трофического состояния водоема, химического состава субстрата [Воронин, 2010 (Voronin, 2010); Воронин, Черняковская, 2012 (Voronin, Chernyakovskaya, 2012); Calabon et al., 2023]. Особого внимания требуют исследования зарастающих эвтрофных водоемов, подверженных антропо-

генному влиянию [Воронин, 2021 (Voronin, 2021)]. На отмерших макрофитах встречаются виды грибов из отделов Chitridiomycota, Blastocladiomycota, Ascomycota, Basidiomycota, Mucoromycota – относящиеся к царству Fungi (настоящие грибы) и грибоподобных организмов из отдела Oomycota, царство Chromista.

Цель настоящей работы – выяснение распространения, обилия и видового состава микобиоты погруженных в воду отмерших гидрофитов: тростника обыкновенного *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. и хвоща приречного *Equisetum fluviatile* L., и сравнение их с данными, полученными более двух десятков лет назад на том же водоеме.

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили на малом водном объекте озерного типа без названия, расположенном в Заволжском районе города Ярославля, на первой надпойменной террасе р. Волги в заболоченной долине ее притока – р. Урочь. Начало формирования современного состояния водного объекта связано с образованием северного торфяного карьера в районе нынешней ул. Сахарова, когда с 1922 г. в течение нескольких лет происходила торфодобыча. С запада озера расположена существенно перестроенная проезжая часть Красноторжской улицы, с востока проспект Машиностроителей (по нему проходит официальная граница города и Ярославского района), с востока и юга вплотную подходят новые жилые кварталы. В непосредственной близости к воде были построены гаражи, здания автосервиса, автомобильная стоянка.

Осенью 1998 (5 дат отбора проб), весной 1999 (4 даты), осенью 2021 и весной 2022 гг.

(по 3 даты) отбирали погруженные в воду фрагменты тростника обыкновенного *Phragmites australis* и хвоща приречного *Equisetum fluviatile* по 10–30 экз. в литорали (протяженностью около 30 м) у северного берега озера. Оба вида относятся к прибрежно-водным растениям, нижняя часть их обычно постоянно находится в воде, а верхняя – в воздушной среде. Отмирающие части тростника и хвоща большей частью остаются стоящими долгое время. В воде осенью оказывается незначительная часть листьев и стеблей, пополняясь постепенно. Авторы интересовали находящиеся в воде отмершие части растений. Фрагменты погруженных листьев и стеблей промывали водопроводной и дистиллированной водой, помещали в чашки Петри с дистиллированной водой для получения накопительной культуры. Чашки просматривали через 7 сут и далее периодически до 30 сут, отмечая распространение и обилие (количество засе-

ленных фрагментов) каждого вида, которые определяли во временных препаратах. Для выяснения наличия и жизнеспособности грибов, поселившихся на субстрате до погружения в воду и на самых свежих погруженных фраг-

ментах (листьях), в начале осени производили растирание кусочков субстрата, помещение их в дистиллированную воду и посев суспензии на сусло-агар с антибиотиком (хлорамфеникол, 4 мл на 1 л среды).

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В октябре 1998 г. на свежепогруженных листьях тростника отмечено множество опустевших пикнид (плодовое тело конидиального спороношения грибов) рода *Phoma*, которые известны как активные колонизаторы листьев и влагалищ тростника в течение всего вегетационного сезона в воздушной среде [Apinis et al., 1972]. При культивировании на листьях и влагалищах тростника выделяли 6–8 видов грибов с преобладанием *Aureobasidium pullulans* var. *melanogenum* Herm.-Nijh., *Cladosporium herbarum* (Pers.) Link, *Phoma herbarum* West., *Ph. exigua* Desm. Выделенные виды известны как доминирующие в филлоплане разных видов растений [Воронин, 2010 (Voronin, 2010); Alexander, 1971], они продолжают какое-то время существовать как деструкторы растительных субстратов в водной среде [Воронин, 2010

(Voronin, 2010)]. К концу октября сохранялись только виды из родов *Cladosporium* и *Phoma*, остальные прекратили развитие из-за снижения температуры воды и завершения их жизненного цикла. В дальнейшем засвидетельствовано только развитие *Cladosporium herbarum*.

Инкубирование фрагментов тростника в воде позволило выявить истинно водные (весь цикл развития организма протекает в водной среде) и адаптированные к водной среде грибы и грибоподобные организмы (табл. 1). В 1998–1999 гг. во все даты отбора проб и периодов инкубирования были заселены 90–100% фрагментов растений. Все зафиксированные виды были ранее отмечены на тростнике, в том числе и на погруженных в водную среду фрагментах растений [Voronin et al., 2021].

**Таблица 1.** Видовой состав и встречаемость грибов и грибоподобных организмов (доля заселенных фрагментов, %) на разлагающемся в воде тростнике (1998–1999 гг.)

**Table 1.** Species composition and occurrence of fungi and fungal-like organisms (proportion of populated fragments, %) on water-decomposing reeds (1998–1999)

Виды Species	Осень Autumn	Весна–лето Spring–Summer
Ascomycota, телеоморфы / Ascomycota, teleomorphs		
<i>Hymenoscyphus albidus</i> (Roberge ex Gillet) W. Philips	–	25
<i>Leptosphaeria culmifraga</i> (Fr.) Ces. & De Not.	30	–
<i>L. lycopodina</i> (Mont.) Sacc.	60	–
<i>Massarina fluviatilis</i> Aptroot & Van Ryck.	45	64
<i>M. phragmiticola</i> Poon et K.D. Hyde	–	30
<i>Mollisia hydrophila</i> (P. Rarst.) Sacc.	–	7
<i>Sordaria fimicola</i> (Roberge ex Desm.) Ces. et De Not.	–	14
<i>Tapesia fusca</i> (Pers.) Fuckel.	–	14
Ascomycota, анаморфы / Ascomycota, anamorphic fungi		
<i>Cladosporium herbarum</i> (Pers.) Link	30	–
<i>Dactylaria parvispora</i> (Preuss) de Hoog et von Arx	–	8–10
<i>Lemonniera filiformis</i> R.H. Petersen ex Dyko	–	10
<i>Periconia atropurpurea</i> (Berk. & M.A. Curtis) M.A. Litv.	–	10
<i>Stagonospora</i> sp.	60	40
<i>Tricladium</i> sp.	–	2
Грибоподобные организмы, Oomycota / Fungal-likes organisms, Oomycota		
<i>Achlya dubia</i> Coker	50	–
<i>Saprolegnia ferax</i> (Gruith.) Kütz.	7–25	–
<i>S. hypogyna</i> (Pringsh.) Pringsh.	8	–
<i>Saprolegnia</i> sp.	9	7

**Примечание.** “≈” – истинно водные виды грибов; “–” – нет данных.

**Note.** “≈” – truly aquatic species of mushrooms; “–” – no data.

Аскомицеты отчетливо разделяются на две группы. Одна группа включает виды, способные заселять свежепогруженные фраг-

менты тростника осенью и успевающие пройти развитие до полового процесса и образования плодовых тел и аскоспор. Вторая группа

состоит из видов, поселяющихся после хотя бы минимальной мацерации (результат растворения межклеточного вещества) субстрата и образующих плодовые тела весной и летом, после перезимовки.

Терригенный (наземный) гриб *Cladosporium herbarum* доминирует в комплексах филлопланы, а при отмирании растений и прекращении прижизненных выделений переходит к сапротрофному питанию отмершими макрофитами и сохраняет жизнеспособность до значительного снижения температуры [Воронин, 1993; 2010 (Voronin, 1993, 2010)]. Данный вид можно считать адаптированным к водной среде [Voronin, 2014]. Другие виды грибов относятся ко второй группе.

Оомицеты способны поселяться на свежепогруженном субстрате и довольно быстро проходить свой цикл развития [Voronin, 2008].

На тростнике плодовые тела или конидии грибов редко разбросаны по фрагментам субстрата. Подобное сложное и медленное заселение погруженных частей тростника было отмечено и ранее при исследовании формирования пионерных комплексов деструкторов в озерах различных широт, ландшафтов и раз-

ного трофического статуса [Воронин, 2010 (Voronin, 2010)]. Наличие водных грибов *Hymenoscyphus albidus*, *Tapesia fusca*, *Lemonnieria filiformis*, *Tricladium* sp. и рода *Massarina* [Shearer, 1993] позволило отнести данное озеро к мезотрофным. Это подтверждает сделанные ранее выводы, полученные в результате исследований озер окрестностей Воркуты, Вологодской обл., Карелии и Эстонии [Воронин, 1993, 2007, 2010 (Voronin, 1993, 2007, 2010)].

В период исследований 1998–1999 гг. на погруженном в воду хвоще заселение фрагментов субстрата также достигало 100%. На отмерших побегах хвоща видовое разнообразие грибов и грибоподобных организмов было беднее, чем на тростнике (табл. 2). Следует отметить изредка встречающийся воздушно-водный вид *Spirosphaeria floriformis*, характерный для частично обнажающихся субстратов в мелких стоячих водоемах. Большее разнообразие было отмечено у грибоподобных оомицетов (роды *Achlya*, *Saprolegnia*, *Pythium*), но встречались они довольно редко. Практически на всех фрагментах хвоща развивался слабый мицелий оомицетов и аскомицетов, не дающих спорообразования.

**Таблица 2.** Видовой состав и встречаемость грибов и грибоподобных организмов (доля заселенных фрагментов, %) на разлагающемся в воде хвоще приречном (1998–1999 гг.)

**Table 2.** Species composition and occurrence of fungi and fungal-like organisms (proportion of populated fragments, %) on water-decomposing river horsetail (1998–1999)

Виды Species	Осень Autumn	Весна–лето Spring–Summer
Blastocladiomycota		
<i>Blastocladiella</i> sp.	–	3
Ascomycota, телеоморфы / Ascomycota, teleomorphs		
<i>Hymenoscyphus albidus</i> (Gillet) W. Phillips	6	3
Ascomycota, анаморфы / Ascomycota, anamorphic fungi		
<i>Cladosporium cladosporioides</i> (Fresen) G.A. de Vries	7	–
<i>Spirosphaeria floriformis</i> Beverw.	–	6
<i>Septonema</i> sp.	6	–
Грибоподобные организмы, Oomycota / Fungal-likes organisms, Oomycota		
<i>Achlya dubia</i> Coker	–	3–16
<i>A. racemosa</i> Hilder	13–33	–
<i>Pythium</i> sp.	40	–
<i>Saprolegnia eccentric</i> (Coker) R.L. Szym.	13	–
<i>S. ferax</i> (Gruith.) Kütz.	10–23	–
<i>S. hypogyna</i> (Pringsh.) Pringsh	6	–
<i>S. unispora</i> (Coker et Couch) R.L. Szym.	10	–

**Примечание.** “–” – нет данных.

**Note.** “–” – no data.

Оба вида макрофитов – сложные по химическому и механическому строению субстраты для грибов и грибоподобных организмов. Преобладание оомицетов подтверждает их большие возможности для колонизации труднодоступных для грибов субстратов, в том

числе свежепогруженных фрагментов тростника и хвоща.

Микобиота деструкторов хвоща также свидетельствует о мезотрофном статусе озера, но с большими чертами эвтрофного, о чем свидетельствует большее распространение

оомицетов [Voronin, 2008]. Относительную устойчивость оомицетов к промышленному загрязнению пресных вод отмечали в субтропиках и тропиках [Khalil et al., 2020]. По видовому составу значение коэффициента сходства Серенсена микобиоты тростника и хвоща приречного в этот период составило 27%.

В 2021–2022 гг. картина существенно отличалась, прежде всего, за счет снижения видового разнообразия и незначительной встречаемости грибов и грибоподобных организмов (табл. 3). На тростнике из настоящих грибов отмечен лишь *Hymenoscyphus albidus*, на хвоще ни одного. На обоих субстратах был

представлен слабо развитый стерильный мицелий, наблюдавшийся без изменений более 30 сут. Весной 2022 г. на фрагментах тростника и хвоща выявлен скудный рост оомицетов. Это были в основном виды из семейства *Pythiaceae*, результатом эволюции которых признают приспособленность к постоянно изменяющимся условиям среды, в том числе почвенным [Пыстина, 1998 (Pystina, 1998)]. По видовому составу микобиоты значение коэффициентов сходства Серенсена между 1998–1999 и 2021–2022 годами на тростнике 9%, а на хвоще – ноль.

**Таблица 3.** Видовой состав и встречаемость (доля заселенных фрагментов в %) микобиоты на отмерших погруженных в воду тростнике и хвоще в 2021–2022 гг.

**Table 3.** Species composition and occurrence (proportion of populated fragments in %) of mycobiota on dead, submerged reeds and horselails in 2021–2022

Виды Species	Тростник Reeds	Хвощ Horselails
Ascomycota, телеоморфы / Ascomycota, teleomorphs		
<i>Hymenoscyphus albidus</i> (Gillet) W. Phillips	5	–
Грибоподобные организмы, Oomycota / Fungal-likes organisms, Oomycota		
<i>Pythium oedochilum</i> Drechs.	10	–
<i>P. papillatum</i> Mathews	–	35
<i>P. pulchrum</i> Minden	4	–
<i>Pythium</i> spp.	10	8
<i>Saprolegnia ferax</i> (Gruith.) Kütz	–	13
Стерильный мицелий	30	8

**Примечание.** “–” – нет данных.

**Note.** “–” – no data.

Деструкция и тростника, и хвоща начинается на значительной части стоячих отмирающих частей в воздушной среде, при их погружении в воду состав микобиоты существенно меняется. На периодически обнажающихся фрагментах субстрата грибы развиваются активнее, а на постоянно погруженных в воду по биомассе преобладают бактерии. Вывод

о преобладающей роли бактерий в деструкции гидрофитов был сделан и для субстратов, располагающихся на дне. Мнения исследователей о преобладающей роли грибов или бактерий очень различаются. Возможно, роль грибов и бактерий меняется в зависимости от трофического статуса водоема, времени нахождения субстрата в воде, его химического состава.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследованный водоем довольно интенсивно зарастает, за два десятилетия увеличилась площадь, занятая прибрежно-водными макрофитами, преимущественно тростником, в донных отложениях возросло количество неидентифицируемых растительных остатков и неразложившегося листового опада. Однозначно значение грибов в процессе деструкции снижается при эвтрофировании [Воронин, Черняковская, 2012 (Voronin, Chernya-

kovskaya, 2012)], встречаемость грибов снижается на древесине и травянистых растениях, в том числе на тростнике и хвоще, при сильном загрязнении озера в субтропиках [Luo J. et al., 2004]. Таким образом, наши исследования с интервалом более 20 лет на одних и тех же видах отмерших макрофитов в одном и том же месте свидетельствуют о довольно быстром процессе эвтрофирования и антропогенном загрязнении этого озерного биогеоценоза.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Воронин Л.В. Комплексы грибов на отмерших растительных субстратах малых озер Карелии // Изв. АН Эстонии. Биол. 1993. Т. 42, № 2. С. 118–129.  
Воронин Л.В. Сукцессии комплексов грибов на отмерших растительных субстратах в малых озерах Воркутинской тундры // Микол. и фитопатол. 2007. Т. 41, Вып. 5. С. 403–412.

- Воронин Л.В. Микобиота малых озер тундровой и лесной зон. Ярославль: Изд-во ЯГПУ, 2010. 156 с.
- Воронин Л.В. Микобиота макрофитов в озерах Ярославской области // Биология водных экосистем в XXI веке: факты, гипотезы, тенденции: тезисы докл. Всерос. конф., посвященной 65-летию Института биологии внутренних вод имени И.Д. Папанина РАН: сборник. Ярославль: "Филигрань", 2021. С. 38.
- Воронин Л.В., Черняковская Т.Ф. Грибная и бактериальная деструкция отмерших растений в пресноводных экосистемах // Ярославский педагогический вестник. 2012. № 3. С. 102–109.
- Пыстина К.А. Род *Pythium* Pringsh. (Определитель грибов России: Класс Оомицеты, вып. 2). СПб.: Наука, 1998. 120 с.
- Alexander M. Microbial ecology. New York: Acad. Press, 1971. 480 p.
- Apinis A.E., Ghesters C.G.C., Taligola H.K. Colonisation of *Phragmites communis* leaves by Fungi // Nova Hedwigia, 1972. Vol. 23. № 1. P. 113–124.
- Balasuriya A. Freshwater Fungal Biology // Mycosphere. 2023. Vol. 14, № 1. P. 195–413. DOI: 10.5943/mycosphere/14/1/4.
- Calabon M.S., Hyde K.D., Jones E.B.G., Bao D.F., Bhunjun C.S., Phukhamsakda C., Shen H.W., Gentekaki E., Al Sharie, A.H., Barros J., Chandrasiri K.S.U., Hu D.M., Hurdeal V.G., Rossi W., Valle L.G., Zhang H., Figueroa M., Raja H.A., Seena S., Song H.Y., Dong W., El-Elimat T., Leonardi M., Li Y., Li Y.J., Luo Z.L., Ritter C.D., Strongman D.B., Wei M.J., Balasuriya A. Freshwater Fungal Biology // Mycosphere. 2023. Vol. 14. № 1. P. 195–413. DOI: 10.5943/mycosphere/14/1/4.
- Khallil A.M., Ali E.H., Hassan E.A., Ibrahim S.S. Biodiversity, spatial distribution and seasonality of heterotrophic straminipiles and true zoosporic fungi in two water bodies exposed to different effluents at Assiut (Upper Egypt) // Czech Mycol. 2020. Vol. 72. № 1. P. 43–70. DOI: <https://doi.org/10.33585/cmy.72104>.
- Luo J., Yin J, Cai L., Zhang K., Hyde K.D. Freshwater fungi in Lake Dianchi, a heavily polluted lake in Yunnan, China // Fungal Diversity. 2004. № 16. P. 93–112.
- Shearer C.A. The freshwater Ascomycetes // Nova Hedwigia, 1993. Vol. 56. № 1–2. P. 1–33.
- Voronin L.V. Zoosporic Fungi in Freshwater Ecosystems // Inland Water Biology. 2008. Vol. 1. № 4. P. 341–346. DOI: 10.1134/S1995082908040056.
- Voronin L.V. Terrigenous Micromycetes in Freshwater Ecosystems (Review) // Inland Water Biology. 2014. Vol. 7. № 4. P. 352–356. DOI: 10.1134/S1995082914040191.
- Voronin L.V., Kopytina N.I., Bocharova E.A. Checklist of fungi and fungi-like organisms on common reed *Phragmites australis* // Asian Journal of Mycology. 2021. Vol.4. № 2. P. 67–113. DOI: 10.5943/ajom/4/2/7.

#### REFERENCES

- Alexander M. Microbial ecology. New York, Acad. Press, 1971. 480 p.
- Apinis A.E., Ghesters C.G.C., Taligola H.K. Colonisation of *Phragmites communis* leaves by Fungi. *Nova Hedwigia*, 1972, vol. 23, no 1, pp. 113–124.
- Balasuriya A. Freshwater Fungal Biology. *Mycosphere*, 2023, vol. 14, no. 1, pp. 195–413. doi: 10.5943/mycosphere/14/1/4.
- Calabon M.S., Hyde K.D., Jones E.B.G., Bao D.F., Bhunjun C.S., Phukhamsakda C., Shen H.W., Gentekaki E., Al Sharie A.H., Barros J., Chandrasiri K.S.U., Hu D.M., Hurdeal V.G., Rossi W., Valle L.G., Zhang H., Figueroa M., Raja H.A., Seena S., Song H.Y., Dong W., El-Elimat T., Leonardi M., Li Y., Li Y.J., Luo Z.L., Ritter C.D., Strongman D.B., Wei M.J., Balasuriya A. Freshwater Fungal Biology. *Mycosphere*, 2023, vol. 14, no. 1, pp. 195–413. doi: 10.5943/mycosphere/14/1/4.
- Khallil A.M., Ali E.H., Hassan E.A., Ibrahim S.S. Biodiversity, spatial distribution and seasonality of heterotrophic straminipiles and true zoosporic fungi in two water bodies exposed to different effluents at Assiut (Upper Egypt). *Czech Mycol.*, 2020, vol. 72, no. 1, pp. 43–70. doi: <https://doi.org/10.33585/cmy.72104>.
- Luo J., Yin J, Cai L., Zhang K., Hyde K.D. Freshwater fungi in Lake Dianchi, a heavily polluted lake in Yunnan, China. *Fungal Diversity*, 2004, no. 16, pp. 93–112.
- Pystina K.A. Genus *Pythium* Pringsh, Definitorium Fungorum Rossia. Classis Oomycetes. Fasc. 3. Petropoli, Nauka, 1998. 126 p. (In Russian)
- Shearer C.A. The freshwater Ascomycetes. *Nova Hedwigia*, 1993, vol. 56, no. 1–2, pp. 1–33.
- Voronin L. Fungal complexes on dead plant substrata in small lakes of Karelia. *Proceedings of the Estonian Academy of sciences*, 1993, vol. 42, no. 2, pp. 118–129. (In Russian)
- Voronin L.V. Successions of complex of fungi on dead plant substrata in small lakes of the Vorkuta tundra. *Mikologiya i fitopatologiya*, 2007, vol. 41, iss. 5, pp. 403–412. (In Russian)
- Voronin L.V. Zoosporic Fungi in Freshwater Ecosystems. *Inland Water Biology*, 2008, vol. 1, no. 4, pp. 341–346. doi: 10.1134/S1995082908040056.
- Voronin L.V. Mikobiota malych ozer tundrovoy i lesnoy zon [Mycobiota of small lakes of tundra and forest zones]. Yaroslavl: YGPU, 2010, 156 p. (In Russian)
- Voronin L.V., Chernyakovskaya T.F. Fungal and bacterial decomposition of dead plants in freshwater ecosystems. *Yaroslavskiy pedagogicheskij vesnik*, 2012, no. 3, pp. 102–109. (In Russian)
- Voronin L.V. Terrigenous Micromycetes in Freshwater Ecosystems (Review). *Inland Water Biology*, 2014, vol. 7, no. 4, pp. 352–356. doi: 10.1134/S1995082914040191.
- Voronin L.V. Mikobiota makrofitov v ozerach Yaroslavskoy oblasti [Mycobiota of macrophytes in lakes of Yaroslavl ob Last]. *Biologiya vodnykh ekosistem v XXI veke: fakty, gipotezy, tendencii: tezisy dokladov Vserossiyskoy konfe-*

rencii, posvyaschennoy 65-letiyu Instituta biologii vnutrennykh vod imeni I.D. Papanina Rossiyskoy akademii nauk: sbornik. Yaroslavl, "Filigran", 2021, p. 38. (In Russian)

Voronin L.V., Kopytina N.I., Bocharova E.A. Checklist of fungi and fungi-like organisms on common reed *Phragmites australis*. *Asian Journal of Mycology*, 2021, vol. 4, no. 2, pp. 67–113. doi: 10.5943/ajom/4/2/7.

## CHANGES IN MACROPHYTE MYCODESTRUCTOR COMPLEXES IN URBAN WATER BODY (YAROSLAVL, RUSSIA)

L. V. Voronin <sup>\*</sup>, P. A. Chernyavskaya

Yaroslavl State Pedagogical University named after K.D. Ushinsky  
150000 Respublikanskaya, 108/1, Yaroslavl, Russia, e-mail: <sup>\*</sup>voroninfungi@mail.ru  
Revised 16.08.2023

The results of mycodestructors on dead fragments of common reeds and river horsetail study in a small lake-type reservoir in 1998–1999 and 2021–2022 are presented. The method of accumulative culture in 1998–1999 recorded 18 species on reeds (8 Ascomycota teleomorphs, 6 mitospore, 4 Oomycota), 12 species on horsetails (1 Blastocladiomycota, 1 Ascomycota teleomorphs, 3 mitospore, 7 Oomycota). True aquatic (*Hymenoscyphus albidus*, *Massarina fluviatilis*, *M. phragmiticola*, *Mollisia hydrophila*) and capable of developing teleomorphs and anamorphs of ascomycetes in water have been identified. Mycobiota corresponded to the mesotrophic type of reservoir. In 2021–2022, 4 species were recorded on the reed, 5 – on the horsetail. Fungi-like oomycetes dominated, from genera *Pythium* and *Saprolegnia*, they are able to develop in reservoirs with a high concentration of dissolved organic matter and with stand a contaminated environment. Over two decades, according to mycological indicators, the lake changed the trophic status of mesotrophic to eutrophic, which corresponds to eutrophic type of overgrown reservoir with antropogenic pollution.

**Keywords:** mycobiota, mesotrophic, eutrophic, reed, horsetail, Ascomycota, Oomycota

## ГРИБЫ, АССОЦИИРОВАННЫЕ С *NUPHAR LUTEA* (L.) SMITH, В р. КОТОРОСЛЬ (ЯРОСЛАВЛЬ, РОССИЯ)

Л. В. Воронин \*

Ярославский государственный педагогический университет им. К.Д. Ушинского

150000 Ярославль, ул. Республиканская, 108/1, e-mail: \*voroninfungi@mail.ru

Поступила в редакцию 4.09.2023

Исследования микобиоты листьев кубышки желтой в приустьевой части реки Которосль, расположенной в центре крупного города, показали, что комплексы грибов филлопланы формируются и состоят из небольшого числа относительно константных видов и большего числа временных. Грибы и грибоподобные организмы во всех случаях становятся участниками первичных этапов деградации отмерших листьев. Это некоторые обитатели комплексов филлопланы, способные переключиться на питание тканями листа, и новые колонизаторы, жизненный цикл которых полностью происходит в воде. Антропогенное воздействие на реку влияет на видовой состав, а главное – на интенсивность роста и прохождения полного жизненного цикла микодеструкторов.

**Ключевые слова:** микобиота филлопланы, деструкторы, *Nuphar lutea*, антропогенное воздействие.

DOI: 10.47021/0320-3557-2023-23-27

### ВВЕДЕНИЕ

Грибы филлопланы, т.е. обитающие на поверхности листьев и использующие в качестве источника питания их прижизненные выделения – аминокислоты, углеводы, ауксины и другие соединения, составляют особую экологическую группу [Alexander, 1971]. Видовой состав и структура комплексов грибов филлопланы разнообразных наземных растений исследовались довольно многочисленно, как и влияние различных загрязнителей на численность грибов и разнообразие грибов филлопланы. Это позволяет использовать данные показатели при оценке состояния экосистем [Воронин, 2010; Зеленская и др., 2017 (Voronin, 2010; Zelenskaya et al., 2017)]. Микобиота филлопланы высших водных растений изучалась лишь отрывочно в тропической зоне [El-Sharouny, 1988], исследования носили прикладной характер для поиска пато-

генных грибов и использования их в борьбе с зарастанием водоемов [Воронин, 2010 (Voronin, 2010)]. Мы начали изучать микобиоту филлопланы и деструкторов широко распространенного гидрофита кубышки желтой *Nuphar lutea* (L.) Smith в озерах Вологодской области (Дарвинский заповедник и Верхне-Судский бассейн), а также в малых реках бассейна Рыбинского водохранилища [Воронин, 2010а; Воронин, Черняковская, 2010 (Voronin, 2010а; Voronin, Tschernyakovskaya, 2010)]. Полученные результаты будут использованы при обсуждении результатов, изложенных в данной статье. Цель исследования – установить особенности микобиоты кубышки (филлопланы и отмерших листьев) в нижнем течении реки, испытывающей большую антропогенную нагрузку, на территории крупного промышленного города.

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в устьевом участке р. Которосль, в центре г. Ярославля, примерно в 500 м от впадения в Волгу (при подпоре Горьковского водохранилища), в 2–3 м от правого берега, ширина реки около 60 м. Река Которосль относится к малым рекам, т.к. длина реки 132 км, площадь речного бассейна 6370 км<sup>2</sup> средний расход 40.13 м<sup>3</sup>/с. [Рохмистров, 2004 (Rokhmistrov, 2004)]. Вода по химическому составу относится к гидрокарбонатному классу и кальциевой группе. Минерализация речной воды в половодье около 100 мг/л, в период летней межени – 350–400 мг/л. Многие участки реки загрязнены. Устьевой участок р. Которосли находится под воздействием сбросов промышленных предприятий. В настоящее время вода оценивается как грязная. Основные загрязняющие веще-

ства: железо общее, медь, фенолы и др., основными причинами загрязнения воды р. Которосль органическими веществами, нитратами, фенолами, железом являются: недостаточная очистка сточных вод промышленными и сельскохозяйственными предприятиями, наличие большого числа нерегулируемых стоков частных домохозяйств, СНТ и дачных кооперативов, отсутствие очистки городских и промышленных ливневых стоков [Соколов, 2023 (Sokolov, 2023)].

Отбор проб проводили в июне и сентябре 2006 г., мае, июле, сентябре, октябре 2007 г., июне, июле, августе 2021 г. Обработку производили в день отбора. При исследовании микобиоты филлопланы живых листьев обработку проб производили методом отпечатков фрагментов листа площадью 1 см<sup>2</sup>, которые

вырезали стерильным инструментом на одинаковом расстоянии от центральной жилки и края листа, получали отпечаток с обеих сторон листа по отдельности на агаризованной питательной среде (из овсяных хлопьев и среде Чапека) в чашках Петри в пяти повторностях [Литвинов, Дудка, (Litvinov, Dudka 1975)]. Через 3–7 сут инкубации при комнатной температуре производили подсчет колоний и идентификацию грибов во временных препаратах. Рассчитывали среднюю арифметическую численность КОЕ (колониеобразующих единиц) на 1 см<sup>2</sup> площади листа, этот же показатель рассчитывали для каждого вида (рода) отдельно. Кроме того, рассчитывали коэффициенты сходства микобиоты верхней и нижней поверхности листьев Серенсена-Чекановского [Зайцев, 1991 (Zaycev, 1991)], критерии досто-

верности разности Стюдента и Фишера [Шмидт, 1980 (Shmidt, 1980)]. Отмершие (механически отделенные от растения летом и естественно отмершие осенью) листья кубышки тщательно промывали водопроводной, а затем дистиллированной водой, помещали в чашки Петри со стерильной водой и инкубировали при комнатной температуре. Просмотр производили через 3, 5, 7, 16 и 30 сут, определяли общую заселенность субстрата грибами и частоту встречаемости каждого вида в процентах. Листья начального этапа деструкции, собранные 16 сентября 2006 г. и зафиксированные в 70%-ном спирте, послужили материалом для анатомических срезов с целью выявления грибов в тканях листа. Для дифференцировки грибов срезы окрашивали по методу Кобеля [Барыкина, 2004 (Barykina, 2004)].

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Летом 2006–2007 годов в филлоплане кубышки было выявлено в среднем  $17 \pm 4.3$  пропагул (КОЕ) на 1 см<sup>2</sup> верхней поверхности листьев и  $48 \pm 12.4$  на нижней. Видовой состав очень бедный и однообразный, на обеих сторонах листьев среди мицелиальных грибов доминировал *Penicillium nigricans* (Bain) Thom ( $3.6 \pm 2.15$  и  $24.6 \pm 6.25$  соответственно), содоминантом был *Trichoderma viride* Pers. (на обеих сторонах около 1.5 на 1 см<sup>2</sup>). К явным отличиям относилось довольно массовое присутствие дрожжеподобного гифомицета *Aureobasidium pullulans* (dBy) Hermanides-Nijhof ( $6.22 \pm 2.78$ ) на нижней стороне листа. Большую долю в структуре микобиоты занимали дрожжи. На верхней поверхности листа преобладали дрожжи рода *Cryptococcus* ( $8.8 \pm 5.13$ ), а на нижней – *Candida* ( $10.6 \pm 2.07$ ) и *Rhodotorula* ( $7.2 \pm 0.73$ ). На верхней поверхности листа доминантные дрожжи нижней поверхности встречались единично. Коэффициент сходства Серенсена-Чекановского для верхней и нижней поверхности листьев составил 60%, разность при этом недостоверна. Об этом свидетельствует минимальное видовое разнообразие и обычно единичная встречаемость некоторых видов мицелиальных грибов и дрожжей.

В конце июля 2021 г. в филлоплане листьев кубышки видовое разнообразие было больше, при этом в числе доминантов, как было около 15 лет назад, не выявлены виды рода *Penicillium*. Явными доминантами были кладоспории (*Cladosporium cladosporioides* (Fres.) De Vries., *C. herbarum* (Pers.) Link, *C. sphaerosperrum* Preuss) –  $44.8 \pm 4.6$  КОЕ, *Aureobasidium pullulans* ( $24.1 \pm 4.9$ ), содоминантами – фузарии (*Fusarium moniliforme* Sheldon, *F. sporotri-*

*choides* Shreb.) –  $15.2 \pm 6.4$ . Кроме того, в комплексы микобиоты входили *Trichoderma viride*, *Aspergillus niger* van Tieghem ( $5.7$  и  $2.5$  КОЕ на 1 см<sup>2</sup>). Дрожжи также присутствовали в микоконплексе филлопланы, как единичные колонии. Причина смены доминантов и в целом более богатый видовой состав, вероятно, связаны с очень жарким летом.

На листьях кувшинковых в Польше обращали внимание на болезненные признаки, из таких мест выделяли микромицеты [Mazurkiewicz-Zapałowicz, 2016]. С листьев *N. lutea* выделили 37 видов грибов. Три из них, *Cladosporium cladosporioides*, *C. herbarum*, *Fusarium sporotrichoides*, выявлены и в наших исследованиях, но никаких изменений и образований на листьях не наблюдали. Следовательно, некоторые микромицеты филлопланы могут быть патогенными для кубышки.

В озерах Вологодской области (6 в Дарвинском заповеднике и 6 Верхне-Судских) и малых реках бассейна Рыбинского водохранилища (Латка, Чеснава и Вая) в целом зафиксировано большое количество видов грибов в филлоплане. В разнотипных озерах Вологодской области выявлено 62 вида с явным преобладанием дейтеромицетов (53 вида), 54 вида в трех малых реках [Воронин, 2010, 2010a (Voronin, 2010, 2010a)]. Однако многие виды отмечены редко или единично. Следует отметить, что при подобных исследованиях мы разделяем грибы на три группы: основные (константные), непостоянные и случайные [Воронин, 2010 (Voronin, 2010)]. Видовой состав основных (константных) видов микобиоты филлопланы кубышки небольшой, соответствующий предлагаемому нами рассмотрению комплексов микобиоты филлопланы с позиций



теории островной биогеографии Мак-Артура [Воронин, 2010. 2010a (Voronin, 2010, 2010a)]. Для комплексов грибов на листьях кубышки характерно динамическое равновесие числа видов, существующее за счет процессов иммиграции и исчезновения видов. При этом происходит закрепление, или натурализация, более выносливых и эврибионтных видов [Воронин, 2010 (Voronin, 2010)].

Исследования отмерших листьев кубышки методом отпечатков в 2007 г. показали сохранение в микобиоте филлопланы основных доминантов, выполняющих теперь функцию деструкторов. На верхней поверхности листьев это *Penicillium nigricans* ( $6.4 \pm 3.9$ ) и дрожжи *Candida* ( $6.0 \pm 2.2$ ), *Cryptococcus* ( $3.0 \pm 0.9$ ), на нижней – с низкой массовостью

*P. nigricans* ( $1.8 \pm 0.6$ ), дрожжи рода *Candida* ( $3.4 \pm 1.2$ ) и в незначительном количестве рода *Rhodotorula*. Это подтверждает наши выводы о том, что большинство обитателей филлопланы, питающихся прижизненными выделениями растений, исчезают, а функцию деструкторов выполняют лишь немногие адаптированные виды филлопланы, это длится до значительного снижения температуры [Воронин, 2010; Воронин, Черняковская, 2010 (Voronin, 2010); Voronin, Chernyakovskaya, 2010)].

Для выявления грибов, истинно водных и адаптировавшихся к условиям водной среды, участвующих в деструкции листьев кубышки, интересные результаты дает использование метода накопительной культуры (см. таблицу).

Частота встречаемости (%) грибов и грибоподобных организмов на отмерших листьях *Nuphar lutea*, выявленных методом накопительной культуры

Frequency of occurrence (%) of fungi and fungal-like organisms on dead leaves of *Nuphar lutea* detected by accumulation culture

Виды грибов Species of Fungi	Май 2007 May 2007	Июнь 2006 June 2006	Июль 2007 July 2007	Сентябрь 2006 September 2006	Сентябрь 2007 September 2007	Октябрь 2007 October 2007
<i>Achlya</i> sp.	–	20.7	19.4	–	–	–
<i>Pythium undulatum</i> Petersen	–	–	–	–	–	25.9
<i>Saprolegnia diclina</i> Humph.	–	–	–	–	–	18.5
<i>S. ferax</i> (Gruith.) Thuret	24.1	13.8	25.8	18.2	29.4	–
<i>Heliscus submerses</i> Hudson	–	–	3.2	–	–	–
<i>Tricladium splendens</i> Ing.	–	–	12.9	–	–	–
<i>Acremonium</i> sp.	–	13.8	–	–	–	–
<i>Periconia</i> sp.	–	–	–	14.7	–	–
<i>Phoma glomerata</i> (Cda.) Wolenw. et Hochapf.	10.7	–	–	–	–	–
<i>P. nuphuris</i> Allesh.	–	–	–	–	6.1	11.1

Такой способ оказался возможным в течение длительного периода с мая до конца сентября, т.к. постоянно находились оторванные разлагающиеся листья из-за интенсивного механического воздействия лодок и плавсредств.

В деструкции листьев участвовали истинно водные грибоподобные оомицеты из сапрелегниевые, причем с мая до сентября часто был распространен лишь один вид – *Saprolegnia ferax*, сменившийся в октябре *S. diclina*. Осенью был выявлен и оомицет *Pythium undulatum*. Это подтверждает данные об увеличении распространения зооспоровых оомицетов при повышении концентрации растворенного органического вещества и снижении температуры [Voronin, 2008]. Следует обратить внимание на обнаружение двух анаморфных водных видов *Heliscus submerses* и *Tricladium splendens* (инголдиевых грибов), которые практически не встречаются на любых растительных суб-

стратах в мезотрофных, эвтрофных и загрязненных водах [Воронин, 1997 (Voronin, 1997)]. Терригенных видов было обнаружено немного. В пробах филлопланы живых листьев нами водные анаморфы не были обнаружены, но в озерах и малых реках изредка встречались [Воронин, 2010a (Voronin, 2010a)].

На окрашенном срезе листа от 16 сентября 2006 г. было видно, что часть тканей мацерирована, а гифы располагаются в межклеточном пространстве. Вероятнее всего это гифы *Periconia* sp. во время первого этапа деструкции листьев с помощью грибов, обладающих пектиназой, и сначала разрушающих межклеточное пространство.

При инкубировании отмерших листьев кубышки в воде в 2021 и для проверки в сентябре 2023 г. присутствовал на 90% фрагментов только слабо развитый стерильный мицелий.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследования микобиоты листьев кубышки желтой в приустьевой части р. Которосль, расположенной в центре крупного города, показали, что комплексы грибов филлопланы формируются и состоят из небольшого числа более или менее константных видов и большего числа временных. Подобные результаты были получены ранее в озерах на заповедной территории, в озерах и малых реках, не испытывающих сильного антропогенного влияния. Грибы и грибоподобные организмы во всех случаях становятся участниками пер-

вичных этапов деструкции отмерших листьев. Это некоторые обитатели комплексов филлопланы, способные переключиться на питание тканями листа, и новые колонизаторы, жизненный цикл которых полностью происходит в воде. Антропогенное воздействие на реку влияет на видовой состав, а главное – на интенсивность роста и протекание полного жизненного цикла микодеструкторов. Предстоит выяснить зависимость жизнедеятельности грибов от естественных и различных антропогенных факторов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятков А.Г., Джалилова Х.Х., Ильина Г.М., Чубатова Н.В. Справочник по ботанической микротехнике. М.: Изд-во МГУ, 2004. 312 с.
- Воронин Л.В. Водные и воздушно-водные гифомикеты в малых озерах окрестностей Воркуты // Микология и фитопатология. 1997. Т. 31. Вып. 2. С. 403–412.
- Воронин Л.В. Грибы филлопланы *Nuphar lutea* (L.) Smith в малых реках бассейна Рыбинского водохранилища // Ярославский педагогический вестник. 2010а. № 3. С. 91–95.
- Воронин Л.В. Микобиота малых озер тундровой и лесной зон: монография. Ярославль: Изд-во ЯГПУ, 2010. 156 с.
- Воронин Л.В., Черняковская Т.Ф. Сукцессии комплексов микроорганизмов на разлагающихся листьях *Nuphar lutea* в малой реке Латке // Ярославский педагогический вестник. 2010б. № 3. С. 87–91.
- Зайцев Г.Н. Математический анализ биологических данных. М.: Изд-во Наука, 1991. 183 с.
- Зеленская М.С., Сидельникова М.В., Панова Е.Г., Паутов А.А., Крылова Е.Г., Пагода Я.О., Власов Д.Ю. Грибы филлопланы в городской среде // Биосфера. 2017. Т. 9. № 2. С. 136–151. DOI: 10.24855/BIOSFERA.V9I2.353.
- Литвинов М.А., Дудка И.А. Методы исследования микроскопических грибов пресных и соленых (морских) водоемов. Л.: Изд-во Наука, 1975. 151 с.
- Рохмистров В.Л. Малые реки Ярославского Поволжья. Ярославль: Изд-во ЯГПУ, 2004. 50 с.
- Соколов Е.А. Оценка экологического состояния реки Которосль // Вестник науки. 2023. Т. 2. № 6(63). С. 817–837.
- Шмидт В.М. Статистические методы в сравнительной флористике. Л.: Изд-во ЛГУ, 1980. 176 с.
- Alexander M. Microbial ecology. New York: Acad. Press, 1971. 480 p.
- El-Sharouny H.M.M. Phyllosphere fungi of *Myriophyllum spicatum* growing in the Nile water of Egypt // Trop. Ecol. 1988. Vol. 29. № 2. P. 33–40.
- Mazurkiewicz-Zapałowicz K., Golianek A., Łopusiewicz Ł. Microscopic fungi on Nymphaeaceae plants of the Lake Płociczno in Drawa National Park (NW Poland) // Acta Mycol. 2016. Vol. 51. № 1. P. 1–11. DOI: <https://doi.org/10.5586/am.1079>.
- Voronin L.V. Zoospore Fungi in Freshwater Ecosystems // Inland Water Biology. 2008. Vol. 1. № 4. P. 341–346. DOI: 10.1134/S1995082908040056.

## REFERENCES

- Alexander M. Microbial ecology. New York, Acad. Press, 1971. 480 p.
- Barykina R.P., Veselova T.D., Devyatov A.G., Djalilova H.H., Ilyina G.M., Ghubatova N.V. Spravochnik pobotani-cheskoy microtekhnikе [Handbook of Botanical Microtechnics]. M., Publishing of Moscow State University, 2004. 312 p. (In Russian)
- El-Sharouny H.M.M. Phyllosphere fungi of *Myriophyllum spicatum* growing in the Nile water of Egypt. Trop. Ecol., 1988, vol. 29, no. 2, pp. 33–40.
- Litvinov M.A., Dudka I.A. Metody issledovaniya mikroskopicheskikh gribov presnyh i solenyyh (morskiy) vodoyemov [Methods of studying microscopic fungi of fresh and salty (sea) water bodies]. L., Nauka, 1975. 151 p. (In Russian)
- Mazurkiewicz-Zapałowicz K., Golianek A., Łopusiewicz Ł. Microscopic fungi on Nymphaeaceae plants of the Lake Płociczno in Drawa National Park (NW Poland). Acta Mycol., 2016, vol. 51, no. 1, pp. 1–11. doi: <http://dx.doi.org/10.5586/am.1079>.
- Rokhmistrov V.L. Malye reki Yaroslavskogo Povol'ya [Small rivers of the Yaroslavl Volga region]. Yaroslavl, Publishing of YGPU, 2004. 50 p. (In Russian)
- Schmidt V.M. Statisticheskie metody v sravnitel'noy floristike [Statistical methods in comparative floristics]. L.: Publishing of Leningrad State University, 1980. 176 p. (In Russian)
- Sokolov E.A. Assessment of the ecological start of the Kotorosl River. Vestnik nauki, 2023, vol. 2, no. 63, pp. 817–837. (In Russian)
- Voronin L.V. Vodnye i vozdušno-vodnye gifomicety v malyyh ozerakh okrestnostey Vorkuty [Aquatic and aeroaquatic hyphomycetes in small lakes from Vorkuta vicinities]. Mikologiya i fitopatologiya, 1997, vol. 31, no. 2, pp. 9–17. (In Russian)

- Voronin L.V. Zoospore Fungi in Freshwater Ecosystems. *Inland Water Biology*, 2008, vol. 1, no. 4, pp. 341–346. doi: 10.1134/S1995082908040056.
- Voronin L.V. Mikrobiota malych ozer tundrovoy i lesnoy zon [Mycobiota of small lakes of tundra and forest zones]. Yaroslavl, Publishing of YGPU, 2010. 156 p. (In Russian)
- Voronin L.V. Griby filloplany *Nuphar lutea* (L.) Smith v malyh rekah basseyna Rybinskogo vodohranilisca [Phylloplane fungi *Nuphar lutea* (L.) Smith in minor rivers of Rybinsk water storage basin]. *Yaroslavskiy Pedagogicheskiy Vestnik*, 2010a, no. 3, pp. 91–95. (In Russian)
- Voronin L.V., Tschernyakovskaya T.F. Sukcessii kompleksov mikroorganizmov na razlagayushihsy listjah *Nuphar lutea* v maloy reke Latke [Microorganisms complexes successions in decaing leaves of *Nuphar lutea* in small river Latka]. *Yaroslavskiy Pedagogicheskiy Vestnik*, 2010b, no. 3, pp. 87–91. (In Russian)
- Zaycev G.N. Matematicheskiy analiz biologicheskikh dannyh [Matematical analysis of biological data]. M., Nauka, 1991. 183 p. (In Russian)
- Zelenskaya M.S., Sidelnikova M.V., Panova Ye.G., Pautov A.A., Krylova Ye.G., Pagoda Ya.O., Vlasov D.Yu. Griby Filloplany v gorodskoy srede [Phylloplane fungi in the urban environment]. *Biosfera*, 2017, vol. 9, no. 2, pp. 136–151. doi: 10.24855/BIOSFERA.V9I2.353.

## **FUNGI ASSOCIATED WITH *NUPHAR LUTEA* (L.) SMITH IN THE KOTOROSL RIVER (YAROSLAVL, RUSSIA)**

**L. V. Voronin \***

*Yaroslavl State Pedagogical University named after K.D. Ushinsky  
150000 Respublikanskaya, 108/1, Yaroslavl, Russia, e-mail: \*voroninfungi@mail.ru  
Revised 4.09.2023*

Studies of mycobiota of *Nuphar lutea* leaves in the estuary part of the Kotorosl River, located in the center of a large city, showed that phylloplane fungal complexes in 2006, 2007 and 2021 years form and consist of a small number of more or less constant species and a large number are temporary. Fungi and fungal-like organisms in all cases become participants in the primary stages of destructions of dead leaves. These are some inhabitants of phylloplane complexes, spotable to switch to feeding on leaf tissues, and new colonizers, the life cycle of which completely occurs in water in 2006 and 2007 years. In 2021 we found only poorly developed mycelium. Anthropogenic impact on the river affects the species composition, and most importantly – the intensity of grows and the passage of the full life cycle of micodestructors.

*Keywords:* phylloplane mycobiota, *Nuphar lutea*, destructors, anthropogenic impact

## КОМПЛЕКСЫ ГРИБОВ НА ЦЕЛЛЮЛОЗОСОДЕРЖАЩИХ СУБСТРАТАХ В ПРИБРЕЖНЫХ И ГЛУБОКОВОДНЫХ РАЙОНАХ ЧЕРНОГО МОРЯ

Н. И. Копытина<sup>1,\*</sup>, Е. А. Бочарова<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН  
152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: \*kopytina\_n@mail.ru

<sup>2</sup> Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН  
299011 г. Севастополь, площадь Нахимова, 2

Поступила в редакцию 11.09.2023

Впервые в Черном море изучен видовой состав грибов на целлюлозосодержащих субстратах в пелагиали станций, расположенных вдоль береговой линии, и в глубоководных районах черноморского сектора полуострова Крым и Абхазии. Проведен сравнительный анализ таксономической структуры микокомплексов на древесине исследованных акваторий и береговой зоны разных районов Черного моря. Отбор фрагментов древесного плавника был выполнен во время пяти рейсов научно-исследовательского судна “Профессор Водяницкий” в период биологических лета (температура воды 19.8–26.3°C) и осени (температура воды 10.1–14.4°C) 2016–2017 гг. Исследования проведены на 45 станциях, обработано 562 субстрата. Идентифицировано 23 вида грибов из отдела Ascomycota и 1 вид из отдела Basidiomycota, 3 вида грибов объединили в группу неопределенных (*Fungi* spp.). В видовом составе преобладали облигатно морские грибы (19). Наибольшая частота встречаемости отмечена для широко распространенных в Черном море и Мировом океане видов: *Ceriosporopsis halima* (55.6%), *Corollospora maritima* (51.1%), *Halosphaeriopsis mediosetigera* (51.1%) и *Corollospora trifurcata* (48.9%). Также обнаружены микромицеты, встречающиеся и в наземных экосистемах *Alternaria alternata*, *A. chlamydospora*, *A. tenuissima*, *Chaetomium* sp., *Stachybotrys chartarum* и другие. Летом выявлен 21 вид, осенью – 20, сходство видового состава грибов по сезонам соответствовало 82.9% (17 общих видов) (коэффициент Брей-Кетриса). В исследуемом районе видовая структура микокомплексов на станциях, расположенных вдоль береговой линии и мористее имела высокий коэффициент сходства 88.4% (19 общих видов, число видов 20 и 23, соответственно). Сходство микокомплексов открытой части моря и береговой зоны северо-западной части Черного моря равно 45.8 (общие 19 видов), открытой части моря и береговой зоны Крыма – 69.0% (общие 20 видов).

**Ключевые слова:** лигнофильные грибы, облигатно и факультативно морские грибы, древесный плавник.

DOI: 10.47021/0320-3557-2023-28-39

### ВВЕДЕНИЕ

В основном, разложение мертвой древесины происходит в наземных условиях и осуществляется наземными комплексами грибов. Когда древесные субстраты попадают в морскую среду, происходит резкое изменение окружающей среды, но многие виды, известные в наземных условиях часто выделяют из морских субстратов [Смирнова, 2010 (Smirnova, 2010); Бубнова, 2014 (Bubnova, 2014); Копытина, Бочарова, 2022]. Современное определение “морской гриб” – это любой микромицет, многократно выделенный из морских экосистем, потому что: 1) гриб может расти и/или образовывать споры в морской среде; 2) способен формировать симбиотические связи с другими морскими организмами; или 3) есть доказательства его способности к адаптации к морской среде [Pang et al., 2016]. Лигнофильные грибы вызывают мягкую гниль древесины (термин “мягкая гниль” означает разложение погруженных в воду, одревесневших частей растения до мягкого состояния под воздействием грибов и бактерий). Весь жизненный цикл лигнофильных грибов происходит в морской среде (облигатно мор-

ские грибы или “sensu strictu”), в эту экологическую группу входят многие представители семейств Halosphaeriaceae, Torpedosporales и Lulworthiales (Ascomycota). Аскоспоры данных видов часто снабжены отростками или студенистыми оболочками, с их помощью споры парят в воде, концентрируются в пене и прикрепляются к субстрату [Kohlmeyer, Kohlmeyer, 1979; Jones et al., 2009, 2015; Overly et al., 2019]. Факультативно морские грибы (или вездесущие) обитают в пресной воде, наземной среде, но способны к росту в соленой воде и их часто выделяют из морских экосистем [Kohlmeyer, Kohlmeyer, 1979; Jones et al., 2015]. Подразделение грибов на две экологические группы еще сохраняется в морской микологии, чтобы подчеркнуть особенности таксона [Overly et al., 2014; Rămă et al., 2016]. Разделение грибов на облигатные и факультативные зависит от мнения специалиста [Jones et al., 2015]. Метод секвенирования ДНК, амплифицированной из образцов окружающей среды, позволяет выявлять редкие виды и некультивируемые таксоны грибов. В Северной Атлантике было проведено секвенирование ДНК гри-

бов из древесного плавника, которое показало, что 53% из 123 оперативно таксономических единиц с идентификацией на уровне рода относилась к видам “sensu strictu”, а 47% – к вездесущим [Rämä et al., 2016].

Грибы “sensu strictu” являются хорошей приманкой для привлечения и развития популяций всеядных и микотрофных (питающихся грибами) нематод [Meyers, Hopper, 1967; Копытина, Сергеева, 2023 (Kopytina, Sergeeva, 2023)]; способны разлагать серу, фенол [Андриенко и др., 1993 (Andrienko et al., 1993)], углеводороды [Garzoli et al., 2015]; вырабатывают метаболиты, которые обладают противовоспалительными, антиоксидантными, антибактериальными, противогрибковыми свойствами [Overy et al., 2014; Hong et al., 2015; Abraúl et al., 2023].

Древесина быстро заселяется грибами, поэтому ее часто используют в качестве естественной “приманки” для изучения лигнофильных грибов в природных и лабораторных исследованиях [Kohlmeyer, Kohlmeyer, 1979; Jones, 2010; Overy et al., 2019]. Большое количество

работ посвящено изучению грибов на плавнике, который собирали вдоль береговой линии различных районов Мирового океана [Khan, Manimohan 2011; Garzoli et al., 2015; Abdel-Wahab et al., 2017; Tibell et al., 2020] и Черного моря [Багрий-Шахматова, 1989, 1991 (Bagriy-Shakhmatova, 1989, 1991); Андриенко, Копитина, 1995 (Andrienko, Kopytina, 1995); Дудка, Копытина, 2007 (Dudka, Kopytina, 2007); Копытина, 2008 (Kopytina, 2008); Копытина, Бубнова, 2011 (Kopytina, Bubnova, 2011)].

В данной работе мы впервые сообщаем о видовом составе микромицетов на древесных субстратах, выловленных непосредственно в открытых районах Черного моря.

Цель данной работы – изучить видовой состав грибов на целлюлозосодержащих субстратах в пелагиали прибрежных и глубоководных районов черноморского сектора полуострова Крым и Абхазии. Провести сравнительный анализ таксономической структуры микокомплексов на древесине исследованных акваторий и береговой зоны разных районов Черного моря.

#### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

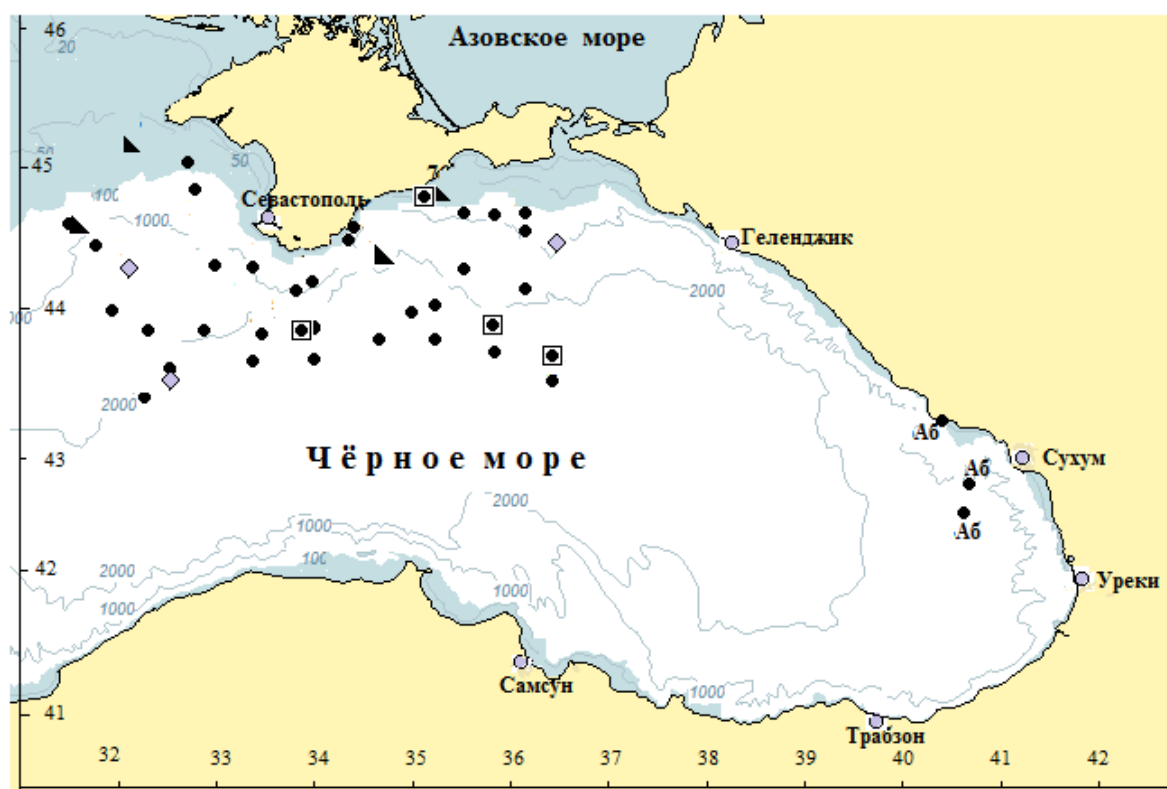
Отбор фрагментов древесного плавника для выполнения микологических исследований был осуществлен во время рейсов №№ 87, 88, 95, 98, 101 научно-исследовательского судна “Профессор Водяницкий”, владелец Федеральное исследовательское учреждение “Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН”, г. Севастополь. Рейсы выполнены в пелагиали прибрежных и глубоководных районов черноморского сектора полуострова Крым. В рейсе № 88 были отобраны пробы на 3-х станциях напротив побережья Абхазии (рис. 1). В двух рейсах координаты четырех станций отбора проб совпадали, исследования проведены на 45 станциях. Сбор фрагментов плавника с поверхности моря выполнен с помощью устройства для ловли мелких предметов, плавающих на поверхности воды [Копытина, 2019 (Kopytina, 2019)].

Фрагменты древесины, выловленные на одной станции, считали пробой. Количество целлюлозосодержащих субстратов в пробах изменялось от 3 до 25, всего 562. Плавник выдерживали на воздухе в течение 30–40 мин для того, чтобы обитающие на/в нем беспозвоночные животные выползли или погибли. Затем древесину промывали в стерильной морской воде и помещали в стерильные пластиковые емкости объемом 200 мл с крышками, в кото-

рые наливали 15–20 мл стерильной морской воды. Материал инкубировали при комнатной температуре в условиях естественного освещения. Экспозиция древесины длилась 4–12 мес. Материал периодически просматривали, чтобы проверить стадии формирования плодовых структур микромицетов. Для идентификации грибов использовали работы J. Kohlmeyer and E. Kohlmeyer [1979], K.D. Hyde, V.V. Sarma [2000], E.B.G. Jones et al. [2009].

В данную работу также включили результаты обработки единичных проб, взятых в прибрежной зоне Турции (Трабзон, ноябрь 2016 г.), Грузии (пос. Уреки, июнь 2015 г.), России (Геленджик, Голубая бухта, май 2016 г.), для выполнения более корректного сравнения видового состава микромицетов открытых вод с различными прибрежными регионами моря.

Исследование микобиоты плавника проведено в летне-раннеосенний период (температура воды составляла 19.8–26.3°C). Данный период в Черном море соответствует биологическому сезону “лето” (июнь–сентябрь), а также в осенне-раннезимний (температура воды 10.1–14.4°C), соответствует биологической “осени” (октябрь–декабрь) [Усачев, 1947 (Usachyov, 1947)].



**Рис. 1.** Карта-схема станций отбора проб в рейсах НИС “Профессор Водяницкий”:

■ – станции, выполненные в рейсе № 87 (30 июня–19 июля 2016 г.); Аб – станции, выполненные в рейсе № 88 (19–26 сентября 2016 г.); ● – станции, выполненные в рейсе № 95 (14 июня–4 июля 2017 г.); ▲ – станции, выполненные в рейсе № 98 (14–28 ноября 2017 г.); ◆ – станции, выполненные в рейсе № 101 (14–28 декабря 2017 г.).

**Fig. 1.** A schematic map of sampling stations during the cruises of the R/V “Professor Vodyanitskiy”:

■ – stations surveyed during cruise 87 (June 30–July 19, 2016); Ab, stations surveyed during cruise № 88 (September 19–26, 2016); ● – stations surveyed during cruise № 95 (June 14–July 4, 2017); ▲ – stations surveyed during cruise № 98 (November 14–28, 2017); ◆ – stations surveyed during cruise № 101 (December 14–28, 2017).

**Таблица 1.** Даты исследования, показатели параметров воды (Т°С и S‰), количество станций отбора проб в рейсах НИС “Профессор Водяницкий”

**Table 1.** Dates of the study, values of abiotic parameters (T°C and S‰), the number of sampling stations in the cruises of the R/V “Professor Vodyanitskiy”

Параметр Parameter	Номер рейса / Cruises number				
	№ 87	№ 88	№ 95	№ 98	№ 101
Дата The date	30.06–19.07.16	19.09–26.09.16	14.06–04.07.17	14.11–28.11.17	14.12–28.12.17
Температура, °C Temperature, °C	23.7–26.3	21.8–25.0	19.8–25.3	11.9–14.4	10.1–12.2
Соленость, S‰ Salinity, S‰	17.7–18.2	17.5–18.3	17.7–18.6	18.2–18.5	18.3–18.5
Число проб Number samples	4	3	31	4	3

Частоту встречаемости видов грибов вычисляли исходя из количества станций (45). Сходство видового состава грибов (наличие/отсутствие вида) в микоконплексах определяли по коэффициенту Брея-Кертиса (пакет статистических программ PRIMER® 5.2.8., функция Similarity) [Clarke et al., 2014]. Микоконплекс – объединение всех грибов в одном

месте обитания. Экологический анализ данных включает структурные показатели: видовой состав, число видов в пробах и их частоту встречаемости.

Карты-схемы выполнены с применением графических программ Hydro 5 [Белокопытов, 2007 (Belokopytov, 2007)] и Surfer 12.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Идентифицированы 24 вида грибов, 19 родов, 8 семейств, 8 порядков, 4 классов из отдела Ascomycota и 1 вид из отдела Basidiomycota, а также группа неидентифицированных видов грибов Fungi spp. (3 вида). В видовом составе преобладали облигатно морские грибы (19). В таблице 2 указаны районы Черного моря, в которых ранее были обнаружены данные виды грибов. Северо-западная часть Черного моря (СЗЧМ) – обширный мелководный район, находящийся

к западу от линии, соединяющей мыс Тарханкут (Крым) с мысом Калиакра (Болгария), в работе под СЗЧМ мы подразумеваем только украинский сектор моря после присоединения Крыма к России. В работе J. Kohlmeyer и E. Kohlmeyer [1979] указано, что вид обнаружен в прибрежной зоне СССР – в то время участок побережья протяженностью от Турции до Румынии. В современный период этот участок побережья четырех стран: Грузии, Абхазии, России и Украины.

**Таблица 2.** Видовой состав и частота встречаемости видов грибов, обнаруженных на фрагментах древесины в открытых районах Черного моря в рейсах НИС “Профессор Водяницкий” №№ 87, 88, 95, 98, 101

**Table 2.** Species composition and frequency of occurrence of fungal species found on wood fragments in open areas of the Black Sea during the cruises of the R/V “Professor Vodyanitskiy” nos. 87, 88, 95, 98, 101

Вид Species	Частота встречаемости, % Frequency of occurrence, %	Распространение видов грибов в Черном море (авторы) Distribution of fungal species in the Black Sea (authors)
Отдел Ascomycota, порядок Pleosporales, семейство Pleosporaceae Phylum Ascomycota, order Pleosporales, families Pleosporaceae		
<i>Alternaria alternata</i> (Fr.) Keissl. 1912	8.9	Крым [Артемчук, 1981 (Artemchuk, 1981)]; Румыния [Âpas, Hulea, 1998]; СЗЧМ [Копытина, 2008 (Korytina, 2008)]; Болгария [Smolyanyuk, Bilanenko, 2011], Кавказское побережье, Геленджик (Россия) [Бубнова, 2014 (Bubnova, 2014)]; Турция, Грузия (эта работа)
<i>Alternaria chartarum</i> Preuss 1851	6.7	Открытая часть моря [Zaitsev, Polikarpov, 2008]
<i>Alternaria tenuissima</i> (Kunze) Wiltshire 1933	6.7	Крым [Артемчук, 1981 (Artemchuk, 1981)]; Румыния [Âpas, Hulea, 1998]; СЗЧМ [Копытина, 2008 (Korytina, 2008)]; Турция [Zaitsev et al., 2010]; Болгария [Smolyanyuk, Bilanenko, 2011], Кавказское побережье, Грузия (эта работа)
<i>Paradendryphiella arenariae*</i> (Nicot) Woudenb. & Crous 2013	6.7	СССР [Kohlmeyer, Kohlmeyer, 1979]; СЗЧМ [Копытина, 2008 (Korytina, 2008)], Кавказское побережье, Геленджик (Россия) [Бубнова, 2014 (Bubnova, 2014)]; Крым [Копытина, 2018б (Korytina, 2018b)]
Семейство Incertae sedis Families Incertae sedis		
<i>Clavariopsis bulbosa*</i> Anastasiou 1962	13.3	Крым, Кавказское побережье, Абхазия (эта работа)
Порядок Microascales, семейство Halosphaeriaceae Order Microascales, families Halosphaeriaceae		
<i>Ceriosporopsis halima*</i> Linder 1944	55.6	СССР, Болгария [Kohlmeyer, Kohlmeyer, 1979]; Румыния [Âpas, Hulea, 1998]; СЗЧМ [Багрий-Шахматова, 1983 (Bagriy-Shakhmatova, 1983)], Крым [Копытина, 2018б (Korytina, 2018b)]; Турция [Zaitsev et al., 2010]; Кавказское побережье, Грузия, Абхазия, (эта работа)
<i>Cirrenalia basiminuta*</i> Raghuk. & Zainal 1988	13.3	СЗЧМ [Дудка, Копытина, 2007 (Dudka, Korytina, 2007)]; Крым [Копытина, 2018б (Korytina, 2018b)]; Абхазия (эта работа)
<i>Cirrenalia macrocephala*</i> (Kohlm.) Meyers & R.T. Moore 1960	11.1	СЗЧМ [Зелезинская, 1980 (Zelezinskaya, 1980)]; Крым [Копытина, 2018б (Korytina, 2018b)]
<i>Corollospora maritima*</i> Werderm. 1922	51.1	Болгария [Kohlmeyer, Kohlmeyer, 1979]; СЗЧМ [Зелезинская, Никитина, 1977 (Zelezinskaya, Nikitina, 1977); Багрий-Шахматова, 1985 (Bagriy-Shakhmatova, 1985)] Турция [Zaitsev et al., 2010], Крым [Копытина, 2018б (Korytina, 2018b)]; Кавказское побережье, Грузия, Абхазия Геленджик (Россия) (эта работа)

Вид Species	Частота встречаемости, % Frequency of occurrence, %	Распространение видов грибов в Черном море (авторы) Distribution of fungal species in the Black Sea (authors)
<i>C. trifurcata*</i> (Höhnk) Kohlm. 1962	48.9	СССР, Болгария [Kohlmeyer, Kohlmeyer, 1979]; СЗЧМ [Зелезинская, Никитина, 1977 (Zelezinskaya, Nikitina, 1977); Зелезинська, 1979а (Zelezinskaya, 1979a); Багрий-Шахматова, 1985 (Bagriy-Shakhmatova, 1985)]; Турция [Zaitsev et al., 2010]; Крым [Копытина, 2018б (Kopytina, 2018b)]; Кавказское побережье, Геленджик (Россия), Грузия, Абхазия (эта работа)
<i>Halosphaeria appendiculata*</i> Linder 1944	6.7	СССР [Kohlmeyer, Kohlmeyer, 1979]; СЗЧМ [Зелезинская, Никитина, 1977 (Zelezinskaya, Nikitina, 1977); Зелезинська, 1979б (Zelezinskaya, 1979b)]; Крым [Копытина, 2018б (Kopytina, 2018b)]
<i>Halosphaeria quadriremis*</i> (Höhnk) Kohlm. 1972	6.7	СЗЧМ [Зелезинская, Никитина, 1977 (Zelezinskaya, Nikitina, 1977)]; Крым [Копытина, 2018б (Kopytina, 2018b)]
<i>Halosphaeriopsis mediosetigera*</i> (Cribb & J.W. Cribb) T.W. Johnson 1958	51.1	СССР, Румыния, Болгария [Kohlmeyer, Kohlmeyer, 1979]; СЗЧМ [Зелезинська, 1979б (Zelezinskaya, 1979b)]; Турция [Zaitsev et al., 2010]; Крым [Копытина, 2018б (Kopytina, 2018b)]; Кавказское побережье, Грузия, Абхазия, Геленджик (Россия) (эта работа)
<i>Remispora maritima*</i> Linder 1944	17.8	СЗЧМ [Багрий-Шахматова, 1989 (Bagriy-Shakhmatova, 1989)]; Крым [Копытина, 2018б (Kopytina, 2018b)]; Кавказское побережье, Грузия, Абхазия (эта работа)
Порядок Lulworthiales, семейство Lulworthiaceae Order Lulworthiales, families Lulworthiaceae		
<i>Lulworthia grandispora*</i> Meyers 1957	2.2	СЗЧМ [Копытина, 2008 (Kopytina, 2008)]; Кавказское побережье, Абхазия (эта работа)
<i>Zalerion maritimum*</i> (Linder) Anastasiou 1963	6.7	Румыния [Âpas, Hulea, 1998]; СЗЧМ [Копытина, 2008 (Kopytina, 2008)]; Крым [Копытина, 2018б (Kopytina, 2018b)]
Порядок Hypocreales, семейство Incertae sedis Order Hypocreales, families Incertae sedis		
<i>Emericellopsis maritima*</i> Beliakova 1970	2,2	Крым [Белякова, 1970 (Belyakova, 1970)]; Артемчук, 1981 (Artemchuk, 1981)]
Семейство Stachybotryaceae Families Stachybotryaceae		
<i>Stachybotrys chartarum</i> (Ehrenb.) S. Hughes 1958	4.4	Крым [Артемчук, 1981 (Artemchuk, 1981); Смирнова, 2010 (Smirnova, 2010)]; СЗЧМ [Копытина, 2008 (Kopytina, 2008)]; Болгария [Smolyanyuk, Bilanenko, 2011], Кавказское побережье, Геленджик (Россия) [Бубнова, 2014 (Bubnova, 2014)]
Порядок Torpedosporales, семейство Torpedosporaceae Order Torpedosporales, families Torpedosporaceae		
<i>Torpedospora radiata*</i> Meyers 1957	2.2	Крым [Копытина, 2018б (Kopytina, 2018b)]
Порядок Sordariales, семейство Chaetomiaceae Order Sordariales, families Chaetomiaceae		
<i>Chaetomium</i> sp.	4.4	СЗЧМ [Зелезинская, Никитина, 1977 (Zelezinskaya, Nikitina, 1977)]; Румыния [Âpas, Hulea, 1998]
Порядок Incertae sedis, семейство Incertae sedis Order Incertae sedis, families Incertae sedis		
<i>Crinigera maritima*</i> I. Schmidt 1985	4.4	Грузия [Багрий-Шахматова, 1991 (Bagriy-Shakhmatova, 1991)]; Крым, Кавказское побережье, Абхазия (эта работа)
<i>Cumulospora marina*</i> I. Schmidt 1985	8.9	СЗЧМ [Дудка, Копытина 2007 (Dudka, Kopytina, 2007)]; Крым [Копытина, 2018б (Kopytina, 2018b)]; Кавказское побережье, Абхазия (эта работа)
<i>Piricauda pelagica*</i> T. Johnson 1958	6.7	СССР [Kohlmeyer, Kohlmeyer, 1979]; СЗЧМ [Багрий-Шахматова, 1991 (Bagriy-Shakhmatova, 1991)]; Крым [Копытина, 2018б (Kopytina, 2018b)]; Кавказское побережье, Геленджик (Россия) (эта работа)



Вид Species	Частота встречаемости, % Frequency of occurrence, %	Распространение видов грибов в Черном море (авторы) Distribution of fungal species in the Black Sea (authors)
Отдел Basidiomycota, порядок Agaricales, семейство Niaceae Phylum Basidiomycota, order Agaricales, families Niaceae		
<i>Nia vibrissa</i> * R.T. Moore & Meyers 1961	4.4	СЗЧМ [Зелезинська, 1979a (Zelezinska, 1979a)]; Крым [Копытина, 2018b (Kopytina, 2018b)]
Неидентифицированные виды Unidentified species		
Fungi spp.	8.9	

**Примечание.** “\*” – облигатно морские виды грибов (“sensu strictu”) [Kohlmeyer, Kohlmeyer, 1979; Jones et al., 2009].

**Note.** “\*” – species obligatory marine fungi (“sensu strictu”).

По станциям число видов варьировало от 1 до 10, что, прежде всего, зависело от количества выловленных фрагментов древесины. Количество видов микромицетов в рейсах изменялось от 7 (рейс № 92) до 19 (рейс № 95), а сходство видового состава – от 42.1 (рейсы № 88 и 98, число видов грибов 12 и 7, соответственно, три из которых общие) до 66.7% (рейсы № 87 и 98, число видов – 9 и 12, соответственно, 6 общие). Некоторые виды микромицетов были обнаружены только в одном рейсе: *Alternaria tenuissima*, *Emericellopsis maritima* и *Halosphaeria appendiculata* – в рейсе № 95, а *Torpedospora radiata* – в рейсе № 101.

Летом обнаружены 21 вид, осенью – 20, сходство видового состава микокомплексов соответствовало 82.9% (17 общих видов). Только летом обнаружены виды *Alternaria tenuissima*, *Emericellopsis maritima*, *Halosphaeria appendiculata*, *Zalerion maritimum*, а осенью – *Cumulospora marina*, *Lulworthia grandispora* и *Torpedospora radiata*.

Видовая структура микокомплексов на станциях, расположенных вдоль береговой линии и мористее, имела высокий коэффициент сходства 88.4% (19 общих видов, число видов 20 и 23, соответственно). Только на станциях, расположенных вдоль берега, присутствовали виды *Halosphaeria appendiculata*, *Lulworthia grandispora*, а в открытой части моря – *Alternaria tenuissima*, *Emericellopsis maritima*, *Piricauda pelagica*, *Torpedospora radiata*.

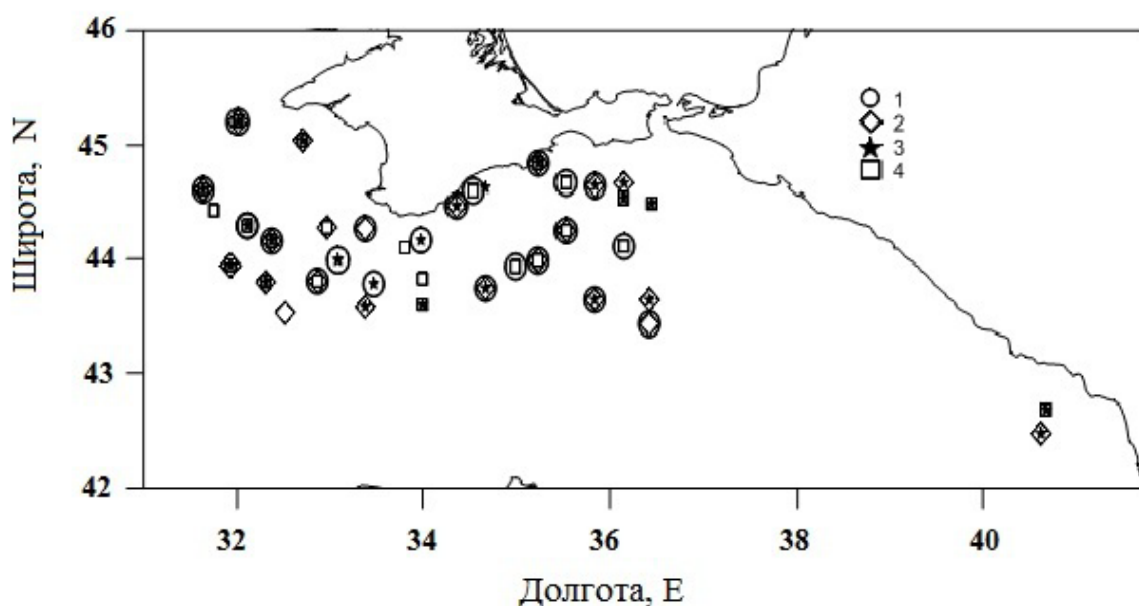
Наибольшая частота встречаемости отмечена для широко распространенных в Черном море и Мировом океане видов грибов из группы “sensu strictu”: *Ceriosporopsis halima* (55.6%), *Corollospora maritima* (51.1%), *Halosphaeriopsis mediosetigera* (совместно с ее анаморфной формой *Trichocladium*

*achrasporum* (Meyers & R.T. Moore) M. Dixon ex Shearer & J.L. Crane) (51.1%) и *C. trifurcata* (48.9%). Совместная встречаемость видов в пробах *C. halima* и *C. maritima* – 54.2%; *C. halima* и *C. trifurcata* – 51.1%; *C. halima* и *H. mediosetigera* – 50.0%; *C. maritima* и *C. trifurcata* – 62.2%; *C. maritima* и *H. mediosetigera* – 47.8%.

На рисунке 2 представлено пространственное распределение доминирующих видов в исследуемой акватории, на четырех станциях эти таксоны отмечены одновременно. Вездесущные грибы обнаружены на 13 станциях, расположенных вдоль берега и удаленных от него.

К особенностям видового состава грибов, выявленных в открытой части моря, следует отнести обнаружение вида *Clavariopsis bulbosa* в трех рейсах, преимущественно в западной части моря. Этот вид в прибрежных районах СЗЧМ встречается крайне редко (неопубликованные данные авторов), для акваторий Крыма и Абхазии указывается впервые.

Вид *Emericellopsis maritima* выделен на разлагающихся листьях морской травы *Zostera marina*, выловленной в районе мыса Тарханкут. Этот вид был обнаружен в 1964 г. в воде литоральной зоны моря недалеко от г. Севастополя и описан как новый для науки, имеет конидиальное спороношение типа *Acremonium* sp. [Белякова, 1970 (Belyakova, 1970)]. На древесине, извлеченной из моря, часто встречаются представители рода *Acremonium* [Jones et al., 2009]. По-видимому, этот микромицет в лабораторных условиях развивается преимущественно в анаморфной стадии. Н.Я. Артемчук [1981 (Artemchuk, 1981)], также указывает этот вид в донных отложениях бухт г. Севастополя. В СЗЧМ обнаружен 1 раз (неопубликованные данные авторов).



**Рис. 2.** Пространственное распространение доминирующих видов грибов в исследованной акватории Черного моря: 1 – *Ceriosporopsis halima*, 2 – *Corollospora maritima*, 3 – *C. trifurcata*, 4 – *Halosphaeriopsis mediosetigera*.

**Fig. 2.** Spatial distribution of dominant fungal species in the study area of the Black Sea: 1 – *Ceriosporopsis halima*, 2 – *Corollospora maritima*, 3 – *C. trifurcata*, 4 – *Halosphaeriopsis mediosetigera*.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

В Черном море на целлюлозосодержащих субстратах известно 72 вида грибов, на побережье СЗЧМ (Украина) – 58 [Багрий-Шахматова, 1989, 1991 (Bagriy-Shakhmatova, 1989, 1991); Андриенко, Копитина, 1995 (Andrienko, Kopytina, 1995); Дудка, Копытина, 2007 (Dudka, Kopytina, 2007); Копытина, 2008 (Kopytina, 2008); Копытина, Бубнова, 2011 (Kopytina, Bubnova, 2011), Крыма – 34 [Копытина, 2018а, 2018б (Kopytina, 2018а, 2018б)]. Сведения о микобиоте побережий Турции, Грузии, Румынии, Болгарии малочисленны [Багрий-Шахматова 1991 (Bagriy-Shakhmatova, 1991); Kohlmeyer, Kohlmeyer, 1979; Ápas, Hulea, 1998; Zaitsev et al., 2010], Абхазии – отсутствуют. Учитывая результаты, изложенные в данной работе, число видов на древесине в прибрежной зоне черноморских стран меняется от 7 (Грузия, Румыния) до 58 (Украина). Сходство видового состава микокомплексов на плавнике в открытой части моря и побережья СЗЧМ равно 48.2 (общие 19 видов), открытой части моря и побережья полуострова Крым – 72.4% (общие 21 вид). В свою очередь, сходство микокомплексов береговых зон СЗЧМ и полуострова Крым составляет 87.5%.

Во всех, даже мало исследуемых регионах моря, известны виды облигатно морских грибов из семейства Halosphaeriaceae: *Ceriosporopsis halima*, *Corollospora maritima*, *C. trifurcata*, *Halosphaeriopsis mediosetigera*, которые доминировали на древесном плавни-

ке, собранном в открытом море. Результаты обработки единичных проб древесины, взятых на побережье Турции, Грузии и Геленджика, еще раз подтверждают широкое распространение данных видов в Черном море.

Наземные грибы из родов *Alternaria*, *Chaetomium*, *Stemphylium* часто встречаются на древесине. Вид *Stachybotrys chartarum*, как правило, выделяют из воды и донных отложений [Смирнова, 2010 (Smirnova, 2010); Бубнова, 2014 (Bubnova, 2014)].

Безусловно, перенос древесины, а вместе с ней и грибов, осуществляется течениями. В изучаемой акватории в периоды исследований преобладали течения западного направления, которые являются проявлением “основного черноморского течения” (ОЧТ), оно распространяется по всему периметру моря и направлено против часовой стрелки, в центральной части сворачивается в два вихревых потока, именуемых кольцами (“Очки Книповича”).

Наибольшее число проб плавника взято в рейсе № 95, в этот период циркуляция вод была представлена потоками преимущественно западного направления (ОЧТ). Также были зафиксированы антициклоны: севастопольский, крымский (на траверсе Феодосийского залива) и два циклонических круговорота с течениями восточного направления над глубоководной частью моря [Артамонов и др., 2019 (Artamonov et al., 2019)].

Следовательно, структура течений способствовала перемещению воды, а вместе

с ней и дрейфующих предметов в западном (ОЧТ) и восточном направлениях.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В открытой акватории Черного моря идентифицированы 24 вида грибов. Из 19 родов, 8 семейств, 8 порядков, 4 классов отделов Ascomycota и Basidiomycota (1 вид). В видовом составе преобладали облигатно морские грибы (19). Исследование микобиоты плавника проведено в периоды биологических лета и осени. Летом обнаружены 21 вид, осенью – 20, сходство видового состава микокомплексов соответствовало 82.9% (17 общих видов). Выявлены сезонные особенности видового состава микромицетов: только летом обнаружены виды *Alternaria tenuissima*, *Emericellopsis maritima*, *Halosphaeria appendiculata*, *Lulworthia grandispora*, *Zalerion maritimum*, только осенью – *Cumulospora marina* и *Torpedospora radiata*. Видовая структура микокомплексов на мористых и вдоль береговой линии станциях имела высокий коэффициент сходства 88.4% (19 общих видов, число видов 20 и 23, соответственно). Наибольшая частота встречаемости отмечена для широко распространенных в Черном море и Мировом океане видов грибов из группы “sensu strictu”: *Ceriosporopsis halima* (55.6%), *Corollospora maritima* (51.1%), *Halosphaeriopsis*

*mediosetigera* (совместно с ее анаморфной формой *Trichocladium achrasporum* (51.1%)) и *Corollospora trifurcata* (48.9%). Сходство видового состава микокомплексов на плавнике в открытой части моря и береговой зоны СЗЧМ равно 45.8 (общие 19 видов), открытой части моря и береговой зоны Крыма – 69.0% (общие 20 видов). Получена дополнительная информация о видовом составе грибов на плавнике в прибрежной зоне Турции, Грузии, Абхазии и России (г. Геленджик). Для побережья Абхазии и Грузии это первые данные – обнаружено 10 и 4 вида, соответственно, в районе г. Геленджик также впервые отмечено 3 вида. Структура течений Черного моря способствует перемещению воды, а вместе с ней и дрейфующих предметов преимущественно в западном (ОЧТ) направлении. Высокое видовое разнообразие грибов в прибрежных районах СЗЧМ можно объяснить большим числом исследований, а также влиянием стока крупных рек – Днепр, Южный Буг, Ингул, Днестр, Дунай, с водами, которых в море поступает большое количество целлюлозосодержащих субстратов.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаем сердечную благодарность капитану НИС “Профессор Водяницкий” В. Г. Тынинике, экипажу судна, научным руководителям рейсов, сотрудникам Морского гидрофизического института РАН, д.г.н. Ю.В. Артамонову и к.г.н. А.В. Гармашову, а также Н. А. Моисееву за отбор проб в районе Абхазии.

Исследование микромицетов выполнены за счет государственных заданий: Института биологии внутренних вод РАН “Роль прокариотных и эукариотных микроорганизмов и вирусов в структуре и функционировании водных экосистем”, № 121051100102-2 и ФИЦ Института биологии южных морей РАН “Исследование механизмов управления продукционными процессами в биотехнологических комплексах с целью разработки научных основ получения биологически активных веществ и технических продуктов морского генезиса”, № 121030300149-0.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андриенко А.А., Севастьянов О.В., Романовская И.И., Давиденко Т.И. Биотрансформация фенола и серы высшим облигатно морским грибом *Corollospora maritima* Werdermann // Доклады Академии Наук Украины. 1993. № 4. С. 135–138.
- Андрієнко А.А., Копитіна Н.І. Нові для Чорного моря види морських аскоміцетів // Український ботанічний журнал. 1995, Т. 52, № 6. С. 824–828.
- Артамонов Ю.В., Федирко А.В., Скрипалева Е.А., Шутов С.А., Дерюшкин Д.В., Колмак Р.В., Завьялов Д.Д., Шаповалов Р.О., Шаповалов Ю.И., Щербаченко С.В. Структура вод в зоне основного черноморского течения весной и летом 2017 г. (94-й, 95-й рейсы НИС “Профессор Водяницкий”) // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. 2019. вып. 1. С. 16–28. doi: 10.22449/2413-5577-2019-1-16-28.
- Артемчук Н.Я. Микофлора морей СССР. М.: Наука, 1981. 190 с.
- Багрий-Шахматова Л.М. Нові для флори Чорного моря види морських грибів // Український ботанічний журнал. 1983. Т. 40, № 4. С. 21–24.
- Багрий-Шахматова Л.М. Высшие морские грибы рода в прибрежной зоне северо-западной части Черного моря // Гидробиологический журнал. 1985, Т. 21, № 2. С. 39–41.
- Багрий-Шахматова Л.М. Нові для мікобіоти УРСР види вищих морських грибів // Український ботанічний журнал. 1989. Т. 46, № 2. С. 60–63.

- Багрій-Шахматова Л. М. Нові для Чорного моря види *Corollospora* облигатно морських вищих грибів // Український ботанічний журнал. 1991. Т. 48, № 4. С. 59–65.
- Белокопытов В.Н. Программа Гидролог 5 // МГИ НАНУ, Севастополь, 2007. Версия 5.0.28.
- Белякова Л.А. Новый вид рода *Emericellopsis* (Eurotiaceae) // Микология и фитопатология. 1970. Т. 4, Вып. 6. С. 530–531.
- Бубнова Е.Н. Грибы прибрежной зоны Черного моря в районе Голубой бухты (восточное побережье, окрестности г. Геленджика) // Микология и фитопатология. 2014. Т. 48, Вып. 1. С. 20–30.
- Дудка И.А., Копытина Н.И. Новые для Черного моря виды морских гифомицетов из рода *Cumulospora* // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. 2007. Вып. 15. С. 575–580.
- Зелезінська Л.М. Нові для мікофлори СРСР види морських аскоміцетів // Український ботанічний журнал. 1979а. Т. 36, № 1. С. 38–43.
- Зелезінська Л.М. Знахідки морського базидіоміцети *Nia vibrissa* Moore et Meyers в північно-західній частині Чорного моря // Український ботанічний журнал. 1979б. Т. 36, № 4. С. 375–376.
- Зелезинская Л.М. О микроскопических грибах прибрежных биотопов Одесского залива и некоторых лиманов // Гидробиологический журнал. 1980. Т. 15, № 1. С. 20–25.
- Зелезинская Л.М., Никитина В.Б. Микологические исследования прибрежных биотопов Одесского залива // Биология моря. Киев: Наукова думка. 1977. Вып. 43. С. 43–45.
- Копытина Н.И. Высшие морские грибы // Экосистема Григорьевского (Малого Аджалыкского лимана). Одесса: Астропринт, 2008. С. 16, 50–64, 239–241.
- Копытина Н.И. *Corollospora intermedia* и *Nia globospora* [as 'nia globispora'] – новые для Черного моря виды морских грибов // Морской биологический журнал. 2018а. Т. 3, № 1. С. 46–52.
- Копытина Н.И. Морская микобиота заказника “Бухта Казачья” (Крым, Черное море) // Биота и среда заповедных территорий. 2018б. № 4. С. 49–68.
- Копытина Н.И. Устройство для ловли мелких предметов, плавающих на поверхности воды : пат. на полезную модель 194104 Российская Федерация. МПК E02B 15/00 (2006.01); E02B 15/10 (2006.01); патентообладатель(и) Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Федеральный исследовательский центр “Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН” (ФИЦ ИнБИОМ); № 2019127600; заявл. 30.08.2019; опубл. 28.11.2019. Бюл. № 34.
- Копытина Н.И., Бубнова Е.Н. Новые для Черного моря грибы из порядка Pleosporales // Микология и фитопатология. 2011. Т. 45, Вып. 4. С. 316–322.
- Копытина Н.И., Сергеева Н.Г. Ассоциации грибов и нематод в Черном море // Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. 2023. Вып. 102(105), С. 36–46. DOI: 10.47021/0320-3557-2023-36-46.
- Смирнова Л.Л. Комплексы гетеротрофных микроорганизмов прибрежного мелководья бухты Казачья (Черное море) // Морской экологический журнал. 2010. Т. 9, № 2. С. 81–88.
- Усачев П.И. Общая характеристика фитопланктона морей СССР // Успехи современной биологии. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 1947. Т. 23. Вып. 2. С. 265–288.
- Abdel-Wahab M.A., Dayarathne M.C., Suetrong S., Guo S.Y., Alias S. A., Bahkali A. H., Nagahama T., Elgorban A.M., Abdel-Aziz F.A., Hodhod M.S., Al-Hebshi M.O., Hyde K. D., N. Nor A.B.M., Pang K.L., Jones E.B. G. New saprobic marine fungi and a new combination // Botanica Marina. 2017. Vol. 60, № 4. P. 469–488. DOI: 10.1515/bot-2016-0118.
- Abraúl M., Alves A. Hilário S., Melo T., Conde T., Domingues M.R., Rey F. Evaluation of Lipid Extracts from the Marine Fungi *Emericellopsis cladophorae* and *Zalerion maritima* as a Source of Anti-Inflammatory, Antioxidant and Antibacterial Compounds // Mar. Drugs. 2023. Vol. 21, 199. DOI: 10.3390/md21040199.
- Âpas M., Hulea A. Micromyceta // Analele Universitatii “Ovidius” Constanta. Seria Biologie-Ecologie. 1998. Vol. 2. P. 7–9.
- Clarke K.R., Gorley R.N., Somerfield P.J., Warwick R.M. Change In Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation. Devon, UK.: PRIMER-E Ltd., 2014. 262 p.
- Garzoli L., Gnani G., Tamma F., Tosi S., Varese G.C., Picco A.M. Sink or swim: Updated knowledge on marine fungi associated with wood substrates in the Mediterranean Sea and hints about their potential to remediate hydrocarbons // Progress in Oceanography. 2015. Vol. 137, Part A, P. 140–148. DOI: 10.1016/j.pocean.2015.05.028.
- Hong J.H., Jang S., Heo Y.M., Min M., Lee H., Lee Y.M., Lee H., Kim J.J. Investigation of Marine-Derived Fungal Diversity and Their Exploitable Biological Activities // Marine drugs. 2015. Vol. 13. P. 4137–4155. DOI: 10.3390/md13074137
- Hyde K.D., Sarma V.V. Pictorial key to higher marine fungi. In Marine Mycology – A Practical Approach. Hong Kong, China: Fungal Diversity Press, 2000. P. 205–270.
- Jones E.B. G. Fungi // Biologia marina mediterranea. 2010. Vol. 17. P. 681–684.
- Jones E.B.G., Sakayaroj J., Suetrong S., Somrithipol S., Pang K.L. Classification of marine Ascomycota, anamorphic taxa and Basidiomycota // Fungal Diversity. 2009. Vol. 35. P. 1–187.
- Jones E.B.G., Suetrong S., Sakayaroj J., Bahkali A.H., Abdel-Wahab M.A., Boekhout T., Pang K.-L. Classification of marine Ascomycota, Basidiomycota, Blastocladiomycota and Chytridiomycota // Fungal Diversity. 2015. Vol. 73. P. 1–72. DOI: 10.1007/s13225-015-0339-4.

- Khan S.S., Manimohan P. Diversity and abundance of marine fungi on driftwood collected from Kerala State and Lakshadweep Islands, India // *Mycosphere*. 2011. Vol.2, № 3. P. 223–229.
- Kohlmeyer J., Kohlmeyer E. *Marine Mycology. The Higher Fungi*. N. Y.: Academic Press, 1979. 690 p.
- Kopytina N.I., Bocharova E.A. Fouling communities of microscopic fungi on various substrates of the Black Sea // *Biosystems Diversity*. 2022. Vol. 29, № 4. P. 345–353. DOI: 10.15421/012144.
- Meyers S.P., Hopper B.E. Studies on marine fungal-nematode associations and plant degradation // *Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*. 1967. Vol. 15. P. 270–281.
- Overy D.P., Bayman P., Kerr R.G., Bills G.F. An assessment of natural product discovery from marine (sensu strictu) and marine-derived fungi // *Mycology*. 2014. Vol. 5, № 3. P. 145–167. DOI: 10.1080/21501203.2014.931308.
- Pang K.-L., Overy D.P., Jones E.B.G., Calado M. Da. L., Burgaud G., Walker A.K., Johnson J.A., Kerr R.G., Cha H.-J., Bills G.F. ‘Marine fungi’ and ‘marine-derived fungi’ in natural product chemistry research: Toward a new consensual definition // *Fungal Biology Reviews*. 2016. Vol. 30, Iss. 4. P. 163–175. DOI: 10.1016/j.fbr.2016.08.001
- Rämä T., Davey M.L., Nordén J., Halvorsen R., Blaasid R., Mathiasen G.H., Alsos I.G., Kauserud H. Fungi Sailing the Arctic Ocean: Speciose Communities in North Atlantic Driftwood as Revealed by High-Throughput Amplicon Sequencing // *Microb Ecol*. 2016. Vol.72, № 2. P. 295–304. DOI: 10.1007/s00248-016-0778-9.
- Smolyanyuk E.V., Bilanenko E.N. Communities of Halotolerant Micromycetes from the Areas of Natural Salinity. *Microbiology*. 2011. Vol. 80, № 6. P. 877–883.
- Tibell S., Tibell L., Pang K.L., Calabon M., Jones E.B.G. Marine fungi of the Baltic Sea // *Mycology*. 2020. Vol. 11, № 3, P. 195–213. DOI: 10.1080/21501203.2020.1729886.
- Zaitsev Y., Kopytina N., Garkusha O., Serbinova I. Preliminary Observations of the Samsun Bay Splash Zone Biodiversity // *Journal of the Black Sea/Mediterranean Environment*. 2010. Vol. 16, Iss. 3. P. 245–252.
- Zaitsev Y.P., Polikarpov G.G. Recently Discovered New Biospheric Pelocontour Function in the Black Sea Reductive Bathyal Zone // *Journal of the Black Sea/Mediterranean Environment*. 2008. Vol. 14, Iss. 3. P. 151–165.

## REFERENCES

- Abdel-Wahab M.A., Dayarathne M.C., Suetrong S., Guo S.Y., Alias S. A., Bahkali A. H., Nagahama T., Elgorban A.M., Abdel-Aziz F.A., Hodhod M.S., Al-Hebshi M.O., Hyde K. D., N. Nor A.B.M., Pang K.L., Jones E.B. G. New saprobic marine fungi and a new combination. *Botanica Marina*, 2017, vol. 60, no. 4, pp. 469–488. doi: 10.1515/bot-2016-0118.
- Abraúl M., Alves A. Hilário S., Melo T., Conde T., Domingues M.R., Rey F. Evaluation of Lipid Extracts from the Marine Fungi *Emericellopsis cladophorae* and *Zalerion maritima* as a Source of Anti-Inflammatory, Antioxidant and Antibacterial Compounds. *Mar. Drugs*, 2023, vol. 21, 199. doi: 10.3390/md21040199.
- Andrienko A.A., Kopytina N.I. Novi dlia Chornoho moria vydy morskykh askomitsetiv [New species of marine ascomycetes for the Black sea]. *Ukrainskyi botanichnyi zhurnal*, 1995, vol. 52, no. 6, pp. 824–828. (In Ukrainian)
- Andrienko A.A., Sevast'yanov O.V., Romanovskaya I.I., Davidenko T.I. Biotransformatsiya fenola i seri visshim obligatno morskim gribom *Corollospora maritima* Werdermann [Biotransformation of phenol and sulphur by higher obligatory marine fungus *Corollospora maritima* Werdermann]. *Doklady Akademii nauk Ukrainy*, 1993, no. 4, pp. 135–138. (In Russian)
- Âpas M., Hulea A. Micromyceta. *Analele Universitatii "Ovidius" Constanta. Seria Biologie-Ecologie*, 1998, vol. 2, pp. 7–9.
- Artamonov Yu.V., Fedirko A.V., Skripaleva E.A., Shutov S.A., Deryushkin D.V., Kolmak R.V., Zavyalov D.D., Shapovalov R.O., Shapovalov Yu.I., Shcherbachenko S.V. Struktura vod v zone osnovnogo chernomorskogo techeniya vesnoi i letom 2017 g. (94-i, 95-i reisi NIS "Professor Vodyanitskii") [Water structure in the area of the rim Black sea current in spring and summer 2017 (94th, 95th cruises of the R/V "Professor Vodyanitsky")]. *Ekologicheskaya bezopasnost pribrezhnoi i shelfovoi zon moray*, 2019, vol. 1. pp. 16–28. doi: 10.22449/2413-5577-2019-1-16-28. (In Russian)
- Artemchuk N.Ya. Mikoflora morei SSSR. M., Nauka, 1981, 190 p. (In Russian)
- Bagrii-Shakhmatova L.M. Visshie morskie gribi roda *Corollospora* v pribrezhnoi zone severo-zapadnoi chasti Chyornogo moray. *Gidrobiologicheskii zhurnal*, 1985, vol. 21, no. 2, pp. 39–41. (In Russian)
- Bagrii-Shakhmatova L.M. Species of obligate marine higher fungi new for the Black sea. *Ukrainskyi botanichnyi zhurnal*, 1991, vol. 48, no. 4, pp. 59–65. (In Ukrainian)
- Bahryi-Shakhmatova L.M. Novi dlia flory Chornoho moria vydy morskykh hrybiv. *Ukrainskyi botanichnyi zhurnal*, 1983, vol. 40, no. 4, pp. 21–24. (In Ukrainian)
- Bahryi-Shakhmatova L.M. Novi dlia mikobioty URSR vydy vyshchykh morskykh hrybiv. *Ukrainskyi botanichnyi zhurnal*, 1989, vol. 46, no. 2, pp. 60–63. (In Ukrainian)
- Belokopytov V.N. Programma Hidrolog 5. MGI NANU, Sevastopol, 2007. Versiya 5.0.28 (In Russian)
- Belyakova L.A. Novii vid roda *Emericellopsis* (Eurotiaceae) [New species of the genus *Emericellopsis* van Beyma (Eurotiaceae)]. *Mikologiya i Fitopatologia*, 1970, vol. 4, iss. 4, pp. 530–531. (In Russian)
- Bubnova E.N. Gribi pribrezhnoi zoni Chyornogo morya v raione Goluboi bukhti (vostochnoe poberezhe, okrestnosti g. Gelendzhika) [Fungi of the Blue Bay (Black Sea, Eastern coast near the town of Gelendzhik)]. *Mikologiya i Fitopatologia*, 2014, vol. 48, iss. 1, pp. 20–30. (In Russian)
- Clarke K.R., Gorley R.N., Somerfield P.J., Warwick R.M. *Change In Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation*. Devon, UK., PRIMER-E Ltd., 2014. 262 p.

- Dudka I.A., Kopytina N.I. Novie dlya Chyornogo morya vidi morskikh gifomitsetov iz roda Cumulospora [A new species marine hyphomycetes of the genus Cumulospora in the Black sea]. *Ekologicheskaya bezopasnost pribrezhnoi i shelfovoi zon i kompleksnoe ispolzovanie resursov shelfa*, 2007, iss. 15, pp. 575–580. (In Russian)
- Garzoli L., Gnani G., Tamma F., Tosi S., Varese G.C., Picco A.M. Sink or swim: Updated knowledge on marine fungi associated with wood substrates in the Mediterranean Sea and hints about their potential to remediate hydrocarbons. *Progress in Oceanography*, 2015, vol. 137, Part A, pp. 140–148. doi: 10.1016/j.pocean.2015.05.028.
- Hong J.H., Jang S., Heo Y.M., Min M., Lee H., Lee Y.M., Lee H., Kim J.J. Investigation of Marine-Derived Fungal Diversity and Their Exploitable Biological Activities. *Marine drugs*, 2015, vol. 13, pp. 4137–4155. doi: 10.3390/md13074137.
- Hyde K.D., Sarma V.V. Pictorial key to higher marine fungi. In *Marine Mycology – A Practical Approach*. Hong Kong, China, Fungal Diversity Press, 2000, pp. 205–270.
- Jones E.B.G. Fungi. *Biologia marina mediterranea*, 2010, vol. 17, pp. 681–684.
- Jones E.B.G., Sakayaroj J., Suetrong S., Somrithipol S., Pang K.L. Classification of marine Ascomycota, anamorphic taxa and Basidiomycota. *Fungal Diversity*, 2009, vol. 35, pp. 1–187.
- Jones E.B.G., Suetrong S., Sakayaroj J., Bahkali A.H., Abdel-Wahab M.A., Boekhout T., Pang K.-L. Classification of marine Ascomycota, Basidiomycota, Blastocladiomycota and Chytridiomycota. *Fungal Diversity*, 2015, vol. 73, pp. 1–72. doi: 10.1007/s13225-015-0339-4.
- Khan S.S., Manimohan P. Diversity and abundance of marine fungi on driftwood collected from Kerala State and Lakshadweep Islands, India. *Mycosphere*, 2011, vol. 2, no. 3, pp. 223–229.
- Kohlmeyer J., Kohlmeyer E. *Marine Mycology. The Higher Fungi*. N. Y., Academic Press, 1979. 690 p.
- Kopytina N.I. *Corollospora intermedia* and *Nia globospora* [as ‘Nia globispora’] novie dlya Chyornogo morya vidi morskikh gribov [*Corollospora intermedia* and *Nia globospora* [as ‘Nia globispora’], marine fungi new of the Black Sea]. *Morskoy biologicheskij zhurnal*, 2018a, vol. 3, no. 1, pp. 3–9. doi: 10.21072/mbj.2018.03.1.05. (In Russian)
- Kopytina N.I. Morskaya mikobiota zakaznika “Bukhta Kazachya” (Krim, Chyornoe more). [Aquatic Mycobiota of the Nature Reserve (Zakaznik) “Kazachya Bay” (Black Sea, Crimea)]. *Biota i sreda zapovednikh territorii*, 2018b, no. 4, pp. 49–68. (In Russian)
- Kopytina N.I. Ustroistvo dlya lovli melkikh predmetov, plavayushchikh na poverkhnosti vodi : pat. na poleznuyu model 194104 Rossiiskaya Federatsiya. MPK E02B 15/00 (2006.01); E02B 15/10 (2006.01); patentoobladatel(i) Federalnoe gosudarstvennoe byudzhethoe uchrezhdenie nauki Federalnii issledovatel'skii tsentr “Institut biologii yuzhnikh morei imeni A.O. Kovalevskogo RAN” (FITs InBYuM); № 2019127600; zayavl. 30.08.2019; opubl. 28.11.2019, Byul. № 34.
- Kopytina N.I. Vysshie morskie griby. In: *Ekosistema Grigor'evskogo (Malogo Adzhalyk'skogo) limana*. Odessa, Astroprint, 2008, pp. 14–16, 50–64, 239–241. (In Russian)
- Kopytina N.I., Bocharova E.A. Fouling communities of microscopic fungi on various substrates of the Black Sea. *Biosystems Diversity*, 2022, vol. 29, no. 4, pp. 345–353. doi: 10.15421/012144.
- Kopytina N.I., Bubnova E.N. Novie dlya Chernogo morya gribi iz poryadka Pleosporales [Pleosporalean fungi new for the Black Sea]. *Mikologiya i fitopatologiya*, 2011, vol. 45, iss. 4, pp. 316–322. (In Russian)
- Kopytina N.I., Sergeeva N.G. Associacii gribov i nematod v Chernom more [Associations of fungi and nematodes in the Black sea]. *Transactions of Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS*, 2023, issue 102(105), pp. 36–46. doi: 10.47021/0320-3557-2023-36-46. (In Russian)
- Meyers S.P., Hopper B.E. Studies on marine fungal-nematode associations and pant degradation. *Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, 1967, vol. 15, pp. 270–281.
- Overy D.P., Bayman P., Kerr R.G., Bills G.F. An assessment of natural product discovery from marine (sensu strictu) and marine-derived fungi. *Mycology*, 2014, vol. 5, no. 3, pp. 145–167. doi: 10.1080/21501203.2014.931308.
- Pang K.-L., Overy D.P., Jones E.B.G., Calado M.Da.L., Burgaud G., Walker A.K., Johnson J.A., Kerr R.G., Cha H.-J., Bills G.F. ‘Marine fungi’ and ‘marine-derived fungi’ in natural product chemistry research: Toward a new consensual definition. *Fungal Biology Reviews*, 2016, vol. 30, iss. 4, pp. 163–175. doi: 10.1016/j.fbr.2016.08.001.
- Rämä T., Davey M.L., Nordén J., Halvorsen R., Blaalid R., Mathiasen G.H., Alsos I.G., Kausrud H. Fungi Sailing the Arctic Ocean: Speciose Communities in North Atlantic Driftwood as Revealed by High-Throughput Amplicon Sequencing. *Microb Ecol.*, 2016, vol. 72, no. 2, pp. 295–304. doi: 10.1007/s00248-016-0778-9.
- Smirnova L.L. Kompleksi geterotrofnikh mikroorganizmov pribrezhnogo melkovodya bukhti Kazachya (Chyornoe more) [Associations of the heterotrophic microorganisms in the coastal biotopes of Kazachya Bay (Black Sea)]. *Morskoy ekologicheskii zhurnal*, 2010, vol. 9, no. 2, pp. 81–88. (In Russian)
- Smolyanyuk E.V., Bilanenko E.N. Communities of Halotolerant Micromycetes from the Areas of Natural Salinity. *Microbiology*, 2011. vol. 80, no. 6, pp. 877–883.
- Tibell S., Tibell L., Pang K.L., Calabon M., Jones E.B.G. Marine fungi of the Baltic Sea. *Mycology*, 2020, vol. 11, no. 3, pp. 195–213. doi: 10.1080/21501203.2020.1729886
- Usachev P.I. Uspekhi sovremennoi biologii. *Obshchaya kharakteristika fitoplanktona morei SSSR* [General characteristics of phytoplankton in the seas of the USSR]. M.-L., Izd-vo AN SSSR, 1947, vol. 23, iss. 2, pp. 265–288. (In Russian)
- Zaitsev Y., Kopytina N., Garkusha O., Serbinova I. Preliminary Observations of the Samsun Bay Splash Zone Biodiversity. *Journal of the Black Sea/Mediterranean Environment*, 2010, vol. 16, iss. 3, pp. 245–252.

- Zaitsev Y.P., Polikarpov G.G. Recently Discovered New Biospheric Pelocontour Function in the Black Sea Reductive Bathyal Zone. *Journal of the Black Sea/Mediterranean Environment*, 2008, vol. 14, iss. 3, pp. 151–165.
- Zelezinskaya L.M. O mikroskopicheskikh gribakh pribrezhnykh biotopov Odesskogo zaliva i nekotorykh limanov. *Gidrobiologicheskii zhurnal*, 1980, vol. 15, no. 1, pp. 20–25. (In Russian)
- Zelezinskaya L.M., Nikitina V.B. Mikologicheskoe issledovaniya pribrezhnykh biotopov Odesskogo zaliva. *Biologiya morya*, 1977, iss. 43, pp. 43–45. (In Russian)
- Zelezins'ka L.M. Znakhidki mors'kogo bazidiomitseta Nia vibrissa Moore et Meyers u pivnichno-zakhidnii chastini Chornogo morya. *Ukrains'kii botanichnii zhurnal*, 1979b, vol. 35, no. 4, pp. 375–376. (in Ukrainian)

## FUNGAL COMPLEXES ON CELLULOSE-CONTAINING SUBSTRATES IN COASTAL AND DEEP-WATER AREAS OF THE BLACK SEA

N. I. Kopytina<sup>1,\*</sup>, E. A. Bocharova<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences,  
152742 Borok, Russia, e-mail: \*kopytina\_n@mail.ru

<sup>2</sup> A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS,  
299011 Sevastopol, Russia

Revised 11.09.2023

For the first time in the Black Sea, the species composition of fungi on cellulose-containing substrates was studied in the pelagic zone of coastal and deep-water areas of the Black Sea sector of the Crimean peninsula and Abkhazia. A comparative analysis of the taxonomic structure of mycocomplexes on the wood of the studied water areas and the coastal zone in different regions of the Black Sea is conducted. Fragments of driftwood were sampled during five cruises of the R/V “Professor Vodyanitskiy” in the summer-autumn periods of 2016–2017. The studies were conducted at 45 stations, a total of 562 substrates were examined. Fragments of wood were introduced into Petri dishes in sterile seawater and fungi were grown to form generative structures. Twenty-three species of fungi from the Phylum Ascomycota and one species from the Phylum Basidiomycota were identified, three species of fungi were combined into the group of unidentified species (Fungi spp.). Obligatory marine fungi dominated in the species composition [19]. The species *Ceriosporopsis halima* (55.6%), *Corollospora maritima* (51.1%), *Halosphaeriopsis mediosetigera* (51.1%) and *Corollospora trifurcata* (48.9%) which are widespread in the Black Sea and the World Ocean had the highest frequency of occurrence. The species *Clavariopsis bulbosa* and *Emericellopsis maritima* which are rare in the coastal waters of the Crimean peninsula and in the northwestern Black Sea (NWBS) were detected. Micromycetes *Alternaria alternata*, *A. chlamydospora*, *A. tenuissima*, *Chaetomium* sp., *Stachybotrys chartarum* etc. found in terrestrial ecosystems were also identified. Twenty-one species were found in during the biological season “summer” (water temperature 19.8–26.3°C), 20 species, in biological “autumn” (water temperature 10.1–14.4°C), the similarity of the species composition of fungi by seasons corresponded to 82.9% (17 common species) (the Bray-Curtis coefficient). In the study area, the species structure of mycocomplexes at stations located along the coastline and seaward had a high similarity coefficient of 88.4% (19 common species, the number of species 20 and 23, respectively). The similarity of mycocomplexes in the open part of the sea and the coastal zone of the NWBS is 45.8 (19 species are common), in the open part of the sea and the coastal zone of the Crimea is 69.0% (20 species are common). The high species diversity of fungi in the coastal areas of the NWBS can be explained by a large number of studies, as well as by the influence of the flow of large rivers such as the Dnieper, Southern Bug, Ingul, Dniester, Danube, with waters from which a large number of cellulose-containing substrates enter the sea.

**Keywords:** lignophilic fungi, obligate and facultative marine fungi, driftwood

## СТРУКТУРА МИКРОПЛАНКТОНА В ВОДЕ р. ВОЛГА НА УЧАСТКЕ с. ПРИЛУКИ – пгт КРАСНЫЙ ПРОФИНТЕРН (ЯРОСЛАВСКАЯ ОБЛАСТЬ)

Н. И. Копытина \*, И. В. Рыбакова

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН  
152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: \*kopytina\_n@mail.ru

Поступила в редакцию 28.08.2023

В августе 2021 г. в русловой части р. Волга, на участке с. Прилуки – пгт Красный Профинтерн проведены исследования бактерио- и микопланктона. Исследование проведено на 25 станциях. Дана характеристика количественной структуры сообществ гетеротрофных микроорганизмов по отдельным станциям и группам станций, выделенных по типу антропогенной нагрузки: “напротив населенных пунктов”, “нижняя граница населенных пунктов”, “5 км ниже населенных пунктов”, “10 км ниже населенных пунктов”, “водозабор”. Произведена оценка качества вод. Сапрофитные бактерии выделяли методом глубинного посева, общую численность бактерий и пропагул грибов определяли методом прямого счета с применением эпифлуоресцентного микроскопа. Численность бактерий на станциях составляла 98.65–99.97% (в среднем 98.63%) и превышала грибную в 73.0–3824.4 раз (в среднем в 1177.8 раз). Биомасса бактерий формировала – 90.01–99.86% (в среднем 98.63%) и превосходила грибную в 9.0–663.8 раз (в среднем в 168 раз). Кластерный анализ количественной структуры сообществ микроорганизмов по группам выявил их высокое сходство: по численности – 86.6–98.3%, по биомассе – 88.2–98.9%. Качество воды в группах оценено по микробиологическим показателям, как переходное от загрязненных вод к грязным, от β-мезасапробных к полиасапробным, по трофности – от мезотрофных к эвтрофным.

*Ключевые слова:* бактериопланктон, микопланктон, численность и биомасса микроорганизмов, сапрофитные бактерии, качество воды.

DOI: 10.47021/0320-3557-2023-40-49

### ВВЕДЕНИЕ

Одним из самых многочисленных компонентов водных экосистем являются гетеротрофные организмы, в состав которых входят бактерии и грибы. Известно, что они быстро реагируют на воздействие различных биотических и абиотических факторов, регулируют поток органических веществ, способствуют самоочищению водоемов, являются компонентами трофических цепей, а также прямо или косвенно воздействуют на численность других гидробионтов [Терехова, 2008 (Terekhova, 2008); Тастамбек и др., 2016 (Tastambek et al., 2016)].

В подавляющем большинстве случаев микробиологические показатели могут самым лучшим образом характеризовать качество воды, используемой для питьевого и производственного водоснабжения. Микроорганизмы являются настолько тонкими индикаторами, что часто превосходят по чувствительности многие химические и физические методы [Романенко, 1979 (Romanenko, 1979)].

Бактериопланктон русловой части Рыбинского водохранилища и само водохранилище неоднократно исследовали в комплексных экспедициях [Корюлов et al., 2018, 2019]. Известны многочисленные микологические исследования р. Волга и водоемов, связанных с ней. В этих работах отражены видовой состав грибов и их распространение [Домашова, 1971, 1974 (Domashova, 1971, 1974); Захарова,

1973, 1975 (Zakharova, 1973, 1975); Милько, Захарова, 1976 (Milko, Zakharova, 1976); Солнцева 1980 (Solntseva, 1980); Солнцева и др., 1987, 1989, 1990 (Solntseva et al., 1987, 1989, 1990); Семенова, Терехова, 1990 (Semenova, Terekhova, 1990); Потехина и др., 2021 (Potekhina et al., 2021)], дана характеристика экологических показателей: динамика численности, биомассы, продуктивности; отражено влияние абиотических и биотических факторов, источников загрязнения воды на структуру комплексов микромицетов [Семенова, Терехова, 1990 (Semenova, Terekhova, 1990); Терехова и др. 1998 (Terekhova et al., 1998); Терехова, 2008 (Terekhova, 2008)]. Классическим методом исследования бактерий и грибов является посев на специальные среды. При изучении микроорганизмов реки Волга был также применен и метод прямого микроскопирования, с использованием специфических люминисцентных красителей, который позволяет более точно выявить численность и биомассу микроорганизмов, что необходимо для понимания их роли в экосистемах [Терехова и др., 1991 (Terekhova et al., 1991); Терехова, Швед, 1992 (Terekhova, Swede 1992); Корюлов et al., 2018, 2019].

Цель работы – дать характеристику количественной структуры сообществ гетеротрофных микроорганизмов (бактерий и вод-



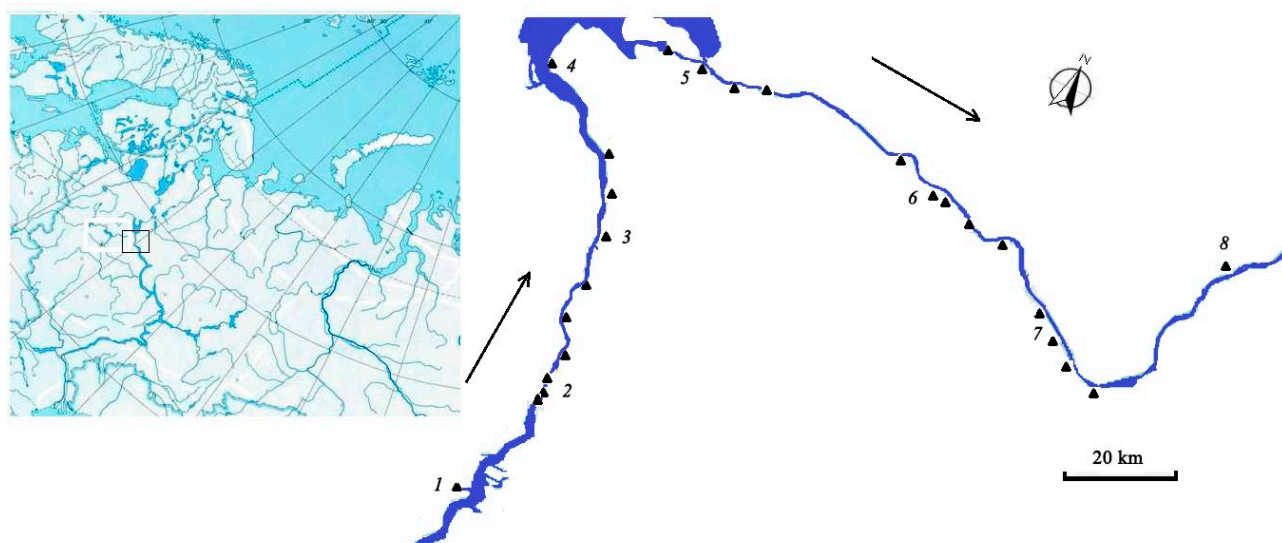
ных грибов) в воде русловой части р. Волга на участке с. Прилуки – пгт Красный Профинтерн по отдельным станциям и группам стан-

ций, выделенных по типу антропогенной нагрузки. Оценить качество вод данного участка р. Волга.

#### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В августе 2021 г. во время рейса НИС “Академик Топчиев” в русловой части р. Волга, в пределах Ярославской области на участке с. Прилуки – пгт Красный Профинтерн отобраны пробы воды для исследования бактерио- и микопланктона. Пробы взяты, напротив, в нижней границе, ниже на 5 и 10 км населенных пунктов с различной численностью населения (с. Прилуки, г. Углич, г. Мышкин, с. Коприно, г. Рыбинск, г. Тутаев, г. Ярославль, пгт Профинтерн), а также в районах водозабора населенных пунктов. Воду

отбирали батометром объемом 2 л на 25 станциях с глубины 0.3 м: набирали в стерильные стеклянные флаконы емкостью 0.5 л и закупоривали стерильными пробками, часть пробы использовали для выделения сапрофитных бактерий, остальную – фиксировали 40%-ным формалином (0.5 мл на 100 мл воды) [Кузнецов, Дубинина, 1989 (Kuznetsov, Dubinina, 1989)]. Средняя температура воды изменялась в пределах 21.0–24.0°C, прозрачность – 110–140 см, электропроводность – 214–244,4 Ом<sup>-1</sup>, растворенный O<sub>2</sub> – 8.68–10.42 мг/л.



**Рис. 1.** Карта-схема отбора проб: 1 – с. Прилуки, 2 – г. Углич, 3 – г. Мышкин, 4 – с. Коприно, 5 – г. Рыбинск, 6 – г. Тутаев, 7 – г. Ярославль, 8 – пгт Красный Профинтерн. Стрелка указывает направление течения реки.

**Fig. 1.** Outline sampling map: 1 – Priluki, 2 – Uglich, 3 – Myshkin, 4 – Koprino, 5 – Rybinsk, 6 – Tutaev, 7 – Yaroslavl, 8 – Krasny Profintern. The arrow indicates the direction of the river.

Сапрофитные бактерии выделяли методом глубинного посева на рыбопептонный агар (РПА) в двух повторностях [Романенко, 1979 (Romanenko, 1979)], численность выражали в КОЕ/мл (колониеобразующие единицы).

Общая численность микропланктона. Численность и размеры бактерий определяли методом прямого счета с применением эпифлуоресцентного микроскопа (Olympus BX51, Япония) с системой анализа изображения. Для подсчета и установления размерно-морфологических групп гетеротрофных бактерий отфильтровывали 2 мл воды через черные ядерные фильтры с диаметром пор 0.17 мкм (производство ОИЯИ, г. Дубна, Россия) и последующей окраской флуорохромом DAPI (4,6-диамидино-2-фенилиндол) [Porter, Feig, 1980].

Для подсчета спор грибов (структуры грибов, дающие начало новому организму: споры различного генезиса, клетки мицелия (гифы)) фильтровали 30 мл воды через черные ядерные фильтры с диаметром пор 1.5 мкм. Фильтры фиксировали в парах этанола, окрашивали водным раствором люминесцентного красителя калькофлуора белого (концентрация 1:100 000, время окрашивания – 15 мин), который связывается с хитином и целлюлозой клеточных стенок грибов, поэтому грибные структуры приобретают ярко-зеленую люминесценцию [Терехова и др., 1991 (Terekhova et al., 1991)]. Фильтры просматривали на микроскопе ЛЮМАМ И-1, Россия.

Все препараты просматривали при увеличении  $\times 1000$ , объекты подсчитывали в десяти-

ти полях зрения. Численность микроорганизмов рассчитывали по формуле:

$$N = e \times 10^6 \times d / a \times \text{ж} \times z,$$

где  $N$  – количество микроорганизмов в 1 мл воды;  $e$  – площадь фильтра, мм<sup>2</sup>;  $10^6$  – переводной коэффициент (мм<sup>2</sup> в мкм<sup>2</sup>);  $d$  – сумма подсчитанных микроорганизмов в полях зрения;  $a$  – площадь окулярного сетчатого микрометра (в мкм<sup>2</sup>);  $\text{ж}$  – объем профильтрованной воды, мл;  $z$  – число полей зрения, где подсчитывались микроорганизмы на площади  $a$ .

Биомассу микроорганизмов рассчитывали по формуле:

$$B = N \times V \times d,$$

где  $B$  – биомасса микроорганизмов, мг сырой биомассы;  $N$  – численность микро-

организмов;  $V$  – объем клетки, мкм<sup>3</sup>;  $d$  – удельный вес равный 1 г/мл [Кузнецов, Дубинина, 1989 (Kuznetsov, Dubinina, 1989)]. Для вычисления объемов микроорганизмов использовали формулы аналогичных геометрических фигур.

Санитарное состояние исследуемого района оценивали по общему числу бактерий и сапрофитных бактерий.

Обработка данных проведена с использованием программы MS Excel и пакета статистических программ PRIMER® 5.2.8. (функции Similarity, CLUSTER), входным форматом пакета служат матрицы типа пробы×таксоны [Clarke et al., 2014].

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Сапрофитные бактерии. Средняя численность сапрофитных бактерий по станциям составляла  $1.20 \pm 0.9 \times 10^4$  КОЕ/мл, минимум –  $0.4 \times 10^4$  (Водозабор г. Мышкин), максимум –  $4.8 \times 10^4$  КОЕ/мл (нижняя граница г. Ярославль).

Суммарная численность и биомасса микроорганизмов. На исследуемом участке реки средняя численность гетеротрофных бактерий была  $8.00 \pm 1.8 \times 10^6$  кл./мл, наибольшая разница в численности составила 2.8 раз: минимум –  $4.4 \times 10^6$  (5 км ниже г. Тутаев), максимум –  $12.4 \times 10^6$  кл./мл (выше водозабора г. Мышкин). В общей численности микроорганизмов бактерии определяли 98.65 (нижняя граница г. Мышкин) – 99.97% (10 км ниже г. Рыбинск). Различия в численности бактерий по станциям не значительное, что подтверждает коэффициент сходства Брей-Кертиса, минимальное значение которого соответствовало 85.26%. Среднее значение биомассы гетеротрофных бактерий –  $492.5 \pm 175.9 \times 10^{-3}$  мкг/мл, максимальное различие в значениях биомассы составляло 6.2 раз. Минимум биомассы –  $153.9 \times 10^{-3}$  мкг/мл (5 км ниже г. Тутаев), максимум –  $954.6 \times 10^{-3}$  мкг/мл (нижняя граница г. Ярославль). Бактериопланктон был представлен мелкими кокками с размерами 0.2–0.3 мкм и эллипсоидными клетками размером <1.0 мкм, эта группа составляла в среднем 97% общей численности. Крупные палочки, размером свыше 2.0 мкм, присутствовали в воде практически всех станций в количестве 2.5% общей численности бактерий, но достигали 5–7% на станциях 10 км ниже г. Рыбинск, у центрального водозабора и нижней границы г. Ярославль. Нитчатые формы присутствовали только в воде нижней части Угличского водохранилища: с. Прилуки, в черте г. Углич и составили 0.2–2.0% общей численности бактериопланктона.

Грибы были представлены небольшими фрагментами гиф 30–80×2–6 мкм и мелкими одиночными или сгруппированными округлыми спорами размером 2.0–7.0 мкм. Средняя численность пропагул грибов соответствовала  $1.75 \pm 2.31 \times 10^4$  кл./мл, по станциям исследования изменялась в 47 раз: от  $0.226 \times 10^4$  (нижняя граница пгт Красный Профинтерн) до  $10.7 \times 10^4$  кл./мл (5 км ниже г. Мышкин). Средняя биомасса грибов –  $6.24 \times 10^{-3}$  мкг/мл, биомасса по станциям различалась в 71.2 раза: от  $0.679 \times 10^{-3}$  до  $48.34 \times 10^{-3}$  мкг/мл на этих же станциях, соответственно. В структуре микобиоты споровая компонента составляла от 3.18 (напротив г. Углич) до 53.40% (напротив г. Рыбинск), соответственно фрагменты мицелия от 46.56 до 96.82% на тех же станциях. Данные пропорции свидетельствуют об активном функционировании грибов в районе исследования.

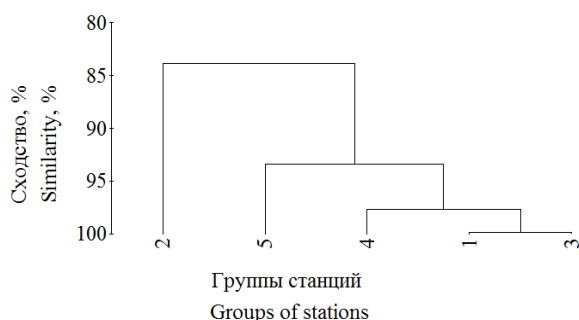
Численность бактерий превышала грибную в 73.0 (нижняя граница г. Мышкин), в 3824.8 раза (10 км ниже г. Тутаев), в среднем в 1177.8 раз, биомасса бактерий превосходила грибную в 9.0–663.8 раз на тех же станциях, в среднем в 168 раз. В долевого отношении биомасса бактерий составляла – 90.0–99.86%, в среднем  $98.63 \pm 1.97\%$  общей. Следовательно, главным компонентом микробиологических сообществ являлись бактерии, которые доминировали в количественной структуре сообществ по численности и биомассе.

Кластерный анализ численности и биомассы микроорганизмов по станциям выявил их высокое сходство: значения коэффициентов сходства по численности соответствовали 74.49–99.21%, по биомассе – 71.03–98.34%.

Группы станций, сапрофитные бактерии. Полученные результаты также проанализиро-

вали по группам станций, объединенных по типу антропогенной нагрузки: “напротив населенных пунктов”, “нижняя граница населенных пунктов”, “5 км ниже населенных пунктов”, “10 км ниже населенных пунктов”, “водозабор”.

Кластерный анализ, выполненный, по значениям численности сапрофитных бактерий показал высокое сходство групп станций – от 79.1% (“нижняя граница населенных пунктов” и “водозабор”) до 99.8% (“нижняя граница населенных пунктов” и “5 км ниже населенных пунктов”) (рис. 1). Максимальная средняя численность сапрофитных бактерий выявлена в группе “нижняя граница населенных пунктов” ( $1.92 \times 10^4$  КОЕ/мл), следовательно, на станциях этой группы было повышенное содержание легкодоступных органических соединений (табл. 1).



**Рис. 2.** Кластерный анализ сходства выделенных групп станций по средней численности сапрофитных бактерий в воде р. Волга на участке с. Прилуки – пгт Красный Профинтерн (по коэффициенту Брей-Кертиса). 1 – группа станций “напротив населенных пунктов”; 2 – группа станций “нижняя граница населенных пунктов”; 3 – группа станций “5 км ниже населенных пунктов”; 4 – группа станций “10 км ниже населенных пунктов”; 5 – группа станций “водозабор”.

**Fig. 2.** Cluster analysis of the similarity of the selected groups of stations by the average number of saprophytic bacteria in the water of the Volga River at the river stretch Priluki – Krasnyi Profintern (using the Bray-Curtis coefficient). 1 – group of stations “across from a settlement”; 2 – group of stations “lower border of a settlement”; 3 – group of stations “5 km downstream from a settlement”; 4 – group of stations “10 km downstream from a settlement”; 5 – group of stations “water intake”.

Группы станций, по результатам прямого счета. Кластерный анализ, осуществленный, по значениям общей средней численности микроорганизмов также выявил высокую степень сходства всех групп станций (рис. 2а). Сходство изменялось от 86.6% (“10 км ниже населенных пунктов”) до 98.3% (“напротив населенных

пунктов” и “5 км ниже населенных пунктов”). Отличия групп станций по общей численности микроорганизмов статистически незначимы. Выявлена слабая корреляционная связь между значениями численности бактерий и грибов по группам станций – 0.4.

Кластерный анализ, выполненный по средним значениям биомассы микроорганизмов выявил сходство сообществ в группах от 88.2% (“напротив населенных пунктов” и “5 км ниже населенных пунктов”) до 98.9% (“напротив населенных пунктов” и “10 км ниже населенных пунктов”) (рис. 2б, табл. 1). В группах станций “нижняя граница населенных пунктов” и “5 км ниже населенных пунктов” отмечены наиболее низкие значения биомассы бактерий, потому что в этих группах преобладали мелкоразмерные формы. Между всеми группами отличия в значениях биомассы статистически незначимы, но группа “5 км ниже населенных пунктов” отличается от остальных: соотношение биомассы бактерий и грибов минимально – 26.9 раз. В других группах соотношение биомассы бактерий и грибов изменялось от 98.3 (“водозабор”) до 205.5 раз (“нижняя граница населенных пунктов”). В структуре микобиоты всех групп преобладал мицелиальный компонент от 58.6 (“5 км ниже населенных пунктов”) до 71.0% (“нижняя граница населенных пунктов”). По группам станций вычислена высокая отрицательная корреляционная связь между биомассой бактерий и грибов –  $-0.85$ , что свидетельствует о разных условиях среды, благоприятных для развития этих групп микроорганизмов.

В исследуемый период, в группах станций с различной антропогенной нагрузкой, выявлены близкие количественные характеристики бактерио- и микопланктона.

Оценка качества воды. По микробиологическим показателям дана оценка качеству воды согласно ГОСТу 17.1.2.04-77 “Оценка состояния и правила таксации рыбохозяйственных водных объектов”. Качество воды во всех выделенных группах станций по общей численности бактерий соответствует характеристике: грязные воды, класс полисапробные. Однако, по численности сапрофитных бактерий и индексу (соотношение общего числа бактерий к сапрофитам) качество воды соответствует состоянию: загрязненные воды,  $\beta$ -мезасапробные. В общем, качество воды можно оценить, как переходное от загрязненных вод к грязным, от  $\beta$ -мезасапробных к полисапробным, по трофности – от мезотрофных к эвтрофным. Еще одним показателем чистоты воды

является доля (%) численности сапрофитных бактерий к общему числу бактерий, данный показатель изменялся от 0.09 (водозабор)

до 0.25 (нижняя граница населенных пунктов), что соответствует характеристике – загрязненная [Романенко, 1979 (Romanenko, 1979)].

Количественные характеристики бактерио- и микопланктона в выделенных группах станций (среднее значение ± стандартное отклонение)

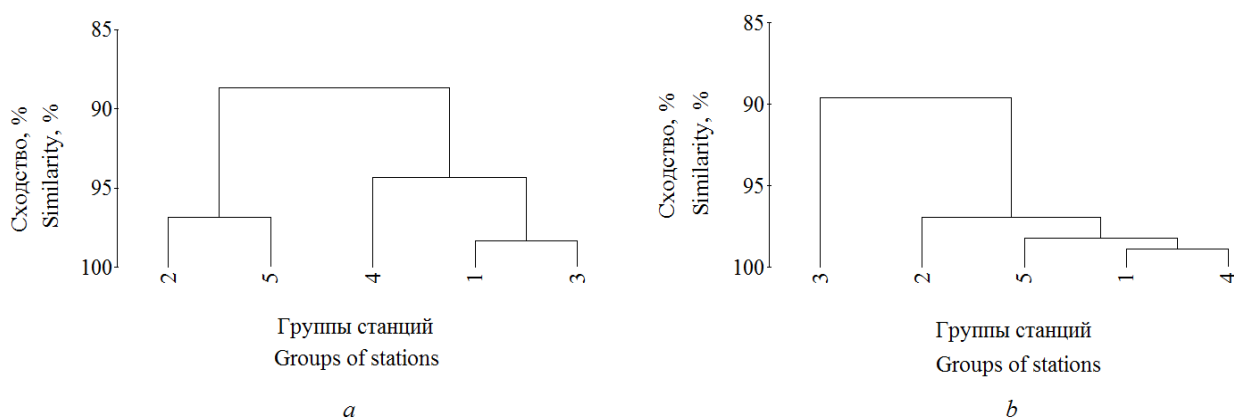
Quantitative characteristics of bacterio- and mycoplankton in selected groups of stations (mean value ± standard deviation)

Параметры Parameters	Группа станций / Group of stations				
	“Напротив населенных пунктов” “Across from a settlement”	“Нижняя граница населенных пунктов” “Lower border of a settlement”	“5 км ниже населенных пунктов” “5 km downstream from a settlement”	“10 км ниже населенных пунктов” “10 km downstream from a settlement”	“Водозабор” “Water intake”
Численность сапрофитных бактерий ( $N_b$ ), КОЕ/мл $1 \times 10^4$ Number of saprophytic bacteria ( $N_b$ ), CFU/ml $1 \times 10^4$	1.03±0.30	1.92±1.66	1.04±0.52	1.14±0.40	0.82±0.38
Общая численность бактерий ( $N_{ob}$ ), кл./мл $1 \times 10^6$ Total number of bacteria ( $N_{ob}$ ), cell/ml $1 \times 10^6$	7.86±1.72	7.75±1.34	7.57±2.01	7.68±0.25	8.70±9.04
Численность грибов ( $N_g$ ), пропагул/мл, $1 \times 10^4$ Number of fungi ( $N_g$ ), propagules/ml, $1 \times 10^4$	3.34±2.30	1.22±1.45	2.99±3.85	5.27±0.18	1.04±0.36
Средняя общая численность микроорганизмов ( $N_{mo}$ ), $1 \times 10^6$ кл./мл Average total number of microorganisms ( $N_{mo}$ ), $1 \times 10^6$ cell/ml	7.89	7.76	7.60	7.68	8.71
Биомасса бактерий ( $B_b$ ), мкг/мл $1 \times 10^{-3}$ Biomass of bacteria ( $B_b$ ), µg/ml $1 \times 10^{-3}$	550.37±140	485.52±240	396.12±127	528.36±169	547.22±115
Биомасса грибов ( $B_g$ ), мкг/мл $1 \times 10^{-3}$	2.68±0.80	2.84±2.38	14.73±17.20	2.95±1.67	5.56±3.34
Общая биомасса микроорганизмов ( $B_{mo}$ ), мкг/мл $1 \times 10^{-3}$ Total biomass of microorganisms ( $B_{mo}$ ), µg/ml $1 \times 10^{-3}$	553.0	487.0	411.0	531.0	553.0

## ОБСУЖДЕНИЕ

Наши результаты согласуются с данными, полученными ранее другими авторами. Так в августе 2007 г. в Рыбинском водохранилище средняя численность бактерий в воде была  $7.10 \times 10^6$  кл./мл [Корюлов et al., 2016]. Летом 2005–2007 гг. в верхневолжских водохранилищах (Иваньковское и Рыбинское) в сообществах бактериопланктона значения средней численности и биомассы достигали  $7.59–7.62 \cdot 10^6$  кл./мл и 381–624 мг/м<sup>3</sup>, следовательно, в исследуемый период, по значениям численно-

сти, биомассы и продукции бактериопланктона эти водоемы были эвтрофными [Корюлов et al., 2019]. В 2015–2016 гг. ниже по течению р. Волга, на большей части акватории Горьковского водохранилища, качество воды охарактеризовано как “весьма грязная” и “сильно грязная” [Корюлов et al., 2020]. Следовательно, в течение длительного периода времени, в русле реки и ее водохранилищах складывается неблагоприятная экологическая обстановка.



**Рис. 3.** Кластерный анализ сходства, выделенных групп станций, по средней численности (а) и биомассе (b) микроорганизмов в воде реки Волга на участке от с. Прилуки до пгт Красный Профинтерн (коэффициент Брей-Кертиса). 1 – группа станций “напротив населенных пунктов”; 2 – группа станций “нижняя граница населенных пунктов”; 3 – группа станций “5 км ниже населенных пунктов”; 4 – группа станций “10 км ниже населенных пунктов”; 5 – группа станций “водозабор”.

**Fig. 3.** Cluster analysis of the similarity of the selected groups of stations by the average number (a) and biomass (b) of microorganisms in the water of the Volga River at the river stretch Priluki – Krasnyi Profintern (Bray-Curtis coefficient). 1 – group of stations “across from a settlement”; 2 – group of stations “lower border of a settlement”; 3 – group of stations “5 km downstream from a settlement”; 4 – group of stations “10 km downstream from a settlement”; 5 – group of stations “water intake”.

В воде каскадов водохранилищ (Иваньковское, Углическое, Рыбинское, Горьковское, Куйбышевское, Саратовское, Волгоградское), в районах крупных городов и в русловой части реки, вплоть до Астрахани были изучены численность и видовой состав грибов. Установлено, что наиболее заспорена вода в прибрежной части реки, районах крупных городов и ниже по течению до 20 км, достигая значений от нескольких тысяч до десятков тысяч КОЕ/л [Милько, Захарова, 1976 (Milko, Zakharova, 1976)]. В нашем исследовании отмечены максимальные количественные показатели грибов в воде напротив населенных пунктов и на 5 км ниже.

Исследование грибов в бассейне р. Волга методом люминесцентной микроскопии проведено в Куйбышевском водохранилище [Терехова и др. 1991 (Terekhova et al., 1991)]. Биомасса бактерий превосходила грибную в 10–30 раз, грибная биомасса составляла 1.16–2.1 мкг/мл, (2.6–5.8% общей) доля мицелия 42.2%. В микропланктоне р. Обь биомасса микроскопических грибов определялась от 3 до 37%, доля спор в структуре микрореконструкций в среднем была 69.3%, биомассы – 49.3% [Корюлов, Косоларов, 2011]. В наших исследованиях значения биомассы грибов изменялись от 0.679 до 48.34 мкг/мл с преобладанием мицелия – 46.56–96.82%, однако доля биомассы грибов соответствовала 0.14–10.00% общей. Во всех случаях ведущую роль играли бактерии, но отрицать роль водных грибов не

следует, особенно в деструкции трудноусвояемых соединений.

В исследуемых водоемах Поволжья описано 332 вида, которые представляют 86 родов терригенных грибов. Среди них 301 вид (70 родов) относятся к Ascomycota, 23 вида (8 родов) – Mucoromycota [Семенова, 1994 (Semenova, 1994)]. В воде р. Волга выявлено более 150 видов грибов из отделов Ascomycota, Mucoromycota, Basidiomycota, Oomycota [Домашова, 1971, 1974 (Domashova, 1971, 1974); Захарова, 1973, 1975 (Zakharova, 1973, 1975); Милько, Захарова, 1976 (Milko, Zakharova, 1976); Солнцева 1980 (Solntseva, 1980); Солнцева и др., 1987, 1989, 1990 (Solntseva et al., 1987, 1989, 1990)].

На фильтрах, в основном, отмечали мелкие шаровидные споры диаметром 2–7 мкм, характерные для представителей родов *Aspergillus*, *Penicillium*, *Trichoderma*, *Mucor* и дрожжевых форм грибов. Перечисленные роды грибов отмечены как доминирующие в видовом составе микобиоты воды, по всей протяженности реки [Захарова, 1975 (Zakharova, 1975); Милько, Захарова, 1976 (Milko, Zakharova, 1976); Солнцева и др., 1987, 1989, 1990 (Solntseva et al., 1987, 1989, 1990); Семенова, Терехова, 1990 (Semenova, Terekhova, 1990); Потехина и др., 2021 (Potekhin et al., 2021)]. В разработанных методах оценки качества природных вод, микроскопические грибы не учитываются. Однако известно, что видовая структура комплексов грибов изменяется при раз-

личных антропогенных нагрузках, установлены группы видов-индикаторов: соотношение светлоокрашенных и темноокрашенных видов, быстро- и медленно растущих форм, соотношение биомассы спор и мицелия [Терехова, 2007, 2008 (Terekhova, 2007, 2008); Копытина, 2020 (Kopytina, 2020)].

Бесспорно, при изучении процессов микробиологической деструкции в водоемах следует отдельно учитывать вклад водных грибов, способных продуцировать широкий

спектр биологически активных веществ и утилизировать труднодоступную для других микроорганизмов органику (хитин- и целлюлозо-содержащие субстраты). Грибы широко распространены, а в связи с загрязнением возрастает доля патогенных видов, поэтому они существенно влияют на процессы, происходящие в водоемах [Терехова и др., 1991 (Terekhova et al., 1991); Ларцева, 2016 (Lartseva, 2016); Voronin, Zhdanova, 2021].

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В структуре сообществ микроорганизмов доминировали бактерии. Численность бактерий на станциях составляла 98.65–99.97% и превышала грибную в 73.0–3824.4 раз (в среднем в 1177.8 раз). Биомасса бактерий формировала от 90.0 до 99.86%, в среднем  $98.63 \pm 1.97\%$  и превосходила грибную в 9.0–663.8 раз (в среднем в 168 раз). Кластерный анализ количественной структуры микроорганизмов по станциям выявил их высокое сходство: минимальное значение коэффициента Брей-Кертиса по численности соответствовало 89.9%, по биомассе – 72.4%. Отличия количественной структуры сообществ микроорганизмов по станциям статистически незначимы.

В группах станций, выделенных по типу антропогенной нагрузки, отмечено высокое

сходство количественной структуры сообществ микроорганизмов: по численности – 86.6–98.3%, по биомассе – 88.2–98.9%. По группам станций вычислена высокая отрицательная корреляционная связь между биомассой бактерий и грибов –  $-0.85$ , что свидетельствует о разных условиях среды, благоприятных для развития этих групп организмов. Качество воды в группах оценено по микробиологическим показателям (общая численность бактерий, численность сапрофитных бактерий, доля (%) численности сапрофитных бактерий к общему числу бактерий) как переходное от загрязненных вод к грязным, от  $\beta$ -мезасапрофитных к полисапрофитным, по трофности – от мезотрофных к эвтрофным.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность ст. лаборанту лаборатории микробиологии Института внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН Микряковой И.С. за помощь в отборе проб и оформлении дневника рейса.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН № 121051100102-2 “Роль прокариотных и эукариотных микроорганизмов и вирусов в структуре и функционировании водных экосистем”.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- ГОСТ 17.1.2.04-77 Показатели состояния и правила таксации рыбохозяйственных водных объектов. Дата введения 01.07.78. Ограничение срока действия снято по Приказу Минприроды России от 16.04.92 № 60 (ИУС № 9–94).
- Домашова А.А. О флоре водных фикомицетов Нижнего Поволжья // Микол. и фитопатол. 1971. Т. 5, Вып. 2. С. 188–193.
- Домашова А.А. Новый вид гриба из Волги – *Aphanomyces volgensis* Domash. // Микол. и фитопатол. 1974. Т. 8, Вып. 4. С. 369–370.
- Захарова Л.И. Предварительные данные о количестве водных грибов в р. Волге // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. 1973. № 20. С. 7–9.
- Захарова Л.И. К видовому составу микрофлоры р. Волги // Антропогенные факторы в жизни водоемов. Труды ИБВВ АН СССР. 1975. Т. 30 (33). С. 157–163.
- Копытина Н.И. Микобиота пелагиали Одесского региона северо-западной части Черного моря // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2020. № 52. С. 140–163. DOI: 10.17223/19988591/52/8.
- Кузнецов С.И., Дубинина Г.А. Методы изучения водных микроорганизмов. М.: Наука, 1989. 288 с.
- Ларцева Л.В. Сапролегниоз икры судака при искусственном разведении в дельте р. Волги // Труды ВНИРО. 2016. Т. 162. С. 129–137.
- Милюк А.А., Захарова Л.И. Заспоренность грибами воды реки Волги // Микол. и фитопатол. 1976. Т. 10, Вып. 3. С. 222–225.



- Потехина Р.М., Ларина Ю.В., Фицев И.М., Макаева В.И., Альмитова Л.И., Матросова Л.Е. Распространение мицелиальных грибов в водных объектах Поволжья // Ученые записки казанской государственной академии ветеринарной медицины им. Н.Э. Баумана. 2021. Т. 245, № 1. С. 154–159. DOI: 10.31588/2413-4201-1883-245-1-154-159.
- Романенко В.И. Микробиологические показатели качества воды и методы их определения // Водные ресурсы. 1979. № 6. С. 139–153.
- Кузнецов С.И., Дубинина Г.А. Методы изучения водных микроорганизмов. М.: Наука, 1989. 288 с.
- Семенова Т.А., Терехова В.А. Микромицеты Куйбышевского водохранилища. I. Оценка сезонной динамики и численности методом глубинного посева // Микол. и фитопатол. 1990. Т. 24, Вып. 2. С. 121–124.
- Семенова Т.А. Микобиота водоемов Среднего Поволжья: Автореф. дис....канд. биол. наук, 1994. 160 с.
- Солнцева И.О. Дрожжеподобные организмы в Рыбинском водохранилище и его побережье // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. 1980. № 45. С. 19–22.
- Солнцева И.О., Виноградова Г.И., Нагорная С.С., Квасников Е.А. Дрожжевая флора водохранилищ Верхней и Средней Волги // Микробиол. журн. Киев. 1987. Т. 49, Вып. 3. С. 38–41.
- Солнцева И.О., Виноградова Г.И. Дрожжевая флора воды и рыб Рыбинского водохранилища (Шекснинский плес) // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. 1989. № 82. С. 16–20.
- Солнцева И. О., Виноградова Г.И. Сезонные исследования дрожжевой флоры воды и рыб в Рыбинском водохранилище // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. 1990. № 85. С. 56–61.
- Тастамбек К.Т., Акимбеков Н.Ш., Ерназарова А.К., Кайырманова Г.К., Абдиева Г.Ж., Уалиева П.С., Жубанова А.А. Изучение микробного разнообразия в пробах воды и почвы Атырауской и Мангистауской областей // KazNU Bulletin. Ecology series. 2016. №3 (48). С. 77–83.
- Терехова В.А. Микромицеты в экологической оценке водных и наземных экосистем. М.: Наука, 2007. 215 с.
- Терехова В.А. Анализ биоиндикационного потенциала разных групп водной микобиоты // Материалы III Всероссийской конференции по водной токсикологии, посвященной памяти Б.А. Флерова. Антропогенное влияние на водные организмы и экосистемы. Конференции по гидроэкологии. Критерии оценки качества вод и методы нормирования антропогенных нагрузок. Школы-семинара Современные методы исследования и оценки качества вод, состояния водных организмов и экосистем в условиях антропогенной нагрузки. 11–16 ноября 2008 г. Ч. 1. Борок. 2008. С. 136–148.
- Терехова В.А., Семенова Т.А., Полянская Л.М. Исследование грибов методом люминисцентной микроскопии // Микробиология. 1991. Т. 60, Вып. 5. С. 890–895.
- Терехова В.А., Швед Л.Г. Численность и биомасса микроскопических грибов в малых реках Среднего Поволжья // Биология внутренних вод. 1992. № 95, С. 21–25.
- Терехова В.А., Семенова Т.А., Шитиков В.К. Микромицеты Куйбышевского водохранилища. IV. Взаимодействие с абиотическими и биотическими факторами // Микол. и фитопатол. 1998. Т. 32, Вып. 1. С. 44–48.
- Clarke K.R., Gorley R.N., Somerfield P.J., Warwick R.M. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation, 3<sup>rd</sup> edition PRIMER-E : Plymouth, 2014. 262 p.
- Kopylov A. I., Kosolapov D.B. The Structure of the Planktic Microbial Community in the Lower Reaches of the Ob River near Salekhard // Contemporary Problems of Ecology. 2011. Vol. 4. № 1. P. 1–7. DOI: 10.1134/S1995425511010012.
- Kopylov A.I., Kosolapov D.B., Zabolotkina E.A., Kosolapova N.G. The trophic relationships between planktonic bacteria, heterotrophic nanoflagellates and viruses in a mesoeutrophic reservoir // Contemporary Problems of Ecology. 2016. Vol. 9. P. 297–305. DOI: 10.1134/S1995425516030082.
- Kopylov A.I., Kosolapov D.B., Lazareva V.I. Structure of Biotic Component of the Rybinsk Reservoir Ecosystem: Importance of Heterotrophic Bacteria (Review) // Inland Water Biology. 2018. Vol. 11. P. 237–244. DOI: 10.1134/S1995082918030082.
- Kopylov A.I., Kosolapov D.B., Rybakova I.V. Assessing the Abundance, Biomass, and Production of Heterotrophic Bacteria in Upper Volga Reservoirs // Water Resources. 2019. Vol. 46, №. 1. P. 45–51. DOI: 10.1134/S0097807819010093.
- Kopylov A.I., Kosolapov D.B., Mikryakova I.S. Long-Term Dynamics of Heterotrophic Bacterioplankton in a Large Eutrophic Reservoir // Inland Water Biology. 2020. Vol. 13, № 5. P. 585–591. DOI: 10.1134/S1995082920040045.
- Porter R.G., Feig Y.S. The use of DAPI for identification and counting of aquatic microflora // Limnol. Oceanogr. 1980. Vol. 25. № 5. P. 943–948.
- Voronin L.V., Zhdanova S.M. Mycoparasite Infection of *Daphnia cucullata* Sars, 1862 (Crustacea, Cladocera, Daphniidae) in Lake Pleshcheyevo (Yaroslavl Region, Russia) // Inland Water Biolog. 2021. Vol. 14. P. 792–796. DOI: 10.1134/s1995082921060146.

## REFERENCES

- Clarke K.R., Gorley R.N., Somerfield P.J., Warwick R.M. Change in Marine Communities: an Approach to Statistical Analysis and Interpretation, 3<sup>rd</sup> edition PRIMER-E: Plymouth, 2014, 262 p.
- Domashova A.A. Novii vid griba iz Volgi – *Aphanomyces volgensis* Domash. [New water mould species, *Aphanomyces volgensis* Domash. sp. nov., from the Volga]. *Mykol. i phytopatol.*, 1974, vol. 8, iss. 4. pp. 369–370. (In Russian)

- Domashova A.A. O flore vodnikh fikomitsetov nizhnego povolzhya [On flora of aquatic phycomycetes in lower povolzh'e]. *Mykol. i phytopatol.*, 1971. vol. 5, iss. 2, pp.188–193. (In Russian)
- GOST 17.1.2.04-77 Pokazатели sostoyaniya i pravila taksatsii ribokhozyaistvennikh vodnikh obektov. Data vvedeniya 01.07.78. Ogranichenie sroka deistviya snyato po Priказу Minprirody Rossii ot 16.04.92 № 60 (IUS № 9–94). (In Russian)
- Kopitina N.I. Mikrobiota pelagiali Odesskogo regiona severo-zapadnoi chasti Chyornogo morya [Mycobiota of the pelagic zone of Odessa region in the northwestern Black Sea]. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya*. 2020, no. 52, pp. 140–163. DOI: 10.17223/19988591/52/8 (In Russian)
- Kopylov A.I., Kosolapov D.B. The Structure of the planktic microbial community in the lower reaches of the Ob river near Salekhard. *Contemporary Problems of Ecology*, 2011, vol. 4. no. 1, pp. 1–7. doi: 10.1134/S1995425511010012.
- Kopylov A.I., Kosolapov D.B., Lazareva V.I. Structure of biotic component of the Rybinsk reservoir ecosystem: importance of heterotrophic bacteria (Review). *Inland Water Biology*, 2018, vol. 11, pp. 237–244. doi: 10.1134/S1995082918030082.
- Kopylov A.I., Kosolapov D.B., Mikryakova I.S. Long-Term dynamics of heterotrophic bacterioplankton in a large eutrophic reservoir. *Inland Water Biology*, 2020, Vol. 13, no. 5, pp. 585–591. DOI: 10.1134/S1995082920040045
- Kopylov A.I., Kosolapov D.B., Rybakova I.V. Assessing the abundance, biomass, and production of heterotrophic bacteria in Upper Volga reservoirs. *Water Resources*, 2019, vol. 46, no. 1, pp. 45–51. doi: 10.1134/S0097807819010093
- Kopylov A.I., Kosolapov D.B., Zabolotkina E.A., Kosolapova N.G. The trophic relationships between planktonic bacteria, heterotrophic nanoflagellates and viruses in a mesoeutrophic reservoir. *Contemporary Problems of Ecology*. 2016, vol. 9, pp. 297–305. doi: 10.1134/S1995425516030082.
- Kuznetsov S.I., Dubinina G.A. Metodi izucheniya vodnikh mikroorganizmov. M.: Nauka, 1989, 288 p. (In Russian)
- Lartseva L.V. Saprolegnizy ikri sudaka pri iskusstvennom razvedenii v delte r. Volgi [Saprolegnia caviar pike perch in artificial breeding in the Delta of the Volga river]. *Trudi VNIRO*, 2016, vol. 162, pp. 129–137. (In Russian)
- Milko A.A., Zakharova L.I. Zasporennost gribami vodi reki Volgi [Fungal spore infestation of the Volga]. *Mykol. i phytopatol.*, 1976, vol. 10, iss. 3, pp. 222–225. (In Russian)
- Porter R.G., Feig Y.S. The Use of DAPI for identification and counting of aquatic microflora. *Limnol. Oceanogr.*, 1980, vol. 25, no. 5, pp. 943–948.
- Potekhina R.M., Larina Yu.V., Fitsev I.M., Makaeva V.I., Almitova L.I., Matrosova L.E. Rasprostranenie mitseliialnykh gribov v vodnikh obektakh Povolzhya. *Uchenie zapiski kazanskoi gosudarstvennoi akademii veterinarnoi meditsiny im. N.E. Bauman*, 2021, vol. 245, no. 1. pp. 154–159. doi: 10.31588/2413-4201-1883-245-1-154–159 (In Russian)
- Romanenko V.I. Mikrobiologicheskie pokazateli kachestva vodi i metodi ikh opredeleniya. *Vodnye resursy*, 1979, no. 6, pp. 139–153. (In Russian)
- Semenova T.A. Mikrobiota vodoemov Srednego Povolzhya: Avtoref. dis....kand. biol. nauk, 1994. 160 p.
- Semenova T.A., Terekhova V.A. Mikromitsety Kuibishevskogo vodokhranilishcha. I. Otsenka sezonnoi dinamiki i chislennosti metodom glubinnogo poseva [Micromycetes of the Kuibyshev storage lake. I. Estimation of seasonal abundance dynamics by the submerged culture technique]. *Mykol. i phytopatol.*, 1990, vol. 24, iss. 2, pp. 121–124. (In Russian)
- Solntseva I.O. Drozhzhopodobnye organizmy v Ribinskom vodokhranilishche i Yego Pribrezhe. *Biol. vnutr. vod: Inform. byul.*, 1980, no. 45, pp. 19–22. (In Russian)
- Solntseva I.O., Vinogradova G.I. Drozhzhovaya flora vodi i rib Ribinskogo vodokhranilishcha (Sheksninskii ples). *Biol. vnutr. vod: Inform. byul.*, 1989, no. 82, pp. 16–20. (In Russian)
- Solntseva I.O., Vinogradova G.I. Sezonnie issledovaniya drozhzhevoi flori vodi i rib v Ribinskom vodokhranilishche. *Biol. vnutr. vod: Inform. byul.*, 1990, no. 85, pp. 56–61. (In Russian)
- Solntseva I.O., Vinogradova G.I., Nagornaya S.S., Kvasnikov Ye.A. Drozhzhovaya flora vodokhranilishch Verkhnei i Srednei Volgi. *Mikrobiol. zhurn*. Kiev, 1987, vol. 49, iss. 3, pp. 38–41. (In Russian)
- Tastambek K.T., Akimbekov N.Sh., Yernazarova A.K., Kaiirmanova G.K., Abdieva G.Zh., Ualieva P.S., Zhubanova A.A. Izuchenie mikrobnogo raznoobraziya v probakh vodi i pochvi Atirauskoi i Mangistauskoi oblastei. *KazNUBULLETIN. Ecology series*, 2016, no. 3 (48), pp. 77–83. (In Russian)
- Terekhova V.A. Analiz bioindikatsionnogo potentsiala raznykh grupp vodnoi mikrobioty. *Materialy III Vserossiiskoi konferentsii po vodnoi toksikologii, posvyashchennoi pamyati B.A. Flerova. Antropogennoe vliyanie na vodnye organizmy i ekosistemy. Konferentsii po gidroekologii. Kriterii otsenki kachestva vod i metodi normirovaniya antropogennykh nagruzok. Shkoli-seminara Sovremennye metody issledovaniya i otsenki kachestva vod, sostoyaniya vodnykh organizmov i ekosistem v usloviyakh antropogennoi nagruzki. 11–16 Noyabrya 2008 g. CH. I. Borok*. 2008. pp. 136–148. (In Russian)
- Terekhova V.A. Mikromitsety v ekologicheskoi otsenke vodnykh i nazemnykh ekosistem. M.: Nauka, 2007, 215 p. (In Russian)
- Terekhova V.A., Semenova T.A., Shitikov V.K. Mikromitsety Kuibishevskogo vodokhranilishcha. IV. Vzaimo-deistvie s abioticheskimi i bioticheskimi faktorami [Micromycetes from Kuibyshev Reservoir. IV. Interactions with biotic and abiotic factors]. *Mykol. i phytopatol.*, 1998, vol. 32, iss. 1, pp. 44–48. (In Russian)



- Terekhova V.A., Semenova T.A., Polyanskaya L.M. Issledovanie gribov metodom lyuminiscentnoi mikroskopii. *Mikrobiologiya*, 1991, vol. 60, iss. 5, pp. 890–895. (In Russian)
- Terekhova V.A., Shved L.G. Chislennost i Biomassa Mikroskopicheskikh Gribov v malikh rekakh Srednego Povolzhya. *Biologiya vnutrennikh vod*, 1992, no. 95, pp. 21–25. (In Russian)
- Voronin L.V., Zhdanova S.M. Mycoparasite Infection of *Daphnia cucullata* Sars, 1862 (Crustacea, Cladocera, Daphniidae) in Lake Pleshcheyevo (Yaroslavl Region, Russia). *Inland Water Biolog.*, 2021, vol. 14, pp. 792–796. doi: 10.1134/s1995082921060146.
- Zakharova L.I. K Vidovomu sostavu mikroflori r. Volgi. *Antropogennye faktori v zhizni vodoemov*, 1975, vol. 30(33), pp. 157–163. (In Russian)
- Zakharova L.I. Predvaritelnye dannie o kolichestve vodnikov gribov v r. Volge. *Biol. vnutr. vod: Inform. byul.*, 1973, no. 20, pp. 7–9. (In Russian)

## **MICROPLANKTON STRUCTURE IN THE VOLGA RIVER WATER ON THE SITE OF THE VILLAGE OF PRILUKI – THE VILLAGE OF KRASNY PROFINTERN (YAROSLAVL REGION)**

**N. I. Kopytina<sup>\*</sup>, I. V. Rybakova**

*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences*

*152742 Borok, Russia, e-mail: <sup>\*</sup>kopytina\_n@mail.ru*

Revised 28.08.2023

In August 2021, in the channel part of the Volga River, within the river stretch between Priluki village and Krasnyi Profintern townlet, studies of bacterio- and mycoplankton have been carried out. The study was conducted at 25 stations. The quantitative structure of communities of heterotrophic microorganisms is presented by individual stations and by groups of stations identified by the type of anthropogenic load: “across from a settlement”, “lower border of a settlement”, “5 km downstream from a settlement”, “10 km downstream from a settlement”, “water intake”. The water quality was assessed. Saprophytic bacteria were isolated by the pour-plate method, the total number of bacteria and fungal propagules was determined by direct counting using an epifluorescence microscope. The total number of bacteria at the stations ranged 98.65–99.97% (on average 98.63%) and exceeded the fungi number by 73.0–3824.4 times (on average 1177.8 times). The bacterial biomass amounted to 90.0–99.86% (on average 98.63%) and exceeded the fungal one by 9.0–663.8 times (on average 168 times). In the structure of mycobiota, the mycelium biomass ranged 46.56–96.82% (on average 62.06%), which indicates the functional activity of fungi. Cluster analysis of the quantitative structure of microbial communities, for individual stations, revealed their high similarity: the values of the Bray-Curtis coefficients for number ranged 74.49–99.21%; for biomass – 71.03–98.34%. Cluster analysis of microbial communities by station groups also revealed their significant similarity: in number – 86.6–98.3%; in biomass – 88.20–98.87%. For groups of stations, a high correlation was found between the biomass of bacteria and fungi – 0.85, which indicates different environmental conditions favorable for the development of these microorganisms. The water quality in the station groups was appraised as transitional from polluted to dirty waters, from  $\beta$ -mesosaprobic to polysaprobic, and in trophicity, from mesotrophic to eutrophic.

**Keywords:** bacterioplankton, mycoplankton, number and biomass of microorganisms, saprophytic bacteria, water quality

## РЕМЕДИАЦИОННЫЙ ПОТЕНЦИАЛ ВОДНЫХ ГРИБОВ

Е. В. Федосеева<sup>1</sup>, В. А. Терехова<sup>2,\*</sup>

<sup>1</sup> Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,  
119071 Москва, Ленинский пр-т, 33, e-mail: elenafedoseeva@gmail.com

<sup>2</sup> Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,  
119991 Москва, Ленинские горы, 1, e-mail: \*vterekhova@gmail.com

Поступила в редакцию 20.09.2023

Обзор посвящен анализу информации о водных грибах как потенциальных агентах биоремедиации водных сред при химическом загрязнении. Рассмотрены подходы к классификации групп водной микобиоты на основании продолжительности существования в водных средах и морфофизиологических особенностях видов. Изложены известные механизмы взаимодействия грибов и поллютантов, результатом которых является биодеградация или биосорбция поллютантов, а, в конечном счете, снижение концентрации химических веществ, доступных для других обитателей водных сред. Рассмотрены конкретные примеры, иллюстрирующие существенную роль грибных ферментов в этих процессах. Приводятся данные об использовании в целях микоремедиации грибных штаммов, выделенных из морских и пресных вод, охарактеризована эффективность грибов разного происхождения в биоремедиации. Сделан вывод о том, что более перспективным направлением микоремедиации представляется ориентация на выбор видов грибов-биодеструкторов, обладающих специфическим ферментами, способными приводить к деградации загрязняющих веществ.

**Ключевые слова:** гидромикобиота, микоремедиация, биодеградация, биосорбция, морские грибы, пресноводные грибы, загрязнение, эффективность очистки вод.

DOI: 10.47021/0320-3557-2023-50-71

### ВВЕДЕНИЕ

Микоремедиация является одним из перспективных направлений биоремедиации природных сред, в которых в качестве активного компонента используются грибы. Микоремедиация может стать самостоятельным или дополнительным подходом для восстановления качества водных биомов, которые в настоящее время подвергаются серьезной угрозе загрязнения и деградации. В качестве агентов биоремедиации водных сред целесообразно использовать грибы водного происхождения, поскольку они хорошо адаптированы к обитанию в воде и имеют необходимые приспособления и соответствующие жизненные стратегии.

Обзорная статья содержит анализ литературы, посвященной современной структуре водной микобиоты, принципам выделения грибных форм и видов на основании продолжительности жизни в водной среде. В многообразном комплексе грибов на основании постоянства и продолжительности жизни в морских или пресноводных водоемах, выделяют постоянных обитателей водной среды (облигатные, или истинно водные) и иммигрантов, появляющихся в водоемах периодически.

Для обоснования актуальности ремедиации водных объектов в обзоре приводятся сведения о нарастающей угрозе химического загрязнения водных сред на фоне увеличивающегося антропогенного влияния и изменений климата, о приоритетных органических и не-

органических загрязняющих веществах, воздействию которых подвергаются морские и пресные воды.

А основной части обзора, посвященной непосредственно микоремедиации, анализируются распространенность и суть понятия микоремедиация, преимущества способа снижения токсического действия загрязняющих веществ с использованием грибов, рассмотрены основные механизмы микоремедиации, которые реализуются в разных формах биодеградации или иммобилизации (биосорбции) токсикантов.

Рассмотрены конкретные примеры применения водных грибов, выделенных из морских сред обитания, для биоремедиации полициклических ароматических углеводородов (ПАУ), пестицидов, фармацевтических препаратов и тяжелых металлов (ТМ). Дана характеристика ремедиационному потенциалу и значению грибов морского происхождения для микоремедиации загрязненных водных сред.

Для сравнения эффективности морских и пресноводных видов грибов как агентов биоремедиации обобщены сведения о результатах применения представителей гидромикобиоты, выделенных из пресных вод. Охарактеризованы достоинства и проблемы практического применения таких грибов с целью восстановления нормального функционирования водных ценозов.

## ГРИБЫ И ГРИБОПОДОБНЫЕ ОРГАНИЗМЫ КАК КОМПОНЕНТЫ ВОДНЫХ БИОМОВ

Грибы являются жизненно важным компонентом функционирования и саморегулирования наземных и водных экосистем. С момента первых публикаций о таксономических исследованиях грибов в водоемах (начало XIX века) знания о водных грибах значительно расширились. При этом грибы водных биомов, особенно это относится к мицелиальным формам, продолжают оставаться одной из наименее изученных таксономических групп водных организмов.

В водных экосистемах, как и в наземных, грибы представляют значимый функциональный компонент блока деструкторов органического материала. Их значение особенно велико в процессах трансформации труднодоступной для бактерий органической материи, в составе которой хитин, целлюлоза и другие сложные полимерные молекулы. Колонизируя труднодоступные для других организмов субстраты, грибы способны наращивать значительную биомассу, тем самым непосредственно включаются в трофические цепи как источник питания ряда гидробионтов. Активно продуцируя в водной среде биологически активные вещества и ферменты, грибы могут существенно изменять ее физико-химические параметры и структуру водной биоты [Дудка, 1985 (Dudka, 1985)]. Грибы в водных экосистемах характеризуются высокой устойчивостью к действию токсических веществ, что объясняют высоким адаптационным потенциалом к техногенным и природно-климатическим условиям биомов и хорошей регенерирующей способностью грибов [Рейвн и др., 1990 (Raven et al., 1990)].

Биомы водных экосистем различаются, в первую очередь, соленостью воды, содержанием в ней элементов питания и кислорода, температурой, скоростью течения. Микобиота экосистем биомов стоячих вод более разнообразна, поскольку диапазон изменений условий (глубина, степень зарастания растительностью, химический состав воды), влияющих на видовой состав их обитателей и накопление биомассы, более широкий. На состав грибного комплекса в биомах проточных вод влияет, главным образом, скорость течения. Обилие и видовой состав грибов в экосистемах океанических и приморских биомов, помимо солености определяется наличием элементов питания, субстратов для закрепления, оптимальной для конкретных видов температурой.

Многообразный комплекс грибов в водоемах и водотоках многими исследователями структурируется на основе целого ряда прин-

ципов и подходов. Наиболее существенным представляется выделение видов и форм водной микобиоты на основании постоянства и продолжительности жизни в водной среде.

Среди грибов, обитающих в экосистемах водных биомов, традиционно выделяют две большие экологические группы: постоянные обитатели водной среды (облигатные, или истинно водные) и иммигранты, появляющиеся в водоемах периодически. Грибы первой группы (зооспоровые, водные гифомицеты) весь жизненный цикл проводят в воде и играют существенную роль в трофических сетях водоемов. Грибы второй группы – терригенные – неоднородны по своей приспособленности к существованию в водной среде, среди них есть неактивные формы, со временем исчезающие, и активные. Микологом с мировым именем И.А. Дудкой в монографии “Водные несовершенные грибы СССР” (1985) обобщены результаты многолетних исследований микобиоты водных экосистем. К числу ряда устойчивых положений, предложенных в этой книге, относится обоснованное выделение в структуре грибных комплексов водоемов видов-резидентов, составляющих активное ядро гидромикобиоты, и транзитных видов.

К истинно водным (или облигатно водным) грибам и грибоподобным организмам относится большая группа представителей Chytridiomycota, Hyphochytridiomycota и Oomycota. Они составляют группу первичноводных, весь жизненный цикл которых проходит в воде с подвижными зооспорами, способствующими их распространению в водных условиях. Изучение экологии хитридиевых и гифохитриевых осложнено методическими трудностями: культивирование подавляющего числа видов этих грибов в лабораторных условиях сопряжено с поддержанием определенной плотности культуры клеток хозяев [Громов и др., 2002 (Gromov et al., 2002)]. Экология представителей таксона Oomycota достаточно хорошо изучена. Дается высокая оценка роли данных водных грибоподобных организмов в естественных пресных водоемах, которая заключается в участии в разложении аллохтонного и автохтонного органического материала растительного и животного происхождения. Большинство из оомицетов сапротрофы, но отдельные виды (например, *Saprolegnia ferax*, *S. parasitica*) могут паразитировать на различных гидробионтах, главным образом, на рыбах, вызывая их заболевания и гибель. На основании приуроченности видов рода *Achlya* (*A. prolifera*, *A. dissusa*) к чистым участ-

кам водоемов и водотоков их можно отнести к видам индикаторам олигосапробности воды [Терехова, 2007 (Terekhova, 2007)]. В целом оомицеты как активные звенья пищевых цепей вносят большой вклад в энергетический бюджет водоемов, разлагая труднодоступные для других деструкторов соединения (лигнин, хитин, целлюлозу).

К наиболее изученным в группе облигатно-водных грибов следует отнести водные гифомицеты, или “ингольдиевые грибы”, названные так по имени крупнейшего британского исследователя Инголд, положившей начало их планомерному изучению на протяжении многих лет [Ingold, 1942, 1949, 1960, 1973, 1975]. “Ингольдиевые грибы” формируют группу вторичноводных, или ремигрантных, грибов. Как группа ремигрантных организмов, которые вторично приспособились к обитанию в воде, они представляют большой теоретический интерес для изучения различных аспектов адаптивной эволюции. Наибольшее практическое значение гифомицеты имеют в очищении пресноводных водоемов от растительных остатков, в пополнении пищевых запасов для животных-гидробионтов. Водные гифомицеты в ходе своей жизнедеятельности изменяют субстрат, делая его доступным для бактерий. Логично, что структура сообществ водных гифомицетов зависит от наличия субстрата. Многими исследованиями доказано, что видовой состав и энергия спорообразования этих грибов определяется разнообразием прибрежной растительности и присутствием в водоемах листового опада [Дудка, 1985 (Dudka, 1985); Boonyeun et al., 2002 и другие].

Если сравнивать степень изученности мицелиальных грибов с дрожжевыми формами, то, бесспорно, больше работ посвящено дрожжам, видовое разнообразие которых привлекает не только исследователей, но специалистов разных сфер народного хозяйства. Дрожжи в водоемах ведут, в основном, сапротрофный образ жизни и, как и мицелиальные грибы, активно участвуют в процессах деструкции органических веществ в водоеме. Благодаря высокой скорости накопления биомассы дрожжи водоемов являются одним из важнейших источников полноценного белка, витаминов и других соединений, служат ресурсной базой для питания многих гидробионтов. В целом, дрожжи очень устойчивы к действию многих факторов и развиваются в водоемах в широких диапазонах температура воды, кислотности, содержания растворенного кислорода и различных минеральных веществ

в воде [Tan, Lim, 1983; Солнцева и др., 1987 (Solntseva et al., 1987) и др.].

Особую часть водной микобиоты составляют виды, не имеющие специальных приспособлений для жизни в воде, так называемые терригенные микромицеты. Это сборная в эволюционном и таксономическом отношении группа с чрезвычайно большим диапазоном функциональной активности, вплоть до паразитирования и контроля численности как мелких, так и крупных гидробионтов. Среди множества суждений относительно уровня экологической адаптации терригенных микромицетов к водным условиям наиболее целесообразным, на наш взгляд, следует считать предложение о разделении водных терригенных грибов на виды-резиденты и транзитные виды [Дудка, 1985 (Dudka, 1985)].

Виды-резиденты, входящие в “ядро” гидромикобиоты, обладают известной активностью в водной среде, обуславливают ее участие в функционировании гетеротрофного блока биогидроценоза. Среди них есть постоянные виды, характеризующиеся постоянной, мигранты – периодической, случайные виды – спорадической активностью.

Транзитные виды, в свою очередь, объединяют неактивные формы (сразу или быстро исчезающие) и активные (обладающие длительной активностью). Последние, регулярно попадающие в воду из почвы, воздуха, на различных субстратах животного и растительного происхождения и продолжающие свое развитие в водных условиях, также влияют на формирование ценологических отношений в водных биоценозах [Kuenh, Koehn, 1988; Reváy, Gönczöl, 1990].

Способность к продуцированию широкого спектра внеклеточных ферментов у микромицетов, обитающих в водоемах и водотоках, свидетельствует о возможности их активного участия в деструкции органического материала в водной среде. Так, среди грибов, выделенных с погруженных в воду древесины и листьев, 18 видов активно образовывали амилазы, ксиланазы, целлюлазы, протеазы, пероксидазы и липазы, 5 видов разлагали хитин, 8 – выделяли тирозиназу и лакказы [Zare-Maivan, Shearer, 1988]. Отмечают высокую целлюлозолитическую активность у пигментированных штаммов видов *Trichoderma*, *Aspergillus niger* и *Penicillium miszynskii*, выделенных из водных местообитаний [Tan et al., 1989].

В контексте задач данного обзора подчеркнем способность целого ряда терригенных микромицетов длительно и активно развиваться в воде. Такие грибы образуют интенсивное

спороношение, включаются в пищевые цепи водных экосистем, участвуя в деструкции

труднодоступного органического материала в воде и донных отложениях.

#### ВЛИЯНИЕ ХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА ВОДНЫХ СРЕД НА МИКОБИОТУ

Экосистемы морских и пресноводных биомов в равной степени интересуют микологов-биотехнологов, однако в пресной воде микобиота изучена в большей степени. Прежде всего это связано с достижениями в области медицинской микологии и остротой проблем борьбы с микозами. Специалисты этой сферы регулярно контролируют наличие возбудителей инфекций грибного происхождения, представляющих опасность для здоровья населения в закрытых водоемах населенных пунктов и очистных сооружениях, в целях организации борьбы с патогенными и оппортунистическими видами возбудителей микозов.

Пресная вода составляет около 2.5% общего количества воды на Земле, из них 1.2% — поверхностные воды и 30.1% — подземные воды, доступные для различного использования [Singh et al., 2023]. Ситуация усугубляется тем, что пресные воды представляют собой запас питьевой воды, поэтому проблема их загрязнения вызывает особый интерес. Питьевая вода плохого качества является одной из самых серьезных проблем для здоровья населения и окружающей среды во всем мире [Laad, Ghule, 2023]. Плесневые грибы доставляют много проблем из-за обрастаний труб и других технических сооружений. В соленой морской среде таких проблем меньше.

Приведем краткий анализ положения дел, свидетельствующий об остроте проблемы химического загрязнения экосистем водных биомов и необходимости принятия срочных мер для обеспечения качества воды и сохранения водных ресурсов.

Загрязнение водной среды представляет собой катастрофическую угрозу на общемировом уровне и во многих отдельных странах и регионах. Многие загрязняющие вещества попадают в окружающую среду со сточными водами, включая патогенные бактерии и их метаболиты, органические и неорганические химические вещества, пестициды, соединения тяжелых металлов (ТМ) и металлоидов, частицы микропластика и наноматериалов, фармакологических препаратов и антибиотиков. Население сталкивается с острой нехваткой безопасной питьевой воды не только из-за сокращения запасов, но и из-за ухудшения качества [Laad, Ghule, 2023].

Большая часть населения Российской Федерации (73%) проживает на урбанизированных территориях, где выбросами и сбросами загрязняющих веществ промышленных

предприятий, жилищно-коммунального хозяйства, автотранспорта загрязнены практически все природные среды [Логина, 2003 (Logina, 2003); Черногаева, Ждановская, 2018 (Chernogaeva, Zhdanovskaya, 2018)]. “Около 70% случаев высокого и экстремально высокого загрязнения поверхностных вод связано не столько с аварийными ситуациями, сколько с систематическими сбросами неочищенных сточных вод” [Обзор..., 1994–2017 (Review..., 1994–2017); Черногаева, Ждановская, 2018 (Chernogaeva, Zhdanovskaya, 2018)]. Проблема обеспечения безопасности водной среды становится все более очевидной на фоне увеличения антропогенного загрязнения и изменения климата [Esterhuizen-Londt et al., 2016]. Водные ресурсы подвергаются стрессам под влиянием антропогенной деятельности, прежде всего таких, как сельское хозяйство, промышленность, урбанизация, добыча полезных ископаемых [Singh et al., 2023]. Восстановление и повторное использование водных ресурсов в настоящее время признано неотъемлемым компонентом их сохранения.

Морские воды, как и пресные, подвержены антропогенному воздействию, нарастающему большими темпами. Опубликованные в 2018 г. результаты исследований свидетельствуют о том, что лишь 13.2% мирового океана соответствует определению “морской дикой природы”, а остальная часть подвержена деятельности человека с негативными последствиями для биоты [Jones et al., 2018].

Среди поллютантов водных сред лидирующее положение занимают нефть и нефтепродукты, ТМ. Растет перечень веществ, накопление которых фиксируется в концентрациях, превышающих установленные нормативы, среди которых пестициды, фармакологические препараты и антибиотики, наноматериалы, радиоактивные отходы, микропластик. Известный вред водоемам наносят биогенные питательные вещества в повышенных концентрациях. К этому приводит попадание в воды удобрений, используемых в сельском хозяйстве [Frid, Caswell, 2017]. Они вызывают порой не меньшую тревогу, чем пестициды [Singh et al., 2023]. Повышенные дозы удобрений и пестицидов – важная группа действующих факторов на все живые компоненты агроценозов и сопредельных водных сред. В последние годы обострилась проблема с антибиотикорезистентностью из-за бесконтрольного применения фармацевтических препаратов в сельском

хозяйстве. Они загрязняют сточные и поверхностные воды, проникают в подземные воды, источники снабжения населения питьевой водой [Esterhuizen-Londt et al., 2016].

Химические вещества неорганической природы, в первую очередь, ТМ также большая проблема для водоснабжения населения. Такие ТМ и металлоиды, как никель (Ni), кадмий (Cd), мышьяк (As), ртуть (Hg) и свинец (Pb) относят к числу наиболее часто выявляемых загрязнителей в городской среде, где происходит широкий спектр деятельности человека [Zulkifli et al., 2018]. Подземные воды различных районов Индии содержат такие химические вещества, как Hg, Zn, Cd, хром (Cr), свинец (Pb), фториды (F) и металлоиды, такие как селен (Se) и мышьяк (As), в концентрациях, превышающих рекомендованный предел [Laad, Ghule, 2023].

#### МИКОРЕМЕДИАЦИЯ: ОБОСНОВАННОСТЬ ПОДХОДОВ И ПЕРСПЕКТИВЫ

Для решения проблемы загрязнения водных сред принимается ряд мер и предлагается широкий спектр инновационных подходов. Интерес к биологическим способам очистки природных сред от загрязнения в последние годы неуклонно возрастает, поскольку биоремедиация относится к общепризнанным так называемым “nature-friendly” технологиям. Она предполагает направленное использование биологических процессов для разложения, преобразования и удаления опасных загрязнителей из окружающей среды с целью снижения темпов дальнейшего распространения поллютантов и степени загрязнения природных объектов [AbuQamar et al., 2023].

Биоремедиация признана эффективной для преобразования вредных и стойких токсичных химических агрегатов в безопасные продукты путем реализации естественных биологических процессов живых организмов [Rathore et al., 2021]. В биоремедиации применяют представителей разных групп биоты (агентов биоремедиации): высшие растения и водоросли, бактерии и грибы. В настоящее время развитие получили биоремедиационные технологии с применением групп организмов из разных таксонов и консорциумов микроорганизмов [Djelal et al., 2013; Garcha et al., 2014; AbuQamar et al., 2023].

К перспективным биоремедиационным направлениям относится микоремедиация, действующий компонент которой представлен отдельными видами грибов или целым консорциумом из нескольких представителей микобиоты.

Микоремедиация, при которой грибы разлагают или иммобилизуют загрязняющие

Конечным пунктом и аккумулятором многих токсичных соединений являются моря и океаны [Alvarenga et al., 2014]. Загрязнения морских экосистем приобретают острый характер при аварийных ситуациях в береговой зоне, но и постепенное накопление поллютантов лишь до определенного предела носит хронический характер. Загрязняющие вещества изменяют физические, химические и биологические характеристики океана и прибрежных зон в худшую сторону, угрожая морским организмам, экосистемам и биоразнообразию, нарушая функционирование и продуктивность экосистем. К важным проблемам, обусловленным накоплением загрязняющих веществ в морских экосистемах, относят цветение водорослей и закисление океана [Senthil Kumar, Prasannamedha, 2021].

вещества, представляет собой безопасный и щадящий для окружающей среды способ очистки среды обитания, поскольку в нем задействованы естественные биологические механизмы [Akhtara, Mannana, 2020; AbuQamar et al., 2023]. Устойчивый рост, хорошие способности к регенерации, образование обширной сети гиф, синтез широкого спектра ферментов, высокое отношение площади поверхности к объему делают грибы, по мнению ряда авторов, “идеальным” агентом биоремедиации для очистки почв и вод от различных загрязнителей [Akhtara, Mannana, 2020; AbuQamar et al., 2023]. Существенным является факт, что грибы обладают развитыми возможностями адаптации к широкому спектру условий окружающей среды (колебаниям температур, минерализации, pH, осмотического давления и др.) [Терехова, 2007 (Terekhova, 2007); AbuQamar et al., 2023]. В литературе приводятся сообщения об успешном применении грибов для биоремедиации благодаря их способности к продуцированию органических хелатирующих кислот, деструкции нефти и нефтепродуктов, пестицидов, синтетических поверхностно-активных веществ, ароматических углеводов и синтетических полимеров, а также биосорбционной активности по отношению к ТМ [Позднякова и др., 2008 (Pozdnyakova et al., 2008); Arwidsson et al., 2010; Скугорева и др., 2019 (Skugoreva et al., 2019); Akhtara, Mannana, 2020].

Грибы можно использовать как локально для очистки от различных загрязнителей, так и в биореакторах, представляющих собой системы с контролируемыми физико-химическими условиями, направленные на стимулирование

микробного роста [Aragão et al., 2020; Akhtara, Mannana, 2020]. Для отдельных техник микоремедиации используются как живые культуры грибов, так и в виде высушенной биомассы [AbuQamar et al., 2023]. Так для биосорбции может быть использована как “живая”, так и “мертвая” биомасса, а также предварительно химически обработанная биомасса. Использование “живой” биомассы признается более трудоемким процессом, так как необходимо предусмотреть систему жизнеобеспечения, размножения и десорбции ТМ. В связи с этим применение “мертвой” биомассы в технологических процессах более рентабельно и менее затратно, при этом уровень сорбции “живой” биомассой во многих случаях оказывается выше, чем у “неживой” [Скугорева и др., 2019 (Skugoreva et al., 2019)].

Обоснованность предложений о включении грибов в процесс ремедиации базируется на уникальных свойствах грибов к сорбции и утилизации загрязняющих веществ.

Многие виды грибов сочетают свойства биодеструкторов и биосорбентов [Домрачева и др., 2014 (Domracheva et al., 2014)], поэтому важнейшими механизмами микоремедиации считаются биodeградация и биосорбция [Rathore et al., 2021]. Значимым компонентом процесса микоремедиации является и биоконверсия поллютантов [Barh et al., 2021]. В ряде обзоров, посвященных биodeградации, дается исчерпывающий анализ понятий и терминов, относящихся, в числе прочего, к микоремедиации [Домрачева и др., 2014 (Domracheva et al., 2014); Скугорева и др., 2021 (Skugoreva et al., 2019); Barh et al., 2021].

Остановимся на наиболее важных для нашего обзора определениях понятий. Биodeградация (биоразложение, биологический распад) – это процесс деструкции, катализатором которого являются ферменты и метаболиты микроорганизмов. В этом процессе происходит полная или частичная минерализация молекул сложных соединений в более простые формы, такие как  $\text{CO}_2$ ,  $\text{NO}_3$ ,  $\text{H}_2\text{O}$  и другие неорганические соединения. Выделяют два механизма микробной биодеструкции: прямое и косвенное воздействие микроорганизмов. Прямое воздействие микроорганизмов, в частности, грибов, в процессе биodeградации проявляется при их развитии непосредственно на поверхности материала и состоит в использовании его в качестве субстрата, источника питательных веществ и энергии. Биологический смысл биodeградации в данном случае объясняется необходимостью расщепления молекул сложных соединений до элементов, необходимых для питания

микроорганизмов. Такая биодеструкция на основе биокатализа сопровождается продуцированием различных метаболитов, способных вызывать и косвенное влияние на структуру материалов, подвергающихся атаке микроорганизмов [Домрачева и др., 2014 (Domracheva et al., 2014); Barh et al., 2021].

Мощность ферментных систем, их разнообразие и лабильность позволяют грибам использовать в качестве источников питания различные полимеры как природного, так и синтетического происхождения [Скугорева и др., 2021 (Skugoreva et al., 2021)]. При этом благодаря выделению многочисленных внеклеточных ферментов грибы эффективно разлагают неполимерные материалы и трудно поддающиеся обработке загрязнители (nonpolymeric, intractable pollutants) [Nyanhongo et al., 2007; Barh et al., 2021]. В микробиологической деструкции участвуют такие экзоферменты, как лакказа, оксигеназа, липаза, полиуретаназа, лигнинпероксидаза, гидролаза алканов, алканмонооксидаза и другие [Васнев и др., 1997 (Vasnev et al., 1997); Домрачева и др., 2014 (Domracheva et al., 2014); Скугорева и др., 2021 (Skugoreva et al., 2021)].

Биосорбция представляет собой физико-химический процесс, который заключается в удалении веществ из раствора биологическим материалом [Gadd et al., 2009]. Среди микробных биосорбентов лидирующие позиции занимают микроскопические мицелиальные грибы, проявляющие стабильно высокую сорбционную активность к большинству ТМ [Скугорева и др., 2019 (Skugoreva et al., 2019)]. В качестве биосорбентов интересны дрожжи благодаря доступности, хорошей культивируемости и возможностью создания мутантных форм [Аронбаев, 2015 (Aronbaev, 2015)]. Грибы обладают уникальными особенностями, способствующими увеличению сорбционной емкости по отношению к ТМ [Скугорева и др., 2019 (Skugoreva et al., 2019)]. Клеточная стенка содержит хитин – полисахарид, обладающий высокой сорбционной способностью благодаря хелатированию ТМ. Кроме хитина, в составе внутреннего слоя клеточной стенки может присутствовать целлюлоза. Меланины – связанные с клеточной стенкой фенольные молекулы – являются еще одной группой соединений, которые вырабатываются грибами в ответ на действие ТМ. В ряде работ особо подчеркивается роль пигментированных грибов в иммобилизации ТМ. Некоторые меланины микромицетов являются эффективными биосорбентами меди [Gadd and De Rome, 1988; Caesar-Tonthat et al., 1995]. Функциональные

группы полимеров клеточной стенки (гидроксильные, карбонильные, карбоксильные, сульфгидрильные, тиоэфирные, сульфонатные, аминные, иминные, амидные, имидазольные и другие) способны к ионному взаимодействию и формированию комплексных соединений с ионами металлов [Gupta, Mohapatra, 2003; Awofolu et al., 2006; Alluri et al., 2007].

Согласно классификации на основе клеточного метаболизма, механизмы биосорбции разделяют на зависимые и независимые от него [Gadd, 2009; Gupta, Mohapatra, 2003; Скугорева и др., 2019 (Skugoreva et al., 2019)]. Только живым микроорганизмам присущи механизмы иммобилизации токсичных металлов, зависимые от метаболизма, поскольку в их основе лежит перенос ионов ТМ через клеточную мембрану, внутриклеточное поглощение и накопление (биоаккумуляция) [Gadd, Griffiths, 1978; Abbas et al., 2014; Скугорева и др., 2019 (Skugoreva et al., 2019)]. Зависимые от метаболизма механизмы объединяют термином биоаккумуляция [Barh et al., 2021].

Независимые от метаболизма механизмы характерны как для "живой", так и "неживой" биомассы. Они включают неспецифическое связывание металла с клеточными поверхностями микроорганизмов, слоями слизи, внеклеточными матрицами (то есть пассивное поглощение) и осаждение на поверхности микробной клетки [Gadd, Griffiths, 1978; Скугорева и др., 2019 (Skugoreva et al., 2019)]. Независимые от метаболизма механизмы объединяют термином биосорбция – фиксация ионов ТМ или других загрязняющих веществ биомассой за пределами метаболической энергии (beyond metabolic energy) [Barh et al., 2021]. В биосорбцию могут быть вовлечены такие процессы связывания, как поверхностное комплексообразование, ионный обмен, осаждение и ковалентное связывание [Скугорева и др., 2019 (Skugoreva et al., 2019); Barh et al., 2021]. На рис. 1 приведена схема, иллюстрирующая механизмы микоремедиации.



**Рис. 1.** Схема, отражающая механизмы биоремедиации [дополненная по Скугорева и др., 2019 (Skugoreva et al., 2019)].

**Fig. 1.** Scheme showing the mechanisms of bioremediation (according to Skugoreva et al., 2019).

Согласно классификации на основе местоположения выделяют следующие механизмы биосорбции: 1) внутриклеточное накопление; 2) внеклеточное накопление и осаждение; 3) сорбция и осаждение на поверхности клеток [Скугорева и др., 2019 (Skugoreva et al., 2019)].

Особый механизм утилизации отходов и загрязняющих веществ представляет биоконверсия (биотрансформация). Биоконверсия включает три процесса: предварительную об-

работку, гидролиз и ферментацию. Биоконверсия означает превращение лигноцеллюлозы в биопродукты [Barh et al., 2021]. Для биоконверсии имеют большой потенциал сельскохозяйственные отходы, отходы лесного хозяйства, древесный материал, трава, твердые бытовые отходы и другие лигноцеллюлозные остатки. Трансформация с помощью грибов является мощным инструментом преобразования промышленных отходов в грибную биомассу.



Приведенные выше механизмы биоремедиации характерны как в целом для микробной ремедиации, так и для процессов, в которых участвуют грибы.

Работ, посвященных исследованиям грибов как агентов биоремедиации загрязнен-

#### РЕМЕДИАЦИОННЫЙ ПОТЕНЦИАЛ ГРИБОВ МОРСКОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ

Микоремедиация, как уже подчеркивалось, в настоящее время рассматривается как экологически чистый и эффективный метод удаления загрязняющих веществ из водных сред [Vasconcelos et al 2019; Bankole et al., 2022]. Грибы при этом могут использоваться как самостоятельные агенты ремедиации или быть интегрированными в комплексные системы биоремедиации [Esterhuizen-Londt et al., 2016].

Привлекательными объектами исследований в направлении биоремедиации являются виды грибов, выделенные из морских вод, поскольку они обладают уникальными ферментами для биodeградации [Sarkar et al., 2010; Trincone, 2010] и биотрансформации поллютантов [Rocha et al. 2009; Rocha et al., 2010].

Рассмотрим примеры активности грибов, выделенных из морской воды, по отношению к некоторым группам загрязняющих веществ.

Полициклические ароматические углеводороды. В ряде исследований подчеркивается эффективность микоремедиации водных сред, содержащих ПАУ [Vasconcelos et al 2019; Bankole et al., 2022]. Основными проблемами, с которыми приходится сталкиваться при удалении большинства низкомолекулярных ПАУ из окружающей среды, являются низкая растворимость в воде и сопротивляемость микробной атаке из-за высокой гидрофобности [Luning Prak, Pritchard, 2002; Okere, Semple, 2012]. Эта проблема решается посредством введения поверхностно-активных веществ для повышения растворимости и биодоступности ПАУ в водных системах [Li, Chen, 2009]. Применение ассоциаций из нескольких видов грибов в процессе деградации ПАУ имеет преимущество перед моновидовыми агентами ремедиации, что объясняется координированностью и синергизмом ко-метаболической активности разных видов при минерализации сложных соединений [Kumari et al. 2018].

Грибы, выделенные из морских сред, используют углеводороды в качестве источников энергии и углерода. В некоторых работах убедительно обосновывается применение грибов, выделенных из морских сред, загрязненных ПАУ, как базового элемента перспективной технологии восстановления сред и рекультивации загрязненных территорий [Vasconcelos et al., 2019].

ных почв заметно больше, чем тех, в которых речь идет об очистке водных сред [Zeghal et al., 2021; AbuQamar et al., 2023], тем не менее, такая практика отражена в целом ряде опубликованных статей.

В частности, при анализе способности нескольких грибных штаммов, выделенных из морских губок, разлагать пирен и бензо[а]пирен сделан вывод о том, что штаммы двух видов *Tolypocladium* sp. и *Xylaria* sp., обладая хорошими биоремедиационными показателями, характеризуются специфичностью по отношению к разным химическим веществам [Vasconcelos et al., 2019]. Удаление бензо[а]пирена из среды связано в основном с механизмом адсорбции этого ПАУ мицелием штамма *Xylaria* sp. Штамм *Tolypocladium* sp. снижал концентрацию пирена благодаря механизму биodeградации, до уровня 95% от исходной концентрации через 7 сут инкубации. Деградация происходила в основном по пути цитохрома P450, отмечается важная роль в процессе деградации ферментов монооксигеназы и диоксигеназы. Полное отсутствие токсичности воды, загрязненной ПАУ, после обработки грибами подтверждено через 21 сут инкубации с грибными культурами в стандартных биотестах по реакции ракообразных *Artemia salina*.

В серии экспериментов в продолжение работ в этом направлении исследована эффективность деградации флуорантена ассоциацией морских грибов *Aspergillus aculeatus* и *Mucor correctis* при добавлении поверхностно-активных веществ [Bankole et al., 2022]. Совместное культивирование двух видов показало, что флуорантен после 7 сут инкубации с грибами разлагается на 98.4%. Отмечена специфическая активность отдельных ферментов при деградации флуорантена: 93, 85 и 71% лакказы, лигнин-пероксидазы и марганцевой пероксидазы, соответственно. Роль пероксидазы в деградации ПАУ и фенолов отмечалась и в других работах [Singh, 2006; Giubilei et al., 2009]. Контроль разложения флуорантена при совместном культивировании *A. aculeatus* и *M. correctis* осуществленный методом газовой хроматографии-масс-спектрометрии показал образование пяти основных метаболитов: 1.2-дигидроксифлуорантена, 9Н-флуорен-1.9-дикарбоновой, бензол-1,2,4-трикарбоновой, бензол-1.3-дикарбоновой и бензойной кислот.

Пестициды. По химическому составу пестициды делятся на неорганические, органические и препараты биологического проис-

хождения. С точки зрения регулирования и трансформации в окружающей среде, наибольшую опасность представляют органические пестициды, включая хлорорганические (ДДТ – DDT) и фосфорорганические (паратион-метил – methyl parathion).

Для снижения токсичности пестицидов эффективны биodeградация и отдельно ферментативный гидролиз [Shimazu et al., 2001; Rocha et al., 2013; Alvarenga et al., 2014]. Под действием ферментов токсичность паратион-метила снижается, однако в процессе гидролиза образуется побочный продукт – п-нитрофенол (PNP), классифицируемый как приоритетный загрязнитель окружающей среды [Shimazu et al., 2001]. Бактериальная деградация пестицидов лучше изучена [Krishna, Philip, 2008; Rocha et al., 2013] по сравнению с грибной [Alvarenga et al., 2014]. В ходе бактериального разложения паратион-метила нередко образуется п-нитрофенол.

Основными ферментами, участвующими в гидролизе фосфорорганических пестицидов, являются фосфотриэстеразы и карбоксиэстеразы; эффективность детоксикации первыми, обычно, выше [Sogorb, Vilanova, 2002; Alvarenga et al., 2014]. Фосфотриэстеразы катализируют гидролиз фосфорорганических пестицидов [Sogorb, Vilanova, 2002]. Морские грибы – уникальный источник ферментов биodeградации пестицидов – фосфотриэстераз [Sarkar et al., 2010; Trincone, 2010].

Скрининговые исследования семи штаммов морских грибов, в которых оценивалась их способность к росту в присутствии паратион-метила [Alvarenga et al., 2014], показали, что наибольшая активность характерна для *Aspergillus sydowii* и *Penicillium decaturense*, которые в течение 20–30 сут экспозиции полностью разлагали пестицид. Эти виды грибов использовали паратион-метил в качестве единственного источника углерода. При деградации паратион-метила с участием *A. sydowii* кроме п-нитрофенола не было обнаружено других метаболитов. Трансформация пестицида при участии *P. decaturense* сопровождалась появлением токсичной формы – метилпараоксона, который затем деградировал до п-нитрофенола. Виды *A. sydowii* и *P. decaturense* также были способны разлагать п-нитрофенол, в среднем на 51 и 40%, соответственно. В присутствии п-нитрофенола наблюдали незначительное уменьшение мицелиальной массы, в основном *A. sydowii*, что авторы объясняют накоплением данного продукта в мицелии, запускаящим механизм биodeградации и последующую гибель клеток.

Интересные результаты получены при биodeградации ДДТ морскими грибами, выделенными из морских губок [Ortega et al., 2011]. Виды *A. sydowii*, *Bionectria* sp., *P. miczynskii*, *P. raistrickii* и *Trichoderma* sp. тестировали на их способность к росту при высокой концентрации пестицида ДДТ на твердых и в жидких питательных средах. Анализ культуральной жидкости показал существенную элиминацию пестицида под действием *Trichoderma* sp. Предполагают, что в этом процессе задействованы два механизма – биodeградация и биоаккумуляция пестицида. Количественный химический анализ показал, что ДДТ накапливался в мицелии, а степень элиминации химического соединения достигала максимума 58% через 14 сут.

Фармацевтические препараты. Лекарственные препараты, представляющие разнообразную по химическому составу группу веществ, попадая в окружающую среду, становятся опасными загрязнителями поверхностных и грунтовых вод, проникают в питьевую воду, обильно приставлены в стоках водоподготовки [Nunes et al., 2014; Esterhuizen-Londt et al., 2016]. Примерами приоритетных загрязнителей из группы фармацевтических препаратов служат различные антибиотики, галогенидрины, являющиеся промежуточным звеном в синтезе фармацевтических препаратов; анальгетики и их активные компоненты (ибупрофен, парацетамол, ацетаминофен и другие) [Rocha et al., 2010; Rocha et al., 2013; Nunes et al., 2014; Esterhuizen-Londt et al., 2016]. Смесь фармацевтических препаратов в воде имеет широкий спектр экологических последствий даже при низких концентрациях [Nunes et al., 2014]. В настоящее время фармацевтические загрязнители представляют собой серьезную проблему, поскольку даже современные очистные сооружения не могут полностью их устранить, а продукты распада могут быть еще более токсичными, чем исходные препараты [Esterhuizen-Londt et al., 2016]. Микоремедиация рассматривается как альтернатива или дополнительный подход для решения этой проблемы.

Штамм водного происхождения *Mucor hiemalis* был исследован Esterhuizen-Londt et al. [2016] с точки зрения его способности к деградации и поглощению ацетаминофена. Результаты показали, что *M. hiemalis* сорбировал от 1 до 2 мг ацетаминофена на 1 г сухой биомассы при воздействии от 10 до 100 нг/мл этого препарата в течение 24–48 ч. Можно заключить, что *M. hiemalis* вполне подходит для интегрирования в системы биоремедиации гидроресурсов для быстрой деградации ацетаминофена при низких концентрациях в воде. Что касается механизма элиминации ацетами-

нофена, то в данном случае не наблюдалось повышения активности внеклеточной пероксидазы или окислительного стресса у *M. hiemalis*, приводящему к активизации ферментов системы антиоксидантной защиты, как это нередко наблюдается под воздействием токсикантов.

Выделенный из морской воды гриб *A. sydowii* способен к биотрансформации производных бромацетофенона, относящегося к группе галогенгидринов [Rocha et al., 2010]. Клетки мицелия, выращенные в искусственной морской воде с высокой концентрацией ионов хлора, катализировали биотрансформацию  $\alpha$ -бромацетофенона в 2-бром-1-фенилэтанол 4. Культивирование в морской среде положительно ассоциировано с продукцией редуцтазы, которая принимает участие в биотрансформации бромацетофенона [Rocha et al. 2009; Rocha et al., 2010].

Доказаны деградация и поглощение антибиотика окситетрациклина грибами, выделенными из донных морских отложений. Под действием этих видов через 15 сут снижение концентрации окситетрациклина достигала значительных величин: *Beauveria bassiana* (78.3%), *Epicoccum nigrum* (75.8%), *A. terreus* (74.1%), *T. harzianum* (77.3%) и *P. commune* (68.2%). Такую эффективность связывают не только с высокой активностью ферментов, в первую очередь, пероксидазы и лакказы, но и с сорбционной способностью этих грибов [Ahumada-Rudolph et al., 2021].

**Тяжелые металлы.** В целом, применение грибов в качестве биосорбентов ТМ хорошо известно и подробно описано в литературе [Скугорева и др., 2019; (Skugoreva et al., 2019)]. В рамках данного обзора в фокусе внимания грибы водного происхождения, у которых изучена сорбционная способность по отношению к соединениям ТМ. Морские микроорганизмы, как правило, обладают рядом преимуществ перед пресноводными. К ним отно-

сятся устойчивость к высокому уровню засоленности, низким температурам, высокому давлению, ультрафиолетовому излучению, ТМ [Dash et al., 2013].

Выделенные из морских вод *Pestalotiopsis* sp. и *P. janthinellum* показали биокаталитическую активность в условиях иммобилизационной системы для очистки сточных вод [Chen et al., 2013]. Так, пеллеты, образованные из мицелия *P. janthinellum*, благодаря высокой сорбционной активности гриба обесцвечивали целый спектр красителей: конго красный, нафтоловый зеленый В, эриохром черный Т, amino черный 10В и ряд других [Wang et al., 2015].

Динамика ряда физиологических и биохимических показателей *P. janthinellum*, а также транскриптомные аспекты высокой устойчивости штамма к действию хрома позволили предложить этот вид в качестве сорбента хрома. [Bao et al., 2022]. Установлено, что по мере увеличения концентрации  $\text{Cr}^{6+}$  в грибных клетках увеличивалось содержание активных форм кислорода, провоцирующего перекисное окисление липидов и активность супероксиддисмутазы, пероксидазы и каталазы. С увеличением концентрации хрома резко возрастало содержание в клетках пролина, который являясь важным органическим проникаемым веществом, обладает сильной гидрофильностью и противодействует обезвоживанию. Авторы отобрали 10 генов-концентраторов (speculative hub genes), связанных с устойчивостью *P. janthinellum* к хрому.

В таблице 1 приведены обобщающие сведения о результатах применения грибов, выделенных из водных сред, для биоремедиации воды, загрязненной ПАУ, пестицидами, фармпрепаратами, ТМ. Результаты приведенных исследований подчеркивают потенциал применения и значение грибов морского происхождения для микоремедиации загрязненных водных сред.

#### РЕМЕДИАЦИОННЫЙ ПОТЕНЦИАЛ ГРИБОВ ПРЕСНОВОДНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ

Грибы, выделенные из пресных вод, активно исследуются с целью биоремедиации. К одним из наиболее изученных грибных агентов биоремедиации следует отнести пресноводные штаммы аскомицетов *Clavariopsis aquatica* WD(A)-00-01 из коллекции Центра экологических исследований имени Гельмгольца (Германия, Лейпциг), *Phoma* sp. УНН 5-1-03 и *Myrioconium* sp. УНН 1-13-18-4, выделенные из р. Заале (Германия, Саксония-Анхальт) [Junghanns et al., 2008a].

Эти грибы, наряду с другими изолятами из пресноводных и слабоминерализованных сред

(*Varicosporium* sp., *Alternaria* sp., *Cylindrocarpon didymium*, *Coniothyrium* sp., *Myrioconium* sp.), проявили способность обесцвечивать синтетические азо- и антрахиноновые красители [Junghanns et al., 2008a]. При определенных условиях эти водные грибы даже более эффективно обесцвечивали красители, чем штаммы грибов белой гнили [Junghanns et al., 2008a], что, предположительно, было связано с участием внеклеточной лакказы [Wesenberg et al., 2003].

**Таблица 1.** Обобщающие сведения о применении водных грибов, выделенных из сред с повышенной минерализацией, для биоремедиации биотопов

**Table 1.** Summary of the results of using aquatic fungi isolated from mineralized habitats for biotope bioremediation

Название гриба Fungal species	Происхождение Origin	Соединение Substances	Механизм биоремедиации Mechanism of bioremediation	Ферменты Enzymes	Ссылка Reference
<i>Полициклические ароматические углеводороды</i>					
<i>Tolypocladium</i> sp.	мицелиальные грибы морского происхождения, выделенные из морских губок (Бразилия)	пирен	биodeградация	монооксигеназы и диоксигеназы	Vasconcelos et al., 2019
<i>Xylaria</i> sp.	мицелиальные грибы морского происхождения, выделенные из морских губок (Бразилия)	бензо[а]пирен	биосорбция, биodeградация	–	Vasconcelos et al., 2019
<i>Aspergillus aculeatus</i> и <i>Mucor irregularis</i> (со-культура)	береговая линия Атлантического океана (Нигерия)	флуорантен	биodeградация	лакказа, лигнин-пероксидаза и марганцевая пероксидаза	Bankole et al., 2022
<i>Пестициды</i>					
<i>Aspergillus sydowii</i>	морской штамм	паратион-метила и продукт его гидролиза п-нитрофенол	биodeградация, биосорбция	фосфотриэстеразы и карбоксиэстеразы	Alvarenga et al., 2014
<i>Penicillium decaturense</i>	морской штамм	паратион-метила и продукт его гидролиза п-нитрофенол	биodeградация	фосфотриэстеразы и карбоксиэстеразы	Alvarenga et al., 2014
<i>Trichoderma</i> sp.	морские губки	ДДТ	биodeградация, биосорбция (биоаккумуляция)	–	Ortega et al., 2011
<i>Фармацевтические препараты</i>					
<i>Mucor hiemalis</i>	водный штамм из Немецкой коллекции микроорганизмов и клеточных культур Института Лейбница	ацетаминофен	биodeградация, биосорбция	активизации пероксидазной активности не отмечали	Esterhuizen-Londt et al., 2016
<i>Penicillium commune</i> , <i>Epicoccum nigrum</i> , <i>Trichoderma harzianum</i> , <i>Aspergillus terreus</i> , <i>Beauveria bassiana</i>	донные отложения на лососевых фермах (Чили)	окситетрациклин	биodeградация, биосорбция	ряд ферментов, включая пероксидазы и лакказы	Ahumada-Rudolph et al., 2021
<i>Aspergillus sydowii</i>	Образец губки <i>Chelonaplysilla erecta</i> , собранной у побережья Атлантического океана (Бразилия)	бромацетофенон	биотрансформация	редуктазы (предположительно)	Rocha et al., 2010
<i>Тяжелые металлы</i>					
<i>Penicillium janthinellum</i>	Образцы морских донных отложений, собранные у острова Нанджи на побережье Тихого океана (Китай)	хром	биосорбция (предположительно)	–	Bao et al., 2022

Биотрансформацию двух полициклических мускусных отдушек (polycyclic musk fragrances) – галаколида (ГЛ) и тоналида (ТЛ) – пресноводными изолятами *Clavariopsis aquatica* WD(A)-00-1 и *Myrioconium* sp. UHN 1-13-18-4 оценивали в работе Martin et al. [2007]. Особое внимание уделено влиянию внеклеточных оксидоредуктаз, таких как лакказы, которые продуцировали исследуемые штаммы при разложении ГЛ и ТЛ [Martin et al., 2007].

Продуцирующий лакказу штамм *Phoma* sp. UHN 5-1-03 использовали как агент биоремедиации при очистке вод от микрозагрязнителей: бисфенол А (БФА), карбамазепин (КБЗ), 17 $\alpha$ -этинилэстрадиол (ЭЭ), диклофенак (ДФ), сульфаметоксазол (СМК), технический нонилфенол (тНФ) и триклозан (ТКЗ) [Hofmann, Schlosser, 2016]. В этом процессе отмечены два механизма микоремедиации: и биodeградация, и биосорбция. Скорость биodeградации (биотрансформации), осуществляемой живой грибной биомассой, снижалась в ряду: ЭЭ >> БСА > ТКЗ > тНФ > ДФ > СМК > КБЗ. Биосорбция эффективна по отношению к ЭЭ, БСА, ТКЗ и тНФ и незначительна для КБЗ, ДФ и СМК. По мнению авторов [Hofmann, Schlosser, 2016], биodeградации ЭЭ, БСА, ДФ, ТКЗ и тНФ пресноводным штаммом *Phoma* sp. в значительной степени способствовала внеклеточная лакказа вместе с клеточно-ассоциированными ферментами, такими как, монооксигеназы цитохрома P450. При этом в биodeградации СМК и КБЗ лакказа, по-видимому, не играла значительной роли [Hofmann, Schlosser, 2016].

Проведено сравнение активности грибов *Phoma* sp. UHN 5-1-03 и *C. aquatica* WD(A)-00-01 по биокаталитическому и биосорбционному удалению БФА, а также двух фталатных эфиров с различной структурой и гидрофобностью – ди-н-бутилфталата (ДБФ) и диэтилфталата (ДЭФ) [Carstens et al., 2020]. В биodeградации этих трех соединений установлена важная роль реакций, катализируемых лакказой и монооксигеназами цитохрома P450 (Carstens et al., 2020). Полагают, что высокая эффективность *Phoma* sp. UHN 5-1-03 в отношении БФА связана с окислением этого соединения внеклеточными лакказами и/или пероксидазами, активность которых была зарегистрирована у *Phoma* sp. ранее [Cajthaml, 2015; Hofmann, Schlosser, 2016]. Вид *C. aquatica* WD(A)-00-01 был наиболее эффективен в биodeградации ДЭФ.

Способность обесцвечивать синтетические красители была зафиксирована для нескольких пресноводных штаммов – *Colletotrichum dematium*, *Corynespora cassiicola*, *Alternaria alternata*, *Dictyosporium zhejiangensis*, *D. zhe-*

*jiangensis*, *Plectosporium tabacinum*, *Fusarium thapsinum*, *Acrogenospora sphaerocephala*, *Ceriporia lacerata*, – выделенных из затопленной в водоемах древесины (Китай, провинция Чжэцзян) [Yang et al., 2016]. Основным механизмом обесцвечивания является биodeградация, поскольку грибы могут продуцировать различные неспецифические внеклеточные и внутриклеточные ферменты, участвующие в процессе обесцвечивания красителя, такие как лакказа, марганцевая пероксидаза, марганцево-независимая пероксидаза, лигнин-пероксидаза, тирозиназа и другие [Yang et al., 2016]. В таблице 2 приведены обобщающие сведения о результатах исследования биоремедиационной способности пресноводных грибов.

Таким образом, в биodeградации загрязняющих веществ грибными агентами в основном принимают участие две группы ферментов – внеклеточные оксидоредуктазы (лакказы) и монооксигеназы цитохрома P450. Лакказы представляют собой универсальные биокатализаторы с высоким потенциалом применения для целей детоксикации загрязнителей окружающей среды. Поэтому важен выбор штаммов, способных к активной продукции лакказы, и оптимальных условий для их культивирования. Перспективными продуцентами лакказы оказались два пресноводных штамма аскомицетов *Phoma* sp. (UHN 5-1-03) и *C. aquatica* WD(A)-00-01.

У *C. aquatica* WD(A)-00-01 было идентифицировано пять предполагаемых генов лакказы (от lcc1 до lcc5), которые дифференциально экспрессировались в ответ на стадию роста гриба и потенциальные индукторы лакказы [Solé et al., 2012]. Помимо генов лакказ в геноме *C. aquatica* WD(A)-00-01 были идентифицированы многочисленные гены пероксидаз и предполагаемых монооксигеназ цитохрома P450 [Heeger et al., 2021]. Экспрессия некоторых из них повышалась на субстратах, содержащих лигноцеллюлозу [Heeger et al., 2021]. Это наблюдение свидетельствует о том, что штамм *C. aquatica* способен в некоторой степени модифицировать лигнин, возможно, для облегчения использования полисахаридных компонентов лигноцеллюлозы в качестве источников углерода и энергии [Heeger et al., 2021].

Повышение продукции лакказы у *Phoma* sp. UHN 5-1-03 достигалось посредством комбинации альтернативного субстрата (томатный сок) и элиситоров (ремазол бриллиантовый синий R и CuSO<sub>4</sub>) [Junghanns et al., 2008b]. Медь, являясь частью активного центра лакказ, часто применяется для увеличения продукции лакказы грибами [Klonowska et al., 2001]. Интересно, что в отличие от многих лакказ наземных грибов, ни

один из генов лакказы *C. aquatica* не оказался активируемым медью. Однако медь сильно повышала внеклеточную лакказную активность *C. aquatica*, возможно, за счет стабилизации медьсодержащего каталитического центра фер-

мента. Было обнаружено, что медь вдвое повышает активность лакказы уже при концентрации около 1.8 мкМ, что способствует адаптации грибов к низким концентрациям меди в водных средах обитания [Solé et al., 2012].

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Экосистемы водных биомов представляют источник грибов, перспективных для целей биоремедиации. Специфические условия роста и развития грибов в водной среде способствуют приобретению адаптаций, необходимых для разработки и реализации микоремедиационных технологий.

У грибов водного происхождения отмечают наличие двух основных механизмов биоремедиации – биосорбцию и биodeградацию.

Биосорбционные явления у грибов в целом хорошо известны и описаны во многих источниках, посвященных, прежде всего, механизмам снижения концентрации в средах ТМ [Скугорева и др., 2019 (Skugoreva et al., 2019)]. Механизм биосорбции зафиксирован в процессах микоремедиации сред, загрязненных ТМ; микро загрязняющими веществами ЭЭ, БСА, ТКЗ и тНФ [Hofmann, Schlosser, 2016]; ПАУ бензо[а]пиреном [Vasconcelos et al., 2019]; пестицидами паратион-метилом и продуктом его гидролиза п-нитрофенолом [Alvarenga et al., 2014]; пестицидом ДДТ [Ortega et al., 2011]; фармацевтическими препаратами ацетаминифеном [Esterhuizen-Londt et al., 2016] и окситетрациклином [Ahumada-Rudolph et al., 2021].

К полезным для процессов микоремедиации адаптациям и характеристикам водных грибов относят широкий спектр продуцируемых ферментов, принимающих участие в биodeградации [Rocha et al., 2009; Rocha et al., 2010; Sarkar et al., 2010; Trincone, 2010].

В качестве продуцентов ферментов, участвующих в биodeградации поллютантов более эффективны штаммы, выделенные из морской воды. В детальных исследованиях доказано, что культивирование в среде с повышенным содержанием минеральных солей положительно ассоциировано с продукцией некоторых ферментов, принимающих участие в биотрансформации загрязняющих веществ. Более высокие концентрации минеральных солей стимулируют рост грибов, продукцию лакказы и обесцвечивание синтетических красителей у двух базидиомицетов, выделенных из морской воды [D'Souza et al., 2006]. Культивирование в высокоминерализованной среде сопровождается продукцией редуктазы, которая, предположительно, принимает участие в биотрансформации бромацетофенона [Rocha et al., 2009; Rocha et

al., 2010]. У морских видов *A. sydowii* и *P. decaturense* обнаружены фосфотриэстеразы и карбоксиестеразы, необходимые для биотрансформации ряда пестицидов [Alvarenga et al., 2014].

Высокие концентрации неорганических анионов, таких как сульфаты и хлориды, и щелочные значения pH, обнаруженные в водах некоторых мест обитания грибов, часто обнаруживаются и в промышленных стоках, содержащих красители и ряд других загрязняющих веществ Junghanns et al. [2008a]. Обилие неорганических веществ затрудняют традиционные технологические процессы очистки сточных вод [Pophali et al., 2003]. Представители водной микобиоты, адаптированные к средам, близким по составу к сточным водам, могут быть полезны для очистки реальных сточных вод, содержащих красители и другие загрязняющие вещества [Junghanns et al., 2008a].

Пресноводные грибы, как и изоляты из морских вод, представляют интерес для организации биоремедиации по типу биodeградации. Примером эффективных агентов микоремедиации из числа пресноводных видов являются аскомицеты *C. aquatica* WD(A)-00-01 и *Phoma* sp. УНН 5-1-03. В геноме *C. aquatica* WD(A)-00-01 помимо пяти генов лакказ идентифицированы многочисленные гены пероксидаз и предполагаемых монооксигеназ цитохрома P450 [Heeger et al., 2021]. Штамм *Phoma* sp. УНН 5-1-03 является активным продуцентом внеклеточных лакказ [Martin et al., 2007; Carstens et al., 2020].

Сравнение активности грибов морского и пресноводного происхождения как потенциальных ремедиантов водных сред в большинстве случаев показывает преимущество первых. Однако есть и исключения. Анализ скорости биотрансформации трех органических соединений: БФА и двух фталатных эфиров ДБФ и ДЭФ морскими (*Paradendryphiella arenariae* и *Ascocoryne* sp.) и пресноводными (*Phoma* sp. и *C. aquatica*) штаммами, показал, что эффективность (рассчитанная по скорости элиминации органических поллютантов, нормированной по биомассе) по отношению к БФА снижалась в ряду *Phoma* sp. > *P. arenariae*; по отношению к ДБФ в ряду *Ascocoryne* sp. > *Phoma* sp. > *C. aquatica* > *P. arenariae*, и, наконец, по отношению ДЭФ в ряду *C. aquatica* > *P. arenariae* > *Ascocoryne* sp. > *Phoma* sp. [Carstens et al., 2020].

**Таблица 2.** Обобщающие сведения о результатах применения водных грибов, выделенных из пресных вод, для биоремедиации биотопов

**Table 2.** Summary of the results of using aquatic fungi isolated from freshwater habitats for biotope bioremediation

Название гриба Fungal species	Происхождение Origin	Соединение Substances	Механизм биоремедиации Mechanism of bioremediation	Ферменты Enzymes	Ссылка Reference
<i>Clavariopsis aquatica</i> (WD(A)-00-01)	коллекция Центра экологических исследований имени Гельмгольца (Германия, Лейпциг)	азо- и антрахиноновые синтетические красители БФА, фталатные эфиры ди-н-бутилфталат и диэтилфталат	– биodeградация	внеклеточные лакказы (предположительно) монооксигеназы цитохрома P450 и внеклеточные лакказы	Junghanns et al., 2008a Carstens et al., 2020
<i>Phoma</i> sp. (UHN 5-1-03)	р. Заале (Германия, Саксония-Анхальт)	азо- и антрахиноновые синтетические красители ЭЭ, БСА, ТКЗ и тНФ	– биodeградация, биосорбция	внеклеточные лакказы (предположительно) внеклеточные лакказа, монооксигеназы цитохрома P450 (предположительно)	Junghanns et al., 2008a Hofmann, Schlosser, 2016
		ДФ	биodeградация	внеклеточные лакказы, монооксигеназы цитохрома P450 (предположительно)	Hofmann, Schlosser, 2016
		БФА	биodeградация	внеклеточные лакказы и/или пероксидазы	Carstens et al., 2020
		фталатные эфиры ди-н-бутилфталат и диэтилфталат	биodeградация	монооксигеназы цитохрома P450 и внеклеточные лакказы	Carstens et al., 2020
		полициклические мускусные отдушки: галаксолид и тонаlid	биodeградация	внеклеточные лакказы	Martin et al., 2007
<i>Myrioconium</i> sp. (UHN 1-13-18-4)	р. Заале (Германия, Саксония-Анхальт)	полициклические мускусные отдушки: галаксолид и тонаlid	биodeградация	внеклеточные лакказы	Martin et al., 2007
<i>Colletotrichum dematium</i> , <i>Corynespora cassicola</i> , <i>Alternaria alternata</i> , <i>Dictyosporium zhejiangensis</i> , <i>D. zhejiangensis</i> , <i>Plectosporium tabacinum</i> , <i>Fusarium thapsinum</i> , <i>Acrogenospora sphaeroccephala</i> , <i>Ceriporia lacerata</i>	затопленная в водоемах древесина (Китай, провинция Чжэцзян)	Синтетические красители	биodeградация (основной механизм)	–	Yang et al., 2016

**Примечание.** Бисфенол А (БФА), карбамазепин (КБЗ), 17 $\alpha$ -этинилэстрадиол (ЭЭ), диклофенак (ДФ), сульфаметоксазол (СМК), технический нонилфенол (тНФ) и триклозан (ТКЗ).

**Note.** Bisphenol A (BPA), carbamazepine (CBZ), 17 $\alpha$ -ethinyl estradiol (EE), diclofenac (DF), sulfamethoxazole (SMC), technical nonylphenol (tNP) and triclosan (TCZ).

Значительно более высокая скорость биотрансформации БФА, наблюдаемая у пресноводного штамма *Phoma* sp. по сравнению с морским штаммом *P. renariae*, связывают с окислением бисфенола-А внеклеточными лакказами и/или пероксидазами, активность которых была зарегистрирована у *Phoma* sp. (в дополнение к внутриклеточным ферментам) [Junghanns et al., 2008a; Hofmann, Schlosser, 2016]. Штамм *C. aquatica* был эффективен в биодеградации ДЭФ благодаря высокой активности монооксигеназ цитохрома P450. Можно резюмировать, что на эффективность элиминации поллютантов влияют не только условия среды обитания, из которой был выделен грибной агент, но индивидуальные характеристики штамма – агента ремедиации. Важную роль в ремедиационном процессе играют продуцируемые грибами неспецифические внеклеточные и внутриклеточные ферменты, такие как лакказы, марганцевая пероксидаза, марганцево-независимая пероксидаза, лигнин-пероксидаза, тирозиназа, монооксигеназы цитохрома P450 и другие [Yang et al.,

2016]. На данном этапе нет оснований утверждать, что наличие пигментации, в частности, меланина у культур грибов, испытанных в средах, загрязненных поллютантами разной природы, имеет такое же большое значение для ремедиационного потенциала грибов как комплекс ферментов.

Таким образом, проведенный анализ публикаций позволяет заключить, что грибы – представители морской и пресноводной микобиоты, представляют интерес как агенты ремедиации загрязненных сред по типу биосорбции и биодеградации поллютантов. При этом благодаря комплексу уникальных ферментов биодеградацию токсических веществ следует отнести к наиболее действенным механизмам микоремедиации. Ориентация на поиск видов грибов-биодеструкторов, обладающих специфическим ферментами, способными приводить к разложению сложных органических и неорганических веществ, – обоснованное перспективное направление в разработке современных технологий биоремедиации.

Работа поддержана Российским научным фондом – грант 22-24-00666 “Меланинсодержащие грибы техногенно нарушенных почв: индикация химического загрязнения и биотехнологический потенциал”.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аронбаев С.Д. Биосорбционное концентрирование тяжелых металлов и радионуклидов микроорганизмами и сорбенты на их основе: обзор // Молодой ученый. 2015. № 24. С. 31–50 [Интернет-ресурс] <https://moluch.ru/archive/104/24228/> (дата обращения: 30.05.2018).
- Васнев В.А. Биоразлагаемые полимеры // Высокомолекулярные соединения. Серия Б. 1997. Т. 39. № 12. С. 2073–2086.
- Громов Б.В., Мамкаева М.А., Мамкаева К.А. Хитридиевые грибы – паразиты желто-зеленой водоросли *Tribonema gayanum* // Современная микология в России. Тез. докл. I Съезда микологов России, 11-13 апреля 2002 г. М.: Изд-во “Национальная академия микологии”. 2002. С. 181–182.
- Домрачева Л.И., Ашихмина Т.Я., Елкина Т.С., Гайфутдинова А.Р. Микробная деградация промышленных отходов (обзор) // Теоретическая и прикладная экология. 2014. № 2. С. 6–16. DOI: 10.25750/1995-4301-2014-2-006-016.
- Дудка И.А. Водные несовершенные грибы СССР. Киев: Наук. думка, 1985. 188 с.
- Логина Н.В. Урбанизация // Глобалистика: Энциклопедия. М.: Радуга, 2003. С. 1046–1048.
- Обзор состояния и загрязнения окружающей среды в Российской Федерации. Ежегодное издание. 1994–2017.
- Позднякова И.Н., Никитина В.Е., Турковская О.В. Биоремедиация нефтезагрязненной почвы комплексом грибов *Pleurotus ostreatus* – почвенная микрофлора // Прикладная биохимия и микробиология. 2008. Т. 44. № 1. С. 69–75.
- Рейн П., Эверт З., Айхорн С. Современная ботаника. Т. 1. М.: Мир, 1990. 185 с.
- Скугорева С.Г., Горностаева Е.А., Бурков А.А., Кутявина Т.И., Южанин К.И., Домрачева Л.И., Ашихмина Т.Я. Возможность утилизации отходов пластмасс с использованием микровицетов *Fusarium solani* и *Trichoderma lignorum* // Теоретическая и прикладная экология. 2021. № 4. С. 193–202. DOI: 10.25750/1995-4301-2021-4-193-202
- Скугорева С.Г., Кантор Г.Я., Домрачева Л.И. Биосорбция тяжелых металлов микровицетами: особенности процесса, механизмы, кинетика. Теоретическая и прикладная экология. 2019. № 2. С. 14–31. DOI: 10.25750/1995-4301-2019-2-014-031
- Солнцева И.О., Виноградова Г.И. Сезонные исследования дрожжевой флоры воды и рыб в Рыбинском водохранилище // Биология внутренних вод: Информ. Бюл. 1990. № 85. С. 17–22.
- Терехова В.А. Микровицеты в экологической оценке водных и наземных экосистем. М.: Наука, 2007. 215 с.
- Черногаева Г.М., Ждановская Е.А. Загрязнение поверхностных пресных вод на урбанизированных территориях субъектов Российской Федерации // Вопросы географии. 2018. № 145. С. 414–423.
- Abbas S.H., Ismail I.M., Mostafa T.M., Sulaymon A.H. Biosorption of heavy metals: a review // Journal of Chemical Science and Technology. 2014. Vol. 3. № 4. P. 74–102.



- AbuQamar S.F., Abd El-Fattah H.I., Nader M.M., Zaghloul R.A., Abd El-Mageed T. A., Selim S., Omar B. A., Mosa W.F., Saad A. M., El-Tarabily K.A., El-Saadony M. T. Exploiting fungi in bioremediation for cleaning-up emerging pollutants in aquatic ecosystems // *Marine Environmental Research*. 2023. Vol. 190. № 106068. DOI: 10.1016/j.marenvres.2023.106068.
- Ahumada-Rudolph R., Novoa V., Becerra J., Cespedes C., Cabrera-Pardo J.R. Mycoremediation of oxytetracycline by marine fungi mycelium isolated from salmon farming areas in the south of Chile // *Food and Chemical Toxicology*. 2021. Vol. 152. № 112198. DOI: 10.1016/j.fct.2021.112198.
- Akhtara N., Mannana M.A. Mycoremediation: Expunging environmental pollutants // *Biotechnology Reports*. 2020. № 00452. DOI: 10.1016/j.btre.2020.e00452.
- Alluri H.K., Srinivasa R.S.R., Settalluri V.S., Singh J., Suryanarayana V., Venkateshwar P. Biosorption: An eco-friendly alternative for heavy metal removal // *Afr. J. Biotechnol.* 2007. Vol. 6. № 25. P. 2924–2931. DOI: 10.5897/AJB2007.000-2461.
- Alvarenga N., Birolli W. G., Selegim M.H.R., Porto André L.M. Biodegradation of methyl parathion by whole cells of marine-derived fungi *Aspergillus sydowii* and *Penicillium decaturense* // *Chemosphere*. 2014. Vol. 117. P. 47–52. DOI: 10.1016/j.chemosphere.2014.05.069.
- Aragão M.S., Menezes D.B., Ramos L.C., Oliveira H.S., Bharagava R.N., Romanholo L.F. Ferreira, Teixeira J.A., Ruzene D.S., Silva D.P. Mycoremediation of vinasse by surface response methodology and preliminary studies in air-lift bioreactors // *Chemosphere*. 2020. Vol. 244. № 125432. DOI: 10.1016/j.chemosphere.2019.125432.
- Arwidsson Z., Johansson E., von Kronhelm T., Allard B., van Hees P. Remediation of metal contaminated soil by organic metabolites from fungi. I. Production of organic acids // *Water, Air, and Soil Pollut.* 2010. Vol. 205. № 1–4. P. 58–67. DOI: 10.1007/s11270-009-0067-z
- Awofolu O.R., Okonkwo J.O., Merwe R.R.D., Badenhorst J., Jordaan E. A new approach to chemical modification of *Aspergillus niger* and sorption of lead ion by fungal species // *Electronic J. Biotechnol.* 2006. Vol. 9. № 4. P. 340–348. DOI: 10.2225/vol9-issue4-fulltext-1.
- Bankole P.O., Omoni V. T., Mulla S.I., Adebajo S.O., Adekunle A.A. Co-biomass degradation of fluoranthene by marine-derived fungi; *Aspergillus aculeatus* and *Mucor irregularis*: Comprehensive process optimization, enzyme induction and metabolic analyses // *Arabian Journal of Chemistry*. 2022. Vol. 15. № 104036. DOI: 10.1016/j.arabjc.2022.104036.
- Bao S., Mu J., Yin P., Chen H., Zhou S. Exploration of anti-chromium mechanism of marine *Penicillium janthinellum* P1 through combinatorial transcriptomic analysis and WGCNA // *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 2022. Vol. 233. № 113326. DOI: 10.1016/j.ecoenv.2022.113326.
- Barh A., Kumari B., Sharma S., Annepu S. K., Kumar A., Kamal S., Sharma V. P. Mushroom mycoremediation: kinetics and mechanism // *Smart Bioremediation Technologies*. 2019. P. 1–22. DOI: 10.1016/b978-0-12-818307-6.00001-9.
- Boonyeun N., Sivichai S., Hywel-Jones N.L. The diversity of Ingoldian fungi in Thailand / The 7th International Mycological Congress. Oslo, 11-17 August 2002. Abstracts. P. 146.
- Caesar-Tonthat T.C., Kloeke F.V., Geesey G.G., Henson J.M. Melanin production by a filamentous soil fungus in response to copper and localization of copper sulfide by sulfide-silver staining // *Appl. Environ. Microbiol.* 1995. Vol. 61. P. 1968–1975. PMID: PMC1388449.
- Cajthaml T. Biodegradation of endocrine-disrupting compounds by ligninolytic fungi: mechanisms involved in the degradation // *Environ Microbiol.* 2014. DOI: 10.1111/1462-2920.12460
- Carstens L., Cowan A.R., Seiwert B., Schlosser D. Biotransformation of phthalate plasticizers and Bisphenol A by marine-derived, freshwater, and terrestrial fungi // *Front. Microbiol.* 2020. Vol. 11. № 317. DOI: 10.3389/fmicb.2020.00317.
- Chen H., Guan Y., Yao S. A novel two-species whole-cell immobilization system composed of marine-derived fungi and its application in wastewater treatment // *J. Chem. Technol. Biotechnol.* 2013. Vol. 89. № 11. P. 1733–1740. DOI: 10.1002/jctb.4253.
- Chen H., Lu Y., Yin P., Li X., Shan Y. Exploring the mechanisms of biosorption of Cr (VI) by marine-derived *Penicillium janthinellum* P1 // *Int. J. Agric. Biol.* 2019. Vol. 22. № 5. P. 913–920.
- D'Souza D.T., Tiwari R., Sah A.K., Raghukumar C. Enhanced production of laccase by a marine fungus during treatment of colored effluents and synthetic dyes // *Enzyme Microb. Tech.* 2006. Vol. 38. P. 504–511. DOI: 10.1016/j.enzmtec.2005.07.005.
- Dash H.R., Mangwani N., Chakraborty J., Kumari S., Das S. Marine bacteria: potential candidates for enhanced bioremediation // *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 2013. Vol. 97. № 2. P. 561–571. DOI: 10.1007/s00253-012-4584-0.
- Djelal H., Amrane A. Biodegradation by bioaugmentation of dairy wastewater by fungal consortium on a bioreactor lab-scale and on a pilot-scale // *J. Environ. Sci. (China)*. 2013. Vol. 25. № 9. P. 1906–1912. DOI: 10.1016/s1001-0742(12)60239-3.
- Esterhuizen-Londt M., Schwartz K., Pflugmacher S. Using aquatic fungi for pharmaceutical bioremediation: Uptake of acetaminophen by *Mucor hiemalis* does not result in an enzymatic oxidative stress response // *Fungal biology*. 2016. Vol. 120. № 10. P. 1249–1257. DOI: 10.1016/j.funbio.2016.07.009.
- Frid C., Caswell B.A. Marine Pollution. Caswell Oxford: Oxford University Press, 2017. 268 p.
- Gadd G.M. Biosorption: critical review of scientific rationale, environmental importance and significance for pollution treatment // *J. Chem. Technol. Biotechnol.* 2009. Vol. 84. P. 13–28. DOI: 10.1002/jctb.1999.

- Gadd G.M., De Rome L. Biosorption of copper by fungal melanins // *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 1988. Vol. 29. P. 610–617. DOI: 10.1007/2FBF00260993.
- Gadd G.M., Griffiths A.J. Microorganisms and heavy metal toxicity // *Microbial Ecology.* 1978. Vol. 4. P. 303–317. DOI: 10.1007/BF02013274.
- Garcha S., Brar S.K., Sharma K. Performance of a laboratory prepared microbial consortium for degradation of dairy waste water in a batch system // *Journal of Scientific & Industrial Research.* 2014. Vol. 73. No. 5. P. 346–350.
- Giubilei M.A., Leonardi V., Federici E., Covino S., Šašek V., Novotny C., Federici F., D'Annibale A., Petruccioli M. Effect of mobilizing agents on mycoremediation and impact on the indigenous microbiota // *Journal of Chemical Technology and Biotechnology.* 2009. Vol. 84. № 6. P. 836–844. DOI: 10.1002/jctb.2126.
- Gupta R., Mohapatra H. Microbial biomass: an economical alternative for removal of heavy metals from waste water // *Indian J. Exp. Biol.* 2003. Vol. 41. № 9. P. 945–966.
- Heeger F., Bourne E.C., Wurzbacher C., Funke E., Lipzen A., He G., Ng V., Grigoriev I.V., Schlosser D., Monaghan M.T. Evidence for lignocellulose-decomposing enzymes in the genome and transcriptome of the aquatic hyphomycete *Clavariopsis aquatica* // *J. Fungi.* 2021. Vol. 7. № 854. DOI: 10.3390/jof7100854.
- Hofmann U., Schlosser D. Biochemical and physicochemical processes contributing to the removal of endocrine-disrupting chemicals and pharmaceuticals by the aquatic ascomycete *Phoma* sp. UHH 5-1-03 // *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 2016. Vol. 100. P. 2381–2399. DOI: 10.1007/s00253-015-7113-0.
- Ingold C.T. Aquatic Hyphomycetes from Canada // *Can. J. Bot.* 1960. Vol. 38. № 5. P. 803–809.
- Ingold C.T. Aquatic Hyphomycetes from Switzerland // *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 1949. Vol. 32, pt. 3 (4). P. 341–345.
- Ingold C.T. Aquatic Hyphomycetes of decaying alder leaves // *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 1942. Vol. 25, pt. 3 (4). P. 104–115.
- Ingold C.T. Aquatic Hyphomycetes spores from West Scotland // *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 1973. Vol. 61, pt. 2. P. 251–255.
- Ingold C.T. Conidia in the foam of two English streams // *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 1975. Vol. 65, pt. 3. P. 522–527.
- Jones K.R., Klein C.J., Halpern B.S., Venter O., Grantham H., Kuempel C.D., Shumway N., Friedlander A.M., Possingham H.P., Watson J.E.M. The location and protection status of earth's diminishing marine wilderness // *Current Biology.* 2018. Vol. 28. P. 2506–2512. DOI: 10.1016/j.cub.2018.06.010.
- Junghanns C., Krauss G., Schlosser D. Potential of aquatic fungi derived from diverse freshwater environments to decolourise synthetic azo and anthraquinone dyes // *Bioresource Technol.* 2008a. Vol. 99. P. 1225–1235. DOI: 10.1016/j.biortech.2007.02.015.
- Junghanns C., Parra R., Keshavarz T., Schlosser D. Towards higher laccase activities produced by aquatic ascomycetous fungi through combination of elicitors and an alternative substrate // *Eng. Life Sci.* 2008b. Vol. 8. № 3. P. 277–285. DOI: 10.1002/elsc.200800042.
- Klonowska A., Le Petit J., Tron T. Enhancement of minor laccases production in the basidiomycete *Marasmius quercophilus* C30 // *FEMS Microbiol. Lett.* 2001. Vol. 200. P. 25–30. DOI: 10.1111/j.1574-6968.2001.tb10687.x.
- Krishna K.R., Philip L. Biodegradation of lindane, methyl parathion and carbofuran by various enriched bacterial isolates // *J. Environ. Sci. Health B.* 2008. Vol. 43. P. 157–171. DOI: 10.1080/03601230701795155.
- Kuenh K.A., Koehn R.D. A mycofloral survey of an artesian community within the Edwards Aquifer of central Texas // *Mycologia.* 1988. Vol. 80. № 5. P. 646–652.
- Kumari S., Regar R.K., Manickam N. Improved polycyclic aromatic hydrocarbon degradation in a crude oil by individual and a consortium of bacteria // *Bioresour. Technol.* 2018. Vol. 254. P. 174–179. DOI: 10.1016/j.biortech.2018.01.075.
- Laad M., Ghule B. Removal of toxic contaminants from drinking water using biosensors: A systematic review // *Groundwater for Sustainable Development.* 2023. Vol. 20. № 10088. DOI: 10.1016/j.gsd.2022.100888.
- Li J.L., Chen B.H. Effect of non-ionic surfactants on biodegradation of phenanthrene by a marine-bacteria of *Neptunomonas naphthovorans* // *J. Hazard. Mat.* 2009. Vol. 162. P. 66–73. DOI: 10.1016/j.jhazmat.2008.05.019.
- Luning Prak D.J., Pritchard P.H. Solubilization of polycyclic aromatic hydrocarbon mixtures in micellar non-ionic surfactant solution // *Water Res.* 2002. Vol. 36. P. 3463–3472. DOI: 10.1016/s0043-1354(02)00070-2.
- Martin C., Moeder M., Daniel X., Krauss G., & Schlosser D. Biotransformation of the polycyclic musks HHCB and AHTN and metabolite formation by fungi occurring in freshwater environments // *Environmental Science & Technology.* 2007. Vol. 41. № 15. P. 5395–5402. DOI: 10.1021/es0711462.
- Nunes B., Antunes S.C., Santos J., Martins L., Castro B.B. Toxic potential of paracetamol to freshwater organisms: a headache to environmental regulators? // *Ecotoxicology and Environmental Safety.* 2014. Vol. 107. P. 178–185. DOI: 10.1016/j.ecoenv.2014.05.027.
- Nyanhongo G.S., G'ubitz G., Sukyai P., Leinter C., Haltrich D., Ludwig R. Oxidoreductases from *Trametes* spp. in biotechnology: A wealth of catalytic activity // *Food Technology and Biotechnology.* 2007. Vol. 45. № 3. P. 250–268.
- Okere U., Semple K. Biodegradation of PAHs in 'pristine' soils from different climatic regions // *J. Bioremed. Biodegrad. S.* 2012. Vol. 1. № 2. DOI: 10.4172/2155-6199.S1-006.
- Ortega S.N., Nitschke M., Mouad A.M., Landgraf M.D., Rezende M.O.O., Seleguim M.H.R., Sette L.D., Porto A.L.M. Isolation of Brazilian marine fungi capable of growing on DDD pesticide // *Biodegradation.* 2011. Vol. 22. P. 43–50. DOI: 10.1007/s10532-010-9374-8.
- Pophali G.R., Kaul S.N., Mathur S. Influence of hydraulic shock loads and TDS on the performance of large-scale CETPs treating textile effluents in India // *Water Res.* 2003. Vol. 37. P. 353–361. DOI: 10.1016/s0043-1354(02)00268-3.

- Rathore D., Dubey R., Dwivedi A. Advances in mycoremediation of emerging potential toxic effluents. In: *Fungi Bio-Prospect in Sustainable Agriculture, Environment and Nano-Technology*. 2021. P. 301–329. DOI: 10.1016/b978-0-12-821925-6.00014-9.
- Reváy A., Gönczöl J. Longitudinal distribution and colonization patterns of wood inhabiting fungi in a mountain stream in Hungary // *Nova Hedvigia*, 1990. Vol. 51. № 3–4. P. 505–520.
- Rocha L.C., Ferreira H.V., Pimenta E.F., Souza Berlinck R.G., Oliveira Rezende M.O., Landgraf M.D., Regali Selegim M.H., Durães Sette L., Meleiro Porto A.L. Biotransformation of  $\alpha$ -bromoacetophenones by the marine fungus *Aspergillus sydowii* // *Mar. Biotechnol.* 2010. Vol. 12. P. 552–557. DOI: 10.1007/s10126-009-9241-y.
- Rocha L.C., Ferreira H.V., Pimenta E.F., Berlinck R.G.S., Selegim M.H.R., Javaroti D.C.D., Sette L.D., Bonugli R.C., Porto A.L.M. Bioreduction of  $\alpha$ -chloroacetophenone by whole cells of marine fungi // *Biotechnol Lett.* 2009. Vol. 31. № 10. P. 1559–1563. DOI: 10.1007/s10529-009-0037-y.
- Rocha L.C., Oliveira J.R., Vacondio B., Rodrigues G.N., Selegim M.H., Porto A.L.M. Bioactive marine microorganisms for biocatalytic reactions in organic compounds. In: *Marine Microbiology: Bioactive Compounds and Biotechnological Applications*, first ed. Wiley-VCH, Weinheim. 2013. P. 453–490.
- Sarkar S., Pramanik A., Mitra A., Mukherjee J. Bioprocessing data for the production of marine enzymes // *Mar. Drugs*. 2010. Vol. 8. P. 1323–1372. DOI: 10.3390/md8041323.
- Senthil Kumar P., Prasannamedha G. Biological and chemical impacts on marine biology. In: *Modern Treatment Strategies for Marine Pollution*. 2021. P. 11–27. DOI: 10.1016/B978-0-12-822279-9.00006-3.
- Shimazu M., Mulchandani A., Chen W. Simultaneous degradation of organophosphorus pesticides and p-nitrophenol by a genetically engineered *Moraxella* sp. with surface-expressed organophosphorus hydrolase // *Biotechnol. Bioeng.* 2001. Vol. 76. P. 318–324. DOI: 10.1002/bit.10095.
- Singh H. *Mycoremediation: fungal bioremediation*. John Wiley and Sons, Inc., New Jersey. 2006.
- Singh S., Rawat M., Malyan S. K., Singh R., Kumar Tyagi V., Singh K., Kashyap S., Kumar S., Sharma M., Panday B.K., Pandey R.P. Global distribution of pesticides in freshwater resources and their remediation approaches // *Environmental Research*. 2023. DOI: 10.1016/j.envres.2023.115605.
- Sogorb M.A., Vilanova E. Enzymes involved in the detoxification of organophosphorus, carbamate and pyrethroid insecticides through hydrolysis // *Toxicol. Lett.* 2002. Vol. 128. P. 215–228. DOI: 10.1016/s0378-4274(01)00543-4.
- Solé M., Müller I., Pecyna M. J., Fetzer I., Harms H., Schlosser D. Differential regulation by organic compounds and heavy metals of multiple laccase genes in the aquatic hyphomycete *Clavariopsis aquatica* // *Applied and Environmental Microbiology*. 2012. Vol. 78. № 13. P. 4732–4739. DOI: 10.1128/aem.00635-1.
- Tan T.K., Lim G. Effects of water pollution on fungi of submerged organic debris // *Mycopathol.* 1983. Vol. 82. № 2. P. 121–124.
- Tan T.K., Yeoh H.H., Tan M.L., Koh S.K. Cellulase production by filamentous fungi // 5th Int. Symp. Microb. Ecol. (ISME 5), Kyoto, Aug. 27 – Sept. 1, 1989: Abstr. S. I., 1990. P. 132.
- Trincone A. Potential biocatalysts originating from sea environments // *J. Mol. Catal. B.* 2010. Vol. 66. P. 241–256. DOI: 10.1016/j.molcatb.2010.06.004.
- Vasconcelos M.R.S., Vieira G.A.L., Otero I.V.R., Bonugli-Santos R.C., Rodrigues M.V.N., Rehder V.L.G., Ferro M., Boaventura S., Bacci Jr. M., Sette L.D. Pyrene degradation by marine-derived ascomycete: process optimization, toxicity, and metabolic analyses // *Environmental Science and Pollution Research*. 2019. Vol. 26. № 12. P. 12412–12424. DOI: 10.1007/s11356-019-04518-2.
- Wang M.X., Zhang Q.L., Yao S.J. A novel biosorbent formed of marine-derived *Penicillium janthinellum* mycelial pellets for removing dyes from dye-containing wastewater // *Chem. Eng. J.* 2015. Vol. 259. P. 837–844. DOI: 10.1016/j.cej.2014.08.003.
- Wesenberg D., Kyriakides I., Agathos S.N. White-rot fungi and their enzymes for the treatment of industrial dye effluents // *Biotechnol. Adv.* 2003. Vol. 22. P. 161–187. DOI: 10.1016/j.biotechadv.2003.08.011.
- Yang P., Shi W., Wang H., Liu H. Screening of freshwater fungi for decolorizing multiple synthetic dyes // *Brazilian Journal of Microbiology*. 2016. Vol. 47, № 4. P. 828–834. DOI: 10.1016/j.bjm.2016.06.010.
- Zare-Maivan H., Shearer C.A. Extracellular enzyme production and cell wall degradation by freshwater lignicolous fungi // *Mycologia*. 1988. Vol. 80, № 3. P. 365–375.
- Zeghal E., Vaksmaa A., Vielfaure H. et al. The potential role of marine fungi in plastic degradation – a review // *Front. Mar. Sci.* 2021. Vol. 8. № 738877. DOI: 10.3389/fmars.2021.738877.
- Zulkifli S.N., Rahim H.A., Lau W-J. Detection of contaminants in water supply: A review on state-of-the-art monitoring technologies and their applications // *Sensors and Actuators B: Chemical*. 2018. Vol. 255. Part 3. P. 2657–2689. DOI: 10.1016/j.snb.2017.09.078.

## REFERENCES

- Abbas S.H., Ismail I.M., Mostafa T.M., Sulaymon A.H. Biosorption of heavy metals: a review. *Journal of Chemical Science and Technology*, 2014, vol. 3, no. 4, pp. 74–102.
- AbuQamar S.F., Abd El-Fattah H.I., Nader M.M., Zaghloul R.A., Abd El-Mageed T. A., Selim S., Omar B. A., Mosa W.F., Saad A. M., El-Tarabily K.A., El-Saadony M. T. Exploiting fungi in bioremediation for cleaning-up emerging pollutants in aquatic ecosystems. *Marine Environmental Research*, 2023, vol. 190, no. 106068. doi: 10.1016/j.marenvres.2023.106068.

- Ahumada-Rudolph R., Novoa V., Becerra J., Cespedes C., Cabrera-Pardo J.R. Mycoremediation of oxytetracycline by marine fungi mycelium isolated from salmon farming areas in the south of Chile. *Food and Chemical Toxicology*, 2021, vol. 152, no. 112198. doi: 10.1016/j.fct.2021.112198.
- Akhtara N., Mannana M.A. Mycoremediation: Expunging environmental pollutants. *Biotechnology Reports*, 2020, no. 00452. doi: 10.1016/j.btre.2020.e00452.
- Alluri H.K., Srinivasa R.S.R., Settalluri V.S., Singh J., Suryanarayana V., Venkateshwar P. Biosorption: An eco-friendly alternative for heavy metal removal. *Afr. J. Biotechnol.*, 2007, vol. 6, no. 25, pp. 2924–2931. doi: 10.5897/AJB2007.000-2461.
- Alvarenga N., Birolli W. G., Selegim M.H.R., Porto André L.M. Biodegradation of methyl parathion by whole cells of marine-derived fungi *Aspergillus sydowii* and *Penicillium decaturense*. *Chemosphere*, 2014, vol. 117, pp. 47–52. doi: 10.1016/j.chemosphere.2014.05.069.
- Aragão M.S., Menezes D.B., Ramos L.C., Oliveira H.S., Bharagava R.N., Romanholo L.F. Ferreira, Teixeira J.A., Ruzeze D.S., Silva D.P. Mycoremediation of vinasse by surface response methodology and preliminary studies in air-lift bioreactors. *Chemosphere*, 2020, vol. 244, no. 125432. doi: 10.1016/j.chemosphere.2019.125432.
- Aronbaev S.D. Biosorption concentration of heavy metals and radionuclides by microorganisms and sorbents on their basis: review. *Molodoy uchenyy*, 2015, no. 24, pp. 31–50. [Internet resource] <https://moluch.ru/archive/104/24228/> (Accessed: 30.05.2018) (In Russian)
- Arwidsson Z., Johansson E., von Kronhelm T., Allard B., van Hees P. Remediation of metal contaminated soil by organic metabolites from fungi. I. Production of organic acids. *Water, Air, and Soil Pollut.*, 2010, vol. 205, no. 1–4, pp. 58–67. doi: 10.1007/s11270-009-0067-z.
- Awofolu O.R., Okonkwo J.O., Merwe R.R.D., Badenhorst J., Jordaan E. A new approach to chemical modification of *Aspergillus niger* and sorption of lead ion by fungal species. *Electronic J. Biotechnol.*, 2006, vol. 9, no. 4, pp. 340–348. doi: 10.2225/vol9-issue4-fulltext-1.
- Bankole P.O., Omoni V. T., Mulla S.I., Adebajo S.O., Adekunle A.A. Co-biomass degradation of fluoranthene by marine-derived fungi; *Aspergillus aculeatus* and *Mucor irregularis*: Comprehensive process optimization, enzyme induction and metabolic analyses. *Arabian Journal of Chemistry*, 2022, vol. 15, no. 104036. doi: 10.1016/j.arabjc.2022.104036.
- Bao S., Mu J., Yin P., Chen H., Zhou S. Exploration of anti-chromium mechanism of marine *Penicillium janthinellum* P1 through combinatorial transcriptomic analysis and WGCNA. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2022, vol. 233, no. 113326. doi: 10.1016/j.ecoenv.2022.113326.
- Barh A., Kumari B., Sharma S., Annepu S.K., Kumar A., Kamal S., Sharma V.P. Mushroom mycoremediation: kinetics and mechanism. *Smart Bioremediation Technologies*, 2019, pp. 1–22. doi: 10.1016/b978-0-12-818307-6.00001-9.
- Boonyeun N., Sivichai S., Hywel-Jones N.L. The diversity of Ingoldian fungi in Thailand. *The 7th International Mycological Congress. Oslo, 11–17 August 2002*. Abstracts. P. 146.
- Caesar-Tonhat T.C., Kloeke F.V., Geesey G.G., Henson J.M. Melanin production by a filamentous soil fungus in response to copper and localization of copper sulfide by sulfide-silver staining. *Appl. Environ. Microbiol.*, 1995, vol. 61, pp. 1968–1975.
- Cajthaml T. Biodegradation of endocrine-disrupting compounds by ligninolytic fungi: mechanisms involved in the degradation. *Environ Microbiol.*, 2014. doi: 10.1111/1462-2920.12460.
- Carstens L., Cowan A.R., Seiwert B., Schlosser D. Biotransformation of phthalate plasticizers and Bisphenol A by marine-derived, freshwater, and terrestrial fungi. *Front. Microbiol.*, 2020, vol. 11, no. 317. doi: 10.3389/fmicb.2020.00317.
- Chen H., Guan Y., Yao S. A novel two-species whole-cell immobilization system composed of marine-derived fungi and its application in wastewater treatment. *J. Chem. Technol. Biotechnol.*, 2013, vol. 89, no. 11, pp. 1733–1740. doi: 10.1002/jctb.4253.
- Chen H., Lu Y., Yin P., Li X., Shan Y. Exploring the mechanisms of biosorption of Cr (VI) by marine-derived *Penicillium janthinellum* P1. *Int. J. Agric. Biol.*, 2019, vol. 22, no. 5, pp. 913–920.
- Chernogaeva G.M., Zhdanovskaya E.A. Pollution of surface fresh waters in urbanized territories of the constituent entities of the Russian Federation. *Questions of geography*, 2018, no. 145, pp. 414–423. (In Russian)
- D'Souza D.T., Tiwari R., Sah A.K., Raghukumar C. Enhanced production of laccase by a marine fungus during treatment of colored effluents and synthetic dyes. *Enzyme Microb. Tech.*, 2006, vol. 38, pp. 504–511. doi: 10.1016/j.enzmictec.2005.07.005.
- Dash H.R., Mangwani N., Chakraborty J., Kumari S., Das S. Marine bacteria: potential candidates for enhanced bioremediation. *Appl. Microbiol. Biotechnol.*, 2013, vol. 97, no. 2, pp. 561–571. doi: 10.1007/s00253-012-4584-0.
- Djelal H., Amrane A. Biodegradation by bioaugmentation of dairy wastewater by fungal consortium on a bioreactor lab-scale and on a pilot-scale. *J. Environ. Sci. (China)*, 2013, vol. 25, no. 9, pp. 1906–1912. doi: 10.1016/s1001-0742(12)60239-3.
- Domracheva L.I., Ashikhmina T.Ya., Elkina T.S., Gaifutdinova A.R. Microbial degradation of industrial waste (review). *Theoretical and Applied Ecology*, 2014, no. 2, pp. 6–16. doi: 10.25750/1995-4301-2014-2-006-016.
- Dudka I.A. Aquatic imperfect fungi of the USSR. Kyiv, Nauk. Dumka, 1985. 188 p. (In Russian)
- Esterhuizen-Londt M., Schwartz K., Pflugmacher S. Using aquatic fungi for pharmaceutical bioremediation: Uptake of acetaminophen by *Mucor hiemalis* does not result in an enzymatic oxidative stress response. *Fungal biology*, 2016, vol. 120, no. 10, pp. 1249–1257. doi: 10.1016/j.funbio.2016.07.009.
- Frid C., Caswell B.A. Marine Pollution. Caswell Oxford, Oxford University Press, 2017, 268 p.

- Gadd G.M. Biosorption: critical review of scientific rationale, environmental importance and significance for pollution treatment. *J. Chem. Technol. Biotechnol.*, 2009, vol. 84, pp. 13–28. doi: 10.1002/jctb.1999.
- Gadd G.M., De Rome L. Biosorption of copper by fungal melanins. *Appl. Microbiol. Biotechnol.*, 1988, vol. 29, pp. 610–617. doi: 10.1007/2FBF00260993.
- Gadd G.M., Griffiths A.J. Microorganisms and heavy metal toxicity. *Microbial Ecology*, 1978, vol. 4, pp. 303–317. doi: 10.1007/BF02013274
- Garcha S., Brar S.K., Sharma K. Performance of a laboratory prepared microbial consortium for degradation of dairy waste water in a batch system. *Journal of Scientific & Industrial Research*, 2014, vol. 73, no. 5, pp. 346–350.
- Giubilei M.A., Leonardi V., Federici E., Covino S., Šašek V., Novotny C., Federici F., D’Annibale A., Petruccioli M. Effect of mobilizing agents on mycoremediation and impact on the indigenous microbiota. *Journal of Chemical Technology and Biotechnology*, 2009, vol. 84, no. 6, pp. 836–844. doi: 10.1002/jctb.2126.
- Gromov B.V., Mamkaeva M.A., Mamkaeva K.A. Chytrid fungi are parasites of the yellow-green algae *Tribonema gayanum*. Modern mycology in Russia. Abstract reports of 1st Congress of Mycologists of Russia. M., Publishing house “National Academy of Mycology”, 2002, pp. 181–182. (In Russian)
- Gupta R., Mohapatra H. Microbial biomass: an economical alternative for removal of heavy metals from waste water. *Indian J. Exp. Biol.*, 2003, vol. 41, no. 9, pp. 945–966.
- Heeger F., Bourne E.C., Wurzbacher C., Funke E., Lipzen A., He G., Ng V., Grigoriev I.V., Schlosser D., Monaghan M.T. Evidence for lignocellulose-decomposing enzymes in the genome and transcriptome of the aquatic hyphomycete *Clavariopsis aquatic*. *J. Fungi*, 2021, vol. 7, no. 854. doi: 10.3390/jof7100854.
- Hofmann U., Schlosser D. Biochemical and physicochemical processes contributing to the removal of endocrine-disrupting chemicals and pharmaceuticals by the aquatic ascomycete *Phoma* sp. UHH 5-1-03. *Appl. Microbiol. Biotechnol.*, 2016, vol. 100, pp. 2381–2399. doi: 10.1007/s00253-015-7113-0.
- Ingold C.T. Aquatic Hyphomycetes from Canada. *Can. J. Bot.*, 1960, vol. 38, no. 5, pp. 803–809.
- Ingold C.T. Aquatic Hyphomycetes from Switzerland. *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, 1949, vol. 32, pt. 3 (4), pp. 341–345.
- Ingold C.T. Aquatic Hyphomycetes of decaying alder leaves. *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, 1942, vol. 25, pt. 3 (4), pp. 104–115.
- Ingold C.T. Aquatic Hyphomycetes spores from West Scotland. *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, 1973, vol. 61, pt. 2, pp. 251–255.
- Ingold C.T. Conidia in the foam of two English streams. *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, 1975, vol. 65, pt. 3, pp. 522–527.
- Jones K.R., Klein C.J., Halpern B.S., Venter O., Grantham H., Kuempel C.D., Shumway N., Friedlander A.M., Possingham H.P., Watson J.E.M. The Location and protection status of earth’s diminishing marine wilderness. *Current Biology*, 2018, vol. 28, pp. 2506–2512. doi: 10.1016/j.cub.2018.06.010.
- Junghanns C., Krauss G., Schlosser D. Potential of aquatic fungi derived from diverse freshwater environments to decolourise synthetic azo and anthraquinone dyes. *Bioresource Technol.*, 2008a, vol. 99, pp. 1225–1235. doi: 10.1016/j.biortech.2007.02.015.
- Junghanns C., Parra R., Keshavarz T., Schlosser D. Towards higher laccase activities produced by aquatic ascomycetous fungi through combination of elicitors and an alternative substrate. *Eng. Life Sci.*, 2008b, vol. 8, no. 3, pp. 277–285. doi: 10.1002/elsc.200800042.
- Klonowska A., Le Petit J., Tron T. Enhancement of minor laccases production in the basidiomycete *Marasmius quercophilus* C30. *FEMS Microbiol. Lett.*, 2001, vol. 200, pp. 25–30. doi: 10.1111/j.1574-6968.2001.tb10687.x.
- Krishna K.R., Philip L. Biodegradation of lindane, methyl parathion and carbofuran by various enriched bacterial isolates. *J. Environ. Sci. Health B.*, 2008, vol. 43, pp. 157–171. doi: 10.1080/03601230701795155.
- Kuenh K.A., Koehn R.D. A mycofloral survey of an artesian community within the Edwards Aquifer of central Texas. *Mycologia*, 1988, vol. 80, no. 5, pp. 646–652.
- Kumari S., Regar R.K., Manickam N. Improved polycyclic aromatic hydrocarbon degradation in a crude oil by individual and a consortium of bacteria. *Bioresour. Technol.*, 2018, vol. 254, pp. 174–179. doi: 10.1016/j.biortech.2018.01.075.
- Laad M., Ghule B. Removal of toxic contaminants from drinking water using biosensors: A systematic review. *Groundwater for Sustainable Development*, 2023, vol. 20, no. 10088. doi: 10.1016/j.gsd.2022.100888.
- Li J.L., Chen B.H. Effect of non-ionic surfactants on biodegradation of phenanthrene by a marine-bacteria of *Neptunomonas naphthovorans*. *J. Hazard. Mat.*, 2009, vol. 162, pp. 66–73. doi: 10.1016/j.jhazmat.2008.05.019.
- Logina N.V. Urbanization. *Globalistics: Encyclopedia*. M., Raduga, 2003, pp. 1046–1048 (in Russian)
- Luning Prak D.J., Pritchard P.H. Solubilization of polycyclic aromatic hydrocarbon mixtures in micellar non-ionic surfactant solution. *Water Res.*, 2002, vol. 36, pp. 3463–3472. doi: 10.1016/s0043-1354(02)00070-2.
- Martin C., Moeder M., Daniel X., Krauss G., & Schlosser D. Biotransformation of the polycyclic musks HHCB and AHTN and metabolite formation by fungi occurring in freshwater environments. *Environmental Science & Technology*, 2007, vol. 41, no. 15, pp. 5395–5402. doi: 10.1021/es0711462.
- Nunes B., Antunes S.C., Santos J., Martins L., Castro B.B. Toxic potential of paracetamol to freshwater organisms: a headache to environmental regulators? *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2014, vol. 107, pp. 178–185. doi: 10.1016/j.ecoenv.2014.05.027.
- Nyanhongo G.S., G’ubitz G., Sukyai P., Leinter C., Haltrich D., Ludwig R. Oxidoreductases from *Trametes* spp. in biotechnology: A wealth of catalytic activity. *Food Technology and Biotechnology*, 2007, vol. 45, no. 3, pp. 250–268.
- Okere U., Semple K. Biodegradation of PAHs in ‘pristine’ soils from different climatic regions. *J. Bioremed. Biodegrad. S.*, 2012, vol. 1, no. 2. doi: 10.4172/2155-6199.S1-006.

- Ortega S.N., Nitschke M., Mouad A.M., Landgraf M.D., Rezende M.O.O., Seleglim M.H.R., Sette L.D., Porto A.L.M. Isolation of Brazilian marine fungi capable of growing on DDD pesticide. *Biodegradation*, 2011, vol. 22, pp. 43–50. doi: 10.1007/s10532-010-9374-8.
- Pophali G.R., Kaul S.N., Mathur S. Influence of hydraulic shock loads and TDS on the performance of large-scale CETPs treating textile effluents in India. *Water Res.*, 2003, vol. 37, pp. 353–361. doi: 10.1016/s0043-1354(02)00268-3.
- Pozdnyakova I.N., Nikitinina V.E., Turkovskaya O.V. Bioremediation of oil-contaminated soil with the complex of fungus *Pleurotus ostreatus* – soil microflora. *Prikladnaya biokhimiya i mikrobiologiya*, 2008, vol. 44, no. 1, pp. 69–75 (in Russian).
- Rathore D., Dubey R., Dwivedi A. Advances in mycoremediation of emerging potential toxic effluents. In: *Fungi Bio-Prospects in Sustainable Agriculture, Environment and Nano-Technology*, 2021, pp. 301–329. doi: 10.1016/b978-0-12-821925-6.00014-9.
- Raven P., Evert Z., Eichhorn S. Modern botany. T. 1. M., Mir, 1990. 185 p. (In Russian)
- Review of the state and pollution of the environment in the Russian Federation. Annual publication. 1994–2017. (In Russian)
- Reváy A., Gönczöl J. Longitudinal distribution and colonization patterns of wood inhabiting fungi in a mountain stream in Hungary. *Nova Hedvigia*, 1990, vol. 51, no. 3–4, pp. 505–520.
- Rocha L.C., Ferreira H.V., Pimenta E.F., Berlinck R.G.S., Seleglim M.H.R., Javaroti D.C.D., Sette L.D., Bonugli R.C., Porto A.L.M. Bioreduction of  $\alpha$ -chloroacetophenone by whole cells of marine fungi. *Biotechnol Lett.*, 2009, vol. 31, no. 10, pp. 1559–1563. doi: 10.1007/s10529-009-0037-y.
- Rocha L.C., Ferreira H.V., Pimenta E.F., Souza Berlinck R.G., Oliveira Rezende M.O., Landgraf M.D., Regali Seleglim M.H., Durães Sette L., Meleiro Porto A.L. Biotransformation of  $\alpha$ -bromoacetophenones by the marine fungus *Aspergillus sydowii*. *Mar. Biotechnol.*, 2010, vol. 12, pp. 552–557. doi: 10.1007/s10126-009-9241-y
- Rocha L.C., Oliveira J.R., Vacondio B., Rodrigues G.N., Seleglim M.H., Porto A.L.M. Bioactive marine microorganisms for biocatalytic reactions in organic compounds. In: *Marine Microbiology: Bioactive Compounds and Biotechnological Applications*, first ed. Wiley-VCH, Weinheim, 2013, pp. 453–490.
- Sarkar S., Pramanik A., Mitra A., Mukherjee J. Bioprocessing data for the production of marine enzymes. *Mar. Drugs*, 2010, vol. 8, pp. 1323–1372. doi: 10.3390/md8041323.
- Senthil Kumar P., Prasannamedha G. Biological and chemical impacts on marine biology. In: *Modern Treatment Strategies for Marine Pollution*, 2021, pp. 11–27. doi: 10.1016/B978-0-12-822279-9.00006-3.
- Shimazu M., Mulchandani A., Chen W. Simultaneous degradation of organophosphorus pesticides and p-nitrophenol by a genetically engineered *Moraxella* sp. with surface-expressed organophosphorus hydrolase. *Biotechnol. Bioeng.*, 2001, vol. 76, pp. 318–324. doi: 10.1002/bit.10095.
- Singh H. Mycoremediation: fungal bioremediation. John Wiley and Sons, Inc., New Jersey. 2006.
- Singh S., Rawat M., Malyan S. K., Singh R., Kumar Tyagi V., Singh K., Kashyap S., Kumar S., Sharma M., Panday B.K., Pandey R.P. Global distribution of pesticides in freshwater resources and their remediation approaches. *Environmental Research*, 2023. doi: 10.1016/j.envres.2023.115605.
- Skugoreva S.G., Gornostaeva E.A., Burkov A.A., Kutayavina T.I., Yuzhanin K.I., Domracheva L.I., Ashikhmina T.Ya. Possibility of disposal of plastic waste using micromycetes *Fusarium solani* and *Trichoderma lignorum*. *Theoretical and Applied Ecology*, 2021, no. 4, pp. 193–202. doi: 10.25750/1995-4301-2021-4-193-202.
- Skugoreva S.G., Kantor G.Ya., Domracheva L.I. Biosorption of heavy metals by micromycetes: specificity of the process, mechanisms, kinetics. *Theoretical and Applied Ecology*, 2019, no. 2, pp. 14–31. doi: 10.25750/1995-4301-2019-2-014-031.
- Sogorb M.A., Vilanova E. Enzymes involved in the detoxification of organophosphorus, carbamate and pyrethroid insecticides through hydrolysis. *Toxicol. Lett.*, 2002, vol. 128, pp. 215–228. DOI: 10.1016/s0378-4274(01)00543-4
- Solé M., Müller I., Pecyna M. J., Fetzter I., Harms H., Schlosser D. Differential regulation by organic compounds and heavy metals of multiple laccase genes in the aquatic hyphomycete *Clavariopsis aquatica*. *Applied and Environmental Microbiology*, 2012, vol. 78, no. 13, pp. 4732–4739. doi: 10.1128/aem.00635-1.
- Solntseva I.O., Vinogradova G.I. Seasonal studies of the yeast flora of water and fish in the Rybinsk Reservoir. *Biology of inland waters: Inform. Bull.*, 1990, no. 85, pp. 17–22. (In Russian)
- Tan T.K., Lim G. Effects of water pollution on fungi of submerged organic debris. *Mycopathol.*, 1983, vol. 82, no. 2, pp. 121–124.
- Tan T.K., Yeoh H.H., Tan M.L., Koh S.K. Cellulase production by filamentous fungi. 5th Int. Symp. Microb. Ecol. (ISME 5), Kyoto, Aug. 27 – Sept. 1, 1989: Abstr. S. I., 1990. 132 p.
- Terekhova V.A. Micromycetes in the ecological assessment of aquatic and terrestrial ecosystems. M.: Nauka, 2007. 215 p. (in Russian)
- Trincone A. Potential biocatalysts originating from sea environments. *J. Mol. Catal. B.*, 2010, vol. 66, pp. 241–256. doi: 10.1016/j.molcatb.2010.06.004.
- Vasconcelos M.R.S., Vieira G.A.L., Otero I.V.R., Bonugli-Santos R.C., Rodrigues M.V.N., Rehder V.L.G., Ferro M., Boaventura S., Bacci Jr. M., Sette L.D. Pyrene degradation by marine-derived ascomycete: process optimization, toxicity, and metabolic analyses. *Environmental Science and Pollution Research*, 2019, vol. 26, no. 12, pp. 12412–12424. doi: 10.1007/s11356-019-04518-2.

- Vasnev V.A. Biodegradable polymers. *Vysokomolekulyarnye soedineniya. Seriya B*, 1997, vol. 39, no. 12, pp. 2073–2086 (in Russian)
- Wang M.X., Zhang Q.L., Yao S.J. A novel biosorbent formed of marine-derived *Penicillium janthinellum* mycelial pellets for removing dyes from dye-containing wastewater. *Chem. Eng. J.* 2015, vol. 259, pp. 837–844. doi: 10.1016/j.cej.2014.08.003.
- Wesenberg D., Kyriakides I., Agathos S.N. White-rot fungi and their enzymes for the treatment of industrial dye effluents. *Biotechnol. Adv.*, 2003, vol. 22, pp. 161–187. doi: 10.1016/j.biotechadv.2003.08.011.
- Yang P., Shi W., Wang H., Liu H. Screening of freshwater fungi for decolorizing multiple synthetic dyes. *Brazilian Journal of Microbiology*, 2016, vol. 47, no. 4, pp. 828–834. doi: 10.1016/j.bjm.2016.06.010.
- Zare-Maivan H., Shearer C.A. Extracellular enzyme production and cell wall degradation by freshwater lignicolous fungi. *Mycologia*, 1988, vol. 80, no. 3, pp. 365–375.
- Zeghal E., Vaksmaa A., Vielfaure H. et al. The potential role of marine fungi in plastic degradation – a review. *Front. Mar. Sci.*, 2021, vol. 8, no. 738877. doi: 10.3389/fmars.2021.738877.
- Zulkifli S.N., Rahim H.A., Lau W-J. Detection of contaminants in water supply: A review on state-of-the-art monitoring technologies and their applications. *Sensors and Actuators B: Chemical.*, 2018, vol. 255, Part 3, pp. 2657–2689. doi: 10.1016/j.snb.2017.09.078.

## REMEDIATION POTENTIAL OF AQUATIC FUNGI

E. V. Fedoseeva<sup>1</sup>, V. A. Terekhova<sup>2,\*</sup>

<sup>1</sup> Institute for Problems of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences,  
119071 Moscow, Leninsky pr-t, 33, e-mail: elenafedoseeva@gmail.com

<sup>2</sup> Lomonosov Moscow State University,  
119991 Moscow, Leninskiye Gory, 1, e-mail: \*vterekhova@gmail.com

Revised 20.09.2023

The review is devoted to the analysis of information on aquatic fungi as potential agents of bioremediation of aquatic environments under chemical pollution. Approaches to the classification of groups of aquatic mycobiota based on the duration of existence in aquatic environments and morphophysiological features of species are considered. The known mechanisms of interaction between fungi and pollutants, which result in biodegradation or biosorption of pollutants, and ultimately a decrease in the concentration of chemicals available to other inhabitants of aquatic environments, are outlined. Specific examples illustrating the role of fungal enzymes in these processes are considered. Data are given on the use of fungal strains isolated from marine and fresh waters for the purpose of mycoremediation, and the effectiveness of fungi of different origin in bioremediation is characterized. It is concluded that a more promising direction of microremediation seems to be the orientation towards the choice of bio-destructor fungi species that have specific enzymes that can lead to the degradation of pollutants.

**Keywords:** hydromycobiota, mycoremediation, biodegradation, biosorption, marine fungi, freshwater fungi, pollution, water purification efficiency

## МИКОБИОТА В ДОННЫХ ГРУНТАХ ГОРЯЧИНСКОГО ТЕРМАЛЬНОГО ИСТОЧНИКА

А. В. Кураков \*, А. А. Царелунга

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический факультет,  
119234, Россия, Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12, e-mail: \*kurakov57@mail.ru

Поступила в редакцию 6.09.2023

Культуральным подходом и методом высокопроизводительного секвенирования определены численность колониеобразующих единиц (КОЕ), состав и таксономическая структура грибной биоты в донных грунтах Горячинского геотермального источника (Бурятия, Российская Федерация). Численность грибов в грунтах (0–3 см) в месте выхода источника и водотоке на небольшом расстоянии (3–100 м) варьировала в диапазоне от нескольких единиц до сотни КОЕ в 1 г. Посевами на питательные среды выделено 70 изолятов грибов, 34 морфотипов, из которых 15 идентифицировано до вида и 2 – до рода. Это были термофильные и термотолерантные виды *Aspergillus fumigatus*, *A. niger*, *A. nishimurae*, *A. terreus*, *Melanocarpus albomyces*, *Mycothermus thermophilus*, *Naganishia brisbanensis*, *Penicillium* sp., *Pseudothielavia terricola*, *Rhodotorula* sp., *Scedosporium apiospermum*, *Talaromyces flavus*, *Thermomyces dupontii*, *Thermothielavioides terrestris* и *Vishniacozyma carnescens*. Методом высокопроизводительного секвенирования ITS2 участка рДНК в грунтах источника выявлено на порядок большее разнообразие грибов (149 видов 132 родов), а всего обоими подходами обнаружено 160 видов. Число идентифицированных операционно-таксономических единиц (ОТЕ) до вида составило 64.4%. Помимо аскомицетов и базидиомицетов, которые выявляли в посевах на питательные среды, ДНК-баркодингом показано наличие в грунтах представителей отделов Mucoromycota, Mortierellomycota, Zoopagomycota, Chytridiomycota, Rozellomycota. Причем среди установленных высокопроизводительным секвенированием грибов были не только термотолеранты, но и виды с различной устойчивостью к высоким температурам и трофической ориентацией. Применение обоих подходов дало более детальную информацию о разнообразии грибных организмов в горячем источнике. Однако для выявления видов – обитателей таких экотопов, необходим тщательный анализ их физиолого-биохимических свойств (который для многих таксонов отсутствует в должном объеме) и использование иных подходов.

**Ключевые слова:** грибы, термальные источники, донные грунты.

DOI: 10.47021/0320-3557-2023-72-91

### ВВЕДЕНИЕ

Геотермальные источники представляют собой уникальные местообитания на суше и в глубинах морей и океанов в разных регионах Земли. Их изучение позволяет лучше представить ранний период биосферы Земли, понять механизмы адаптации биоты к экстремальным значениям физико-химических параметров среды, обнаружить стабильно работающие ферменты в этих условиях и другие соединения, перспективные для биотехнологий. Исследования в этом направлении были сконцентрированы в первую очередь на прокариотах. Разнообразие бактерий и архей в таких экотопах активно изучается с 1960-х годов классическими методами, а в последние десятилетия с применением современных молекулярно-генетических подходов [Кочеткова и др., 2022 (Kochetkova et al., 2022)]. Несравнимо меньше работ посвящено исследованию эукариот в горячих источниках, в частности грибов, хотя среди них существуют виды термофильные, термотолерантные, способные расти при низких и высоких значениях pH, экстремальных значениях других факторов среды [Maheshwari et al., 2000; Grigoriev et al., 2011].

К настоящему времени имеются сведения о выделении грибов из горячих источников Йеллоустонского Национального парка (США) [Redman et al., 1999], на севере Тайваня [Chen et al., 2000; Chen et al., 2003], Гималаях (Индия) [Sharma et al., 2013], Западной Анатолии в Турции [Özdemir, Uzel, 2020], в регионах Мехелата и Мезадаран Ирана [Ghajari et al., 2017; Ghajari et al., 2018]. На основе этих и ряда других работ получено представление о составе мицелиальных и дрожжевых грибных организмов в воде и донных грунтах этих экотопов. Разнообразие грибов в них небольшое и чаще всего представлено только термофильными и термотолерантными видами – *Aspergillus fumigatus*, *A. flavus*, *A. niger*, *A. terreus*, *Myceliophthora thermophila*, *Thermomyces lanuginosus*, родов *Penicillium*, *Scytalidium*, *Talaromyces*, *Cladosporium*, порядка Mucorales и некоторых дрожжей. Состав и видовая структура грибной биоты в горячих источниках в разной степени различалась, но методом посева постоянно выявляли термотолеранты и термофилы из отделов Ascomycota, Basidiomycota, и реже – Mucoromycota при постоянном преобладании аскомицетов.



При использовании современных приемов секвенирования тотальной ДНК в образцах воды и донных грунтов горячих источников обнаружены, кроме аскомицетов, базидиомицетов и мукоромицетов, операционно-таксономические единицы (ОТЕ), принадлежащие и к другим отделам грибов [Kambura et al., 2016; Velez et al., 2022]. Так, в донных отложениях и воде горячих источников содового озера Магади (Кения) из 151 ОТЕ, идентифицированных до вида, большинство (80%) отнесены к отделу Ascomycota, 11.5% к Basidiomycota, остальные относились к отделам Glomeromycota, Chytridiomycota и ранним эволюционным линиям грибов [Kambura et al., 2016].

В последнее десятилетие в экологии стали использовать технологии секвенирования нового поколения (next-generation sequencing или NGS), которые позволяют с беспрецедентной глубиной выявлять видовое разнообразие микробных сообществ в наземных и водных средах [Singh et al., 2011; Lee, Tang, 2012]. Работы по характеристике состава грибов в горячих источниках, в которых одновременно

применяли методы посева на питательные среды и технологии NGS при анализе выделенных из природы образцов, единичны. В них изучали микобиоту гидротермальных источников на больших глубинах в океанах [Xu et al., 2018; Velez et al., 2022].

Многолетние успешные работы ведутся по исследованию бактерий и архей в горячих источниках, расположенных на территории Российской Федерации [Бонч-Осмоловская, Мирошниченко, 1995 (Bonch-Osmolovskaya, Miroshnichenko, 1995); Бонч-Осмоловская и др., 1999 (Bonch-Osmolovskaya et al., 1999); Намсараев и др., 2011 (Namsarayev et al., 2011); Кочеткова и др., 2022 (Kochetkova et al., 2022) и др.]. Вместе с тем их микобиота остается неизученной.

Цель работы – определение таксономической структуры и видового состава грибной биоты в донных грунтах Горячинского термального источника с применением культуральных приемов и высокопроизводительного секвенирования ДНК, выделенного из природных образцов.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

**Объекты исследования.** Термальный источник расположен на восточном побережье оз. Байкал в с. Горячинске (Прибайкальский район, Бурятия, РФ), в 1 км от озера, на высоте 32 м над уровнем оз. Байкал, в долине между хребтами Литковским на севере и Туркинским на юге. Горячинский источник имеет площадь 0.01 км<sup>2</sup>. Над источником оборудован забор вод в трубы для водолечебницы и беседка. Излишки воды из источника формируют ручей длиной около 100 м, который впадает в пруд, образовавшийся благодаря дамбе. Избыток воды из него затем попадает в оз. Байкал<sup>1</sup>.

Вода источника пресная, на выходе имеет температуру 54.5°C, характеризуется щелочным (pH 8–9), сульфатно-натриевым составом с минерализацией 0.5–0.65 г/л и содержанием кремнекислоты 77–89 мг/л. На базе кремнистых термальных вод Горячинского источника функционирует один из старейших курортов Восточной Сибири – Горячинск. Вот уже более 200 лет его минеральные воды эффективно используются при разнообразных заболеваниях<sup>1</sup>.

Село Горячинск окружено разнотравным светлохвойным лесом, который представлен почти исключительно сосной обыкновенной, а небольшую долю занимает сосна сибирская. В кустарниковом ярусе преобладают рододендрум даурский, таволга средняя, шиповник игли-

стый и можжевельник обыкновенный, среди трав наибольшим коэффициентом обилия обладают майник двулистный, смилацина трехлистная, режуха бор развесистый, подмаренник северный, седмичник европейский. Общее проективное покрытие травянистых растений составляет 50% [Дашиева, 2014 (Dashieva, 2014)]. Дома сельчан имеют приусадебные участки с садово-огородными и декоративными растениями. В районе побережья, у впадения ручья в оз. Байкал, имеются участки разнотравно-злаковых лугов на аллювиально-гумусовых почвах [Напрасникова, Белозерцева, 2020 (Naprasninkova, Belozertseva, 2020)].

Образцы донных грунтов (слой от 0 до 3–5 см) из источника отбирали в стерильные флаконы (50 мл) три раза из четырех точек: в месте выхода источника ( $\Gamma_{0м}$ ), из ручья в 3 м от источника ( $\Gamma_{3м}$ ), 20 м от источника ( $\Gamma_{20м}$ ), а также из теплого пруда ( $\Gamma_{го}$ ). Отбор образцов был проведен в августе 2020 г. в ходе экспедиций Лимнологического института СО РАН. Анализ проводили из свежих образцов и после хранения в течение нескольких недель при +5°C. Пробы отбирали в нескольких точках – в месте выхода подземных вод источника, в горячем ручье в 3–20 м от выхода вод на поверхность и из пруда в нескольких метрах от впадения в него ручья (100–120 м от источника). Вода из источника вытекает под давлением из трубы, из-за чего образовалось небольшое углубление с илисто-

<sup>1</sup> <https://thermalsprings.ru>

песчаным донным грунтом. На дне ручья, у которого довольно быстрое течение, в грунте преобладала песчаная фракция, а в пруду, напротив, донный грунт был представлен большим слоем тонкой илистой фракции. Температура грунта в пруду была на несколько градусов ниже, чем в месте выхода термальных вод и ручья. Образцы донных грунтов отбирали в стерильные фальконы и содержали воду самого источника.

Методы исследования. Химические свойства грунтов в месте выхода источника ( $G_{0M}$ ) и в 20 м ( $G_{20M}$ ) вниз по ручью были определены по следующим методикам в МГУЛАБ. Элементный состав в образцах – методом ИСП-ОЭС на спектрометре 5110 ICP-OES Agilent. Пробы предварительно подвергали разложению в микроволновой печи Вольта МС-10. Высушенные при 105°C навески (0.25 г) помещали в автоклав микроволновой печи, к ним приливали 8 мл концентрированной азотной кислоты и 2 мл перекиси водорода, после чего запускали стандартную программу для разложения органогенных образцов. После окончания программы и охлаждения проб их переносили в мерную колбу на 25 мл и доводили объем до метки дистиллированной водой. Далее пробы поступали на определение массовой доли элементов по методике М-МВИ-80-2008 [Методика..., 2008 (Metodika, 2008)]; pH в образцах грунтов определяли в водной вытяжке по ГОСТ 11623-89 на pH-метре pH-150-МИ производства “Измерительная техника” [State Standard 11623-89, 1990]. Электропроводность измеряли в той же вытяжке на кондуктометре HI 2300, Hanna Instruments. Содержание органического вещества определяли классическим гравиметрическим методом при 525°C по ГОСТ 26213-2021 [State Standard 26213-2021, 2021].

По механическому составу образцы представляли собой смесь илистой и песчаной фракции, причем доля ила возрастала в образцах по мере продвижения от места выхода источника к пруду.

При исследовании микобиоты донных грунтов в месте выхода на поверхность геотермальных вод в с. Горячинск были использованы как культуральные приемы выделения грибов, так и метабаркодирование ДНК, экстрагированной из образцов грунта.

Выделение чистых культур грибов и оценка относительного обилия видов. При определении состава культивируемых видов грибов основным способом выделения был метод посева мелкоземом на питательные среды. По 6 комочков мелкозема грунтов (их общий

вес 0.05–0.15 г на чашку Петри) раскладывали на поверхность сусле-агара (СА) и глюкозо-пептонного агара (ГПА) с добавлением антибиотика цефалоспорины (цефотаксима) в концентрации 125 мг/л. Антибиотик в виде раствора наносили также на комочки грунта. Повторность чашек Петри для каждого образца пятикратная для каждого типа среды (таким образом, выделение в каждом случае проводилось на 10 чашек Петри). Посевы инкубировали при +40°C в термостате в течение 5–7 сут и отсеивали разные морфотипы колоний грибов для получения чистых культур и их идентификации. Провели также инкубации посевов мелкозема при +25°C.

Для выявления грибов, растущих непосредственно в донных грунтах на органических субстратах, в образцы вносили стерильные полоски фильтровальной бумаги, крахмал, казеин и сливочное масло. Образцы грунтов предварительно помещали в стерильные чашки Петри диаметром 35 мм. На поверхность грунта в виде полоски наносили указанные субстраты-приманки и добавляли антибиотик (цефалоспорин) для подавления роста бактерий. В ходе инкубации грунтов с внесенными субстратами при 40°C периодически проводили наблюдение за появлением грибов разных морфотипов на поверхности и под контролем стереоскопического микроскопа выделяли их в чистые культуры препаровальной иглой на питательные среды.

Грибы из грунтов изолировали также с применением накопительного подхода. В колбы с образцами грунтов ( $G_{3M}$ ) вносили глюкозу и сахарозу и после инкубации при 40°C проводили посев по методике, изложенной выше.

Относительное обилие видов (%) считали как отношение числа колоний определенного вида к числу всех колоний, выросших в исследуемом варианте грунта.

Идентификация и хранение штаммов. Идентификацию изолятов проводили по морфолого-культуральным признакам по рекомендуемым определителям для каждой таксономической группы грибов [Raper et al., 1968; Rifai, 1969; Booth, 1977; Schipper, 1978; Von Arx, 1981; Klich, 2002; Crous et al., 2007; Kirk et al., 2008; de Hoog et al., 2011; Samson, Haubracken, 2011; Seifert et al., 2011 и др.] и молекулярно-генетическим методом (секвенированием региона ITS рибосомальной ДНК).

Выделение ДНК из мицелия проводили путем разрушения клеток с использованием церконовых шариков разного диаметра и лизирующего буфера СТАВ (700 мкл). Лизирование

проводили в течение 60 мин в термостате при 65°C, каждые 20 мин перемешивая на вортексе.

После этого к лизированному мицелию добавляли 500 мкл хлороформа и центрифугировали при 13000 об./мин в течение 10 мин. Супернатант в количестве приблизительно 700 мкл отбирали в новую пробирку, проводили повторную очистку с хлороформом. Повторно очищенный супернатант переносили в чистую пробирку для дальнейшего осаждения ДНК.

Осаждение ДНК проводили с добавлением 400 мкл изопропанола и 70 мкл ацетата калия. После аккуратного перемешивания и осаждения пробирку центрифугировали при 13000 об./мин в течение 10 мин. Далее жидкость сливали, а осадок двукратно промывали холодным 70%-ным этиловым спиртом. После промывки и высушивания в термостате при 37°C осадок ресуспендировали добавлением размороженной деионизированной воды MQ и ставили в морозильник, так как дальнейшая амплификация методом ПЦР проводилась в другой день.

Амплификацию ДНК проводили с использованием коммерческого набора GenPak®PCR Core (Isogene Lab. Ltd., Москва, Россия) и праймеров на участки рРНК ITS1 и ITS4. Для выделения амплифицированных фрагментов ДНК был поставлен электрофорез. Гель для фореза готовили на основе 1% TBE буфера с добавлением 1.8% агарозы. Для флуоресцентного окрашивания цепей ДНК добавляли бромистый этидий. Далее ДНК выделяли из агарозного геля с использованием набора Cleanup Mini (Евроген, Россия).

Результаты секвенирования обрабатывались с использованием программного обеспечения UGENE и базы данных NCBI BLAST.

Современное таксономическое положение видов дано по [<https://www.mycobank.org/>]. Чистые культуры хранили на скошенном агаре или чашках Петри при +7°C.

Высокопроизводительное NGS секвенирование ITS2 рДНК грибов и биоинформационная обработка данных. ДНК из образцов донных грунтов выделяли с применением DNeasy PowerSoil Kit в соответствии с рекомендациями производителя<sup>1</sup>.

Для каждой из четырех точек источника ( $\Gamma_{0м}$ ,  $\Gamma_{3м}$ ,  $\Gamma_{20м}$ ,  $\Gamma_{го}$ ) подготавливали смешанные образцы из трех отдельно отобранных образцов, анализы проведены в двукратной повторности в компании Биоспарк. Для амплификации гиперварибельного ITS2 участка гена 18S рРНК использовали праймеры: прямой

NR\_5.8SR

TCGTCGGCAGCGTCAGATGTGTATAAGAG  
ACAGATCTCGATGAAGAACGCAGCG, об-  
ратный NR ITS4R

TCTCGTGGGCTCGGAGATGTGTATAAGAGA  
CAGGCATCCTCCGCTTA-TTGATATGC

в концентрации 5 мкМ.

Амплификацию ПЦР продукта с целью баркодирования библиотек проводили в объеме 25 мкл в смеси, содержащей 5x KTN-mix (Evrogen) 5 мкл, смесь праймеров 2 мкл, 50x SYBR(Evrogen) 0.5 мкл, в амплификаторе в реальном времени CFX96 Touch (Bio-Rad). Для амплификации использовали индексы, рекомендованные производителем: Nextera Index Kit (Illumina).

Ампликоны после второго этапа очищали с использованием магнитных частиц AM-Pure XP (КАРАBiosystems) в следующих соотношениях: 1:0.6, где вторая цифра – доля AM-Pure для очистки продуктов ПЦР амплификации гиперварибельного ITS2 участка гена 18S рРНК. Данные очищенные ампликоны являются готовыми библиотеками для мультплексного секвенирования на платформе Illumina. Библиотеки смешивали между собой и доводили до общей концентрации 2 нМ. К отобранному 5 мкл смеси добавляли 5 мкл 0.2 М NaOH и инкубировали в течение 5 мин. К денатурированной ДНК добавляли 990 мкл HT1 и 1 мкл 12.5 мМ заранее денатурированного PhyX. Анализ библиотек проводили на секвенаторе нового поколения Illumina MiSeq методом парноконцевого чтения генерацией не менее 10 тыс. парных прочтений на каждый образец с использованием следующих реактивов: MiSeq Reagent Kit v2 nano и MiSeq v2 Reagent Kit (500 Cycles PE).

Данные секвенирования обрабатывали в программе, написанной с использованием алгоритма QIIME 1.9.1, включающего объединение прямых и обратных прочтений, удаление технических последовательностей, фильтрацию последовательностей с низкими показателями достоверности прочтения отдельных нуклеотидов (качество менее Q30), фильтрацию химерных последовательностей, выравнивание прочтений на референсную последовательность, распределение последовательностей по таксономическим единицам с использованием базы данных Silva версии 132 и Unite v8. Использовали алгоритм классификации операционных таксономических единиц (OTE) с открытым референсом (Open-reference OTU), порог классификации 97%.

<sup>1</sup> [https://www.bio.vu.nl/~microb/Protocols/Manuals/PowerSoil\\_DNA.pdf](https://www.bio.vu.nl/~microb/Protocols/Manuals/PowerSoil_DNA.pdf)

Относительное обилие таксонов (%) считали как отношение числа ОТЕ данного таксона к общему числу грибных ОТЕ в образце.

Статистическую обработку данных проводили в программе Microsoft Office Excel 2016.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

### Химический состав донных грунтов.

Содержание органического вещества в образцах донных грунтов от места выхода термальных вод к грунтам в ручье на расстоянии от него 20 м было довольно близким – 0.26 и 0.20%, pH изменился существенно со щелочного значения 9.5 к кислому 4.9, электропроводность возросла в 3 раза: с 0.11 до 0.33 мкСм/см (табл. 1). Содержание макроэлементов, за исключением серы, существенно

уменьшалось в образцах донных грунтов, отобранных в месте начала наземного потока термальных вод к точке в 20 м от его истока (табл. 2). Такие большие изменения химических свойств в донных грунтах от истока и по мере движения наземного потока термальных вод, помимо снижения их температуры, должны оказывать влияние на состав и структуру грибных сообществ в грунтах.

**Таблица 1.** Физико-химические характеристики донных грунтов Горячинского геотермального источника

**Table 1.** Physico-chemical characteristics of bottom soils of the Goryachinsky geothermal spring

Место отбора Sampling site	Органическое вещество, % Organic matter, %	pH	Электропроводность, мкСм/см Electrical conductivity, $\mu$ S/cm
В месте выхода термальных вод At the outlet of thermal waters	0.26	9.5	0.11
Ручей (в 20 м от выхода вод) Stream (20 m from the water outlet)	0.20	4.9	0.33

**Примечание.** Грунты из теплого пруда, а также 3 м от источника не анализировали.

**Note.** Soils from the warm pond as well as 3 m from the source were not analyzed.

**Таблица 2.** Содержание макроэлементов в донных грунтах Горячинского геотермального источника

**Table 2.** Content of macroelements in bottom soils of the Goryachinsky geothermal spring

Место отбора Sampling site	Макроэлементы мг/кг Macroelements mg/kg						
	P	K	S	Ca	Mg	Na	Fe
В месте выхода термальных вод At the outlet of thermal waters	380	3800	187	2700	1530	222	12400
Ручей (в 20 м от выхода вод) Stream (20 m from the water outlet)	155	800	610	1370	520	166	3700

**Примечание.** Грунты теплого пруда, а также 3 м от источника не анализировали.

**Note.** Soils from the warm pond as well as 3 m from the source were not analyzed.

Численность культивируемых грибов и структура их сообществ в грунтах источника. Численность грибов в донных грунтах Горячинского термального источника варьировала в диапазоне от 1–3 ед. до 100 КОЕ/г, причем при инкубации посевов при 40°C выявляли единицы КОЕ грибов в 1 г, а десятки КОЕ выявлялись после инкубирования при 25°C. Количество культивируемых грибов было минимальным (единицы КОЕ в 1 г грунта вне зависимости от температуры их выделения) в грунте в месте выхода подземных термальных вод на поверхность, и оно увеличивалось в образцах из ручья и пруда (табл. 3). Это связано, видимо, с повышением кислотности грунтов, то есть смещением значения pH в более благоприятную для грибов кислую область. Больше число КОЕ в грунтах было вы-

явлено при инкубации посевов при 25°C, чем при 40°C, что свидетельствует о существовании в них мезофильных, но терморезистентных грибов.

Культуральными методами из образцов донных грунтов Горячинского термального источника было выделено 70 изолятов, представляющих 34 морфотипа; 15 морфотипов идентифицировано до вида и рода, остальные идентифицировать не удалось (табл. 4). Инкубация посевов при 40°C позволила выделить 11 морфотипов, 5 из которых принадлежали к *Aspergillus fumigatus*, *Pseudothielavia terricola*, *Scedosporium apiospermum*, *Talaromyces flavus* и *Thermomyces dupontii*. Еще 8 новых морфотипов выявлено в посевах при 25°C, 2 из которых идентифицированы, как *Aspergillus niger* и *Rhodotorula* sp.

**Таблица 3.** Численность грибов в донных грунтах Горячинского термального источника**Table 3.** Numbers of fungi in the bottom soils of the Goryachinsky thermal spring

Температура инкубации посева, °C Incubation temperature, °C	КОЕ/г в.-с. грунта CFU/g of soil b.w.s.			
	В месте выхода термальных вод At the outlet of thermal waters	Ручей (в 3 м от выхода вод на поверхность) Stream (3 m from the water outlet)	Ручей (в 20 м от выхода вод) Stream (20 m from the water outlet)	Теплый пруд Warm pond
40	2±1	4±1	3±1	6±1
25	7±1	29±1	28±1	72±3

При внесении в образцы грунтов субстратов-приманок (целлюлозы, казеина, сливочного масла и крахмала) и инкубации при 40°C получено еще 15 морфотипов, из которых удалось выделить в культуру 13, а 7 из них были идентифицированы до вида: *Aspergillus nishimurae*, *Aspergillus terreus*, *Melanocarpus albomyces*, *Mycothermus thermophilus*, *Naganishia brisbanensis*, *Thermothielavioides terrestris* и *Vishniacozyma carnescentis*.

Инкубация образцов грунта с добавкой глюкозы и сахарозы при 40°C привела к доминированию в нем *Aspergillus fumigatus*, а другие грибы из них изолировать не удалось.

Нуклеотидные последовательности 15 штаммов с видовой идентификацией депонированы в Генбанке с номерами OR577020–OR577028 и OR577147–OR577159.

Число выявленных видов в грунтах горячего источника возросло в 2 раза в случае использования разных культуральных приемов в сравнении с применением только метода посева при 40°C (табл. 4).

Таксономическая принадлежность ряда морфотипов не была установлена, так как колонии этих грибов после появления на среде выделения сразу прекращали рост или не росли после пересева. Поэтому невозможно было получить чистые культуры и биомассу для проведения ПЦР. Спороношений у них не было, и, соответственно, идентифицировать их по рекомендуемым ключам не удалось. Стерильный мицелий был с перегородками, или это были дрожжи. В посевах они формировали колонии разных размеров, текстуры и цвета, светлого, темного, оранжевых и других оттенков.

Идентифицированные грибы принадлежали к двум отделам – Ascomycota, Basidiomycota (табл. 4, 5). Доминировали представители отдела Ascomycota, среди которых преобладали виды класса Eurotiomycetes порядка Eurotiales, затем по относительному обилию следовали грибы класса Sordariomycetes порядков Sordariales и Microascales. Среди базидиомицетов методом посевов выявлены виды класса Micro-

botryomycetes порядка Sporidiobolales, а с применением приманок органических субстратов – класса Tremellomycetes порядков Filobasidiales и Tremellales.

Из аскомицетов в посевах из донных грунтов преобладали *Aspergillus fumigatus*, *Talaromyces flavus*, *Thermomyces dupontii*, *Pseudothielavia terricola*, *Scedosporium apiospermum*; базидиомицеты оказались представлены дрожжами рода *Rhodotorula*. Также значительную часть относительного обилия занимали неидентифицированные морфотипы мицелиальных и дрожжевых грибов (табл. 4). Наибольшее относительное обилие имели *Aspergillus fumigatus* (среднее обилие по трем местообитаниям – 34.5%) и *Talaromyces flavus* (6.0%), а также два неидентифицированных морфотипа дрожжей (имеющие относительное обилие 28.7% и 5.90%), затем следовали виды *Thermomyces dupontii*, *Pseudothielavia terricola* и *Scedosporium apiospermum* с обилием 2.1%, *Rhodotorula* sp. (1.5%) и несколько морфотипов неидентифицированных мицелиальных грибов с обилием 4.5%, 2.7%, 2.2% и 2.1%. Количественно сложно оценить представленность в грибной биоте *Aspergillus nishimurae*, *Aspergillus terreus*, *Melanocarpus albomyces*, *Mycothermus thermophilus*, *Naganishia brisbanensis*, *Thermothielavioides terrestris* и *Vishniacozyma carnescentis*, выявленных только на субстраты-приманки. Вместе с тем представители этих видов росли непосредственно в грунтах при высокой температуре на внесенных органических субстратах, то есть являются активными деструкторами органики в данных экотопах.

Микобиота в донных грунтах в месте источника горячих вод, в 3–20 м от него в ручье и в сотне метров в пруду существенно различалась. При движении в этом направлении возрастало таксономическое разнообразие грибов на уровне как видов, так и таксонов высокого ранга – аскомицетов порядков Sordariales и Microascales и базидиомицетов порядков Sporidiobolales, Filobasidiales и Tremellales (табл. 5).

**Таблица 4.** Состав и относительное обилие видов грибов, изолированных из донных грунтов Горячинского термального источника**Table 4.** Composition and relative abundance of fungal species isolated from bottom soils of the Goryachinsky thermal spring

Вид / морфотип Species / morphotype	Относительное обилие, % Relative abundance, %		
	Выход тер- мальных вод Outlet of thermal waters	Ручей Stream	Теплый пруд Warm pond
<i>Aspergillus fumigatus</i> Fresen.	60.7*	38.12**	2.78+
<i>Aspergillus niger</i> Tiegh.	.	0.03	.
<i>Aspergillus nishimurae</i> Takada, Y. Horie & Abliz	.	.	+
<i>Aspergillus terreus</i> Thom	.	.	+
<i>Melanocarpus albomyces</i> (Cooney & R. Emers.) Arx	.	.	+
<i>Mycothermus thermophilus</i> (Cooney & R. Emers.) X. Wei Wang, Houbraken & D.O. Natvig	.	.	+
<i>Naganishia brisbanensis</i> Y.P. Tan, Marney & R.G. Shivas	.	.	+
<i>Penicillium</i> sp.	.	.	+
<i>Pseudothielavia terricola</i> (J.C. Gilman & E.V. Abbott) X. Wei Wang & Houbraken	.	.	8.33
<i>Rhodotorula</i> sp.	.	.	+
<i>Scedosporium apiospermum</i> (Sacc.) Sacc. ex Castell. & Chalm.	.	5	.
<i>Talaromyces flavus</i> (Klöcker) Stolk & Samson	25	.	.
<i>Thermomyces dupontii</i> (Griffon & Maublanc) Houbraken & Samson	.	.	8.33
<i>Thermothielavioides terrestris</i> (Apinis) X. Wei Wang & Houbraken	.	.	+
<i>Vishniacozyma carnescens</i> (Verona & Luchetti) Xin Zhan Liu, F.Y. Bai, M. Groenew. & Boekhout	.	.	+
Морфотип дрожжей 1 Yeast morphotype 1	.	34.65	41.68
Морфотип дрожжей 2 Yeast morphotype 2	.	6.67	6.95
Морфотип дрожжей 3 Yeast morphotype 3	.	.	+
<i>Mycelia sterilia</i> морфотип 1	7.15	0.71	.
<i>Mycelia sterilia</i> морфотип 1	7.15	0.05	3,47
<i>Mycelia sterilia</i> морфотип 2	.	5.00	.
<i>Mycelia sterilia</i> морфотип 3	.	0.05	.
<i>Mycelia sterilia</i> морфотип 4	.	0.73	.
<i>Mycelia sterilia</i> морфотип 5	.	.	8.33
<i>Mycelia sterilia</i> морфотип 6	.	5.00	9.72+
<i>Mycelia sterilia</i> морфотип 7	.	0.78	2.09
<i>Mycelia sterilia</i> морфотип 8	.	0.03	.
<i>Mycelia sterilia</i> морфотип 9	.	.	8.33+
<i>Mycelia sterilia</i> морфотип 10	.	.	+
<i>Mycelia sterilia</i> морфотип 11	.	.	+
<i>Mycelia sterilia</i> темноокрашенная, морфотип 12 <i>Mycelia sterilia</i> dark-colored, morphotype 12	.	.	+
<i>Mycelia sterilia</i> темноокрашенная, морфотип 13 <i>Mycelia sterilia</i> dark-colored, morphotype 13	.	.	+
<i>Mycelia sterilia</i> морфотип 14	.	.	+

Вид / морфотип Species / morphotype	Относительное обилие, % Relative abundance, %		
	Выход тер- мальных вод Outlet of thermal waters	Ручей Stream	Теплый пруд Warm pond
Mycelia sterilia morphotype 14			
Mycelia sterilia морфотип 15	.	.	+
Mycelia sterilia morphotype 15			
Mycelia sterilia морфотип 16	.	.	+
Mycelia sterilia morphotype 16			
Число изолятов, идентифицированных до вида Number of isolates identified to species	2	4	10
Число видов и неидентифицированных морфотипов*** Number of species and unidentified morphotypes***	4	14	23

**Примечание.** “\*” – коэффициент вариации данных 20–30%; “\*\*\*” – гриб выделен из накопительной культуры; “+” – выделен на субстрат-приманку, “.” – не был выделен из данного образца, “\*\*\*\*” – 1–14 – колонии этих морфотипов прекращали рост после пересева, 15 и 16 – колонии этих морфотипов не пересеивались со среды выделения.

**Note.** “\*” – coefficient of variation of data 20–30%; “\*\*\*” – fungus was isolated from accumulation culture; “+” – isolated on bait substrate, “.” – has not been isolated from this sample, “\*\*\*\*” – 1–14 – colonies of these morphotypes stopped growing after isolation, 15 and 16 – colonies of these morphotypes were not isolated.

**Таблица 5.** Таксономическая структура грибных сообществ на уровне порядков в донных грунтах Горячинского термального источника по данным методов посева и приманок

**Table 5.** Taxonomic structure of fungal communities at the order level in the bottom soils of the Goryachinsky thermal spring according to seeding and baiting methods

Отдел Phylum	Класс Class	Место отбора Sampling site  Порядок Order	Относительное обилие, % Relative abundance, %		
			Выход термальных вод Outlet of thermal waters	Ручей Stream	Теплый пруд Warm pond
Ascomycota	Eurotiomycetes Sordariomycetes	Eurotiales	85.7	38.15	11.11+
		Microascales	.	5	+
		Sordariales	.	.	8.33+
Basidiomycota	Microbotryomycetes Tremellomycetes	Sporidiobolales	.	3.28	+
		Filobasidiales	.	.	+
		Tremellales	.	.	+
Неидентифицированные The unidentified			14.3	53.57	80.56

**Примечание.** “+” – представители этого таксона выделены методом приманок, “.” – этот таксон не был выделен из данного места отбора.

**Note.** “+” – representatives of this taxon were isolated by the baiting method, “.” – this taxon has not been isolated from this sampling site.

При этом в донных грунтах ручья и пруда снизилось обилие аскомицетов класса Eurotiomycetes порядка Eurotiales, доминирующих его представителей *Aspergillus fumigatus* и *Talaromyces flavus* (табл. 4). Причем последний был обнаружен лишь в грунте в месте выхода геотермальных вод. Только из донных грунтов пруда изолировали *Aspergillus nishimurae*, *Aspergillus terreus*, *Mycothermus thermophilus*, *Melanocarpus albomyces*, *Pseudothielavia terricola*, *Thermomyces dupontii*, *Thermothielavioides terrestris*, *Naganishia brisbanensis*, *Rhodotorula* sp., *Vishniacozyma carnescentis*, а из ручья *Asper-*

*gillus niger*, *Scedosporium apiospermum* (табл. 4). Все выявленные виды являются термотолерантными или термофильными грибами. Заметное увеличение разнообразия неидентифицированных грибов также наблюдали при сравнении грунтов источника, ручья и пруда.

Разнообразие и структура грибных сообществ в донных грунтах по данным высокопроизводительного секвенирования ITS рДНК. Методом ДНК-баркодинга в образцах донных грунтов в месте выхода горячих вод ( $\Gamma_{0м}$ ), ручье ( $\Gamma_{3м}$  и  $\Gamma_{20м}$ ) и в пруду ( $\Gamma_{го}$ ) выявлено 17195 грибных операционных таксономических

единиц (ОТЕ). Они принадлежали к 47 порядкам, 17 классам 7 отделов – Ascomycota, Basidiomycota, Mucoromycota, Mortierellomycota, Zoopagomycota, Chytridiomycota, Rozellomycota (табл. 7). Неидентифицированных до отдела ОТЕ было 4.8% их общего числа, до класса – 4.4%, до порядка – 3.3%, до семейства – 12.4%. Число идентифицированных до вида ОТЕ было 11074, что составило 64.4%.

Общее число ОТЕ, идентифицированных до вида и рода в донных грунтах, составляло 172, до вида 149. Из грунтов в месте выхода источника 94, ручья 48 и пруда 29 видов. Это в большой степени было обусловлено различием в числе ОТЕ в образцах этих грунтов – 9399, 5600, 2193 соответственно. Большая доля ОТЕ не идентифицированных до вида грибов была отмечена в грунтах теплого пруда.

Доминирующими таксонами в микобиоте горячего источника были представители отдела Ascomycota (доля их ОТЕ в образцах грунтов 62–74%), затем следовали ОТЕ отдела Basidiomycota (20–25.5%), Chytridiomycota (до 9%) и группа неидентифицированных до отдела ОТЕ (доля их ОТЕ варьировала от 1.2 до 12.1%). Грибы отделов Mucoromycota, Mortierellomycota, Zoopagomycota, Rozellomycota имели относительное обилие ОТЕ, не превышающее 1.5% от всех последовательностей.

ОТЕ грибов отдела Ascomycota представлены преимущественно классами Dothideomycetes (5–34% от всех ОТЕ, в среднем – 22%), Leotiomycetes (5.5–37%, в среднем 16%), Saccharomycetes (1–25%, в среднем 12%), Sordariomycetes (1–17%, в среднем 7.2%) и Eurotiomycetes (1.5–10.5%, в среднем 6.7%). Наибольшее относительное обилие ОТЕ было у представителей порядков Pleosporales (класс Dothideomycetes), Helotiales (класс Leotiomycetes) и Saccharomycetales (класс Saccharomycetes).

Среди базидиомицетов высокое относительное обилие в грибных сообществах грунтов было у представителей классов Agaricomycetes (11.6% ОТЕ), Malasseziomycetes (порядка Malasseziales – 1.15%), Tremellomycetes (порядка Trichosporonales – 6.33%), Microbotryomycetes (порядка Leucosporidiales – 1.93%). Грибы отдела Mucoromycota представлены преимущественно порядком Umbelopsidales (в среднем 0.68%), Mortierellomycota – порядком Mortierellales (0.32%), среди Chytridiomycota преобладали ОТЕ порядка Rhizophydiales (3.6%).

В структуре грибных сообществ грунтов источника преобладали как по представленности, так и числу видов аскомицеты. Высокое относительное обилие (доля от общего числа

ОТЕ) было у видов *Halenospora varia* – 11% и *Botrytis cinerea* – 2.4% порядка Helotiales класса Leotiomycetes; *Candida* sp. – 6.4% и *Saccharomyces cerevisiae* – 3.4% порядка Saccharomycetales класса Saccharomycetes; *Coniochaeta lignicola* – 5.2% порядка Coniochaetales класса Sordariomycetes; *Cladosporium* sp. – 3.8% порядка Cladosporiales и *Paraconiothyrium sporulosum* – 3.1%, *Neosetophoma cerealis* – 2.2%, *Pyrenochaetopsis leptospora* – 2.0%, *Neosetophoma buxi* – 1.8% порядка Pleosporales класса Dothideomycetes; *Aspergillus fumigatus* – 2.0% порядка Eurotiales класса Eurotiomycetes; *Chromelosporium fulvum* – 1.8% порядка Pezizales класса Pezizomycetes. Большое относительное обилие в сообществах было и у неидентифицированных до вида ОТЕ семейства Didymellaceae (1.4%), порядка Pleosporales (2.2%) класса Dothideomycetes, порядка Chaetothyriales класса Eurotiomycetes (1.8%).

Из базидиомицетов доминировали в грунтах по относительному обилию ОТЕ *Apiotrichum gracile* – 5.6% из порядка Trichosporonales класса Tremellomycetes, *Brunneoporus minutus* – 4.3% порядка Polyporales класса Agaricomycetes и *Leucosporidium fragarium* – 1.9% порядка Leucosporidiales класса Microbotryomycetes, виды рода *Malassezia* порядка Malasseziales.

Представленность в сообществах подавляющего большинства видов была менее 1%. В микобиоте грунтов по мере удаленности от выхода термальных вод на поверхность к пруду снижалось относительное обилие представителей родов *Aspergillus* (*A. flavipes*, *A. flavus*, *A. fumigatus*, *A. niger*), *Candida* (*C. argentea*, *C. pseudolambica*, *C. saitoana*, *Candida* sp.), *Malassezia* (*M. arunalokei*, *M. globosa*, Malasseziales sp.), *Neosetophoma* (*N. buxi*, *N. cerealis*), *Paraphoma* (*P. fimeti*, *P. pye*, *Paraphoma* sp.), *Penicillium* (*P. bialowiezense*, *P. brevicompactum*, *P. herquei*, *Penicillium* sp.), порядка Pleosporales класса Dothideomycetes, *Knufia petricola*, *Botrytis cinerea*. Резко уменьшилась представленность грибов класса Archaeorhizomycetes (*Archaeorhizomyces borealis*, *Archaeorhizomyces* sp.). Одновременно отмечено увеличение относительного обилия *Arthrobotrys conoides*, *Cladosporium* (*C. sphaerospermum*, *Cladosporium* sp.), *Chromelosporium* (*C. fulvum*, *C. macrospermum*), *Cladophialophora* (*C. bantiana*, *C. psammophila*, *Cladophialophora* sp.) и ряда других. На порядок возросла доля ОТЕ не идентифицированных до вида грибов. Представленность в биоте других видов значимо не изменялась.



**Таблица 6.** Таксономическая структура грибных сообществ в донных грунтах Горячинского термального источника по данным высокопроизводительного секвенирования ITS рДНК**Table 6.** Taxonomic structure of fungal communities in the bottom soils of the Goryachinsky thermal spring according to high-throughput ITS rDNA sequencing data

Отдел Phylum	Класс Class	Место отбора Sampling site  Порядок Order	Относительное обилие, % Relative abundance, %		
			Выход тер- мальных вод Outlet of thermal waters	Ручей Stream	Теплый пруд Warm pond
Ascomycota	Archaeorhizomycetes	Archaeorhizomycetales	1.34	0.11	.
		Dothideomycetes	.	0.04	.
	Dothideomycetes	Capnodiales	0.51	0.05	0.41
		Cladosporiales	4.30	0.91	8.80
		Dothideales	.	0.04	0.14
		Mytilinidiales	.	0.07	.
		Pleosporales	28.58	3.88	1.82
		Unindefined	0.87	0.04	1.96
		Venturiales	0.12	0.04	.
	Eurotiomycetes	Chaetothyriales	3.18	1.63	1.50
		Eurotiales	7.34	0.46	.
		Phaeomoniellales	.	0.07	.
	Lecanoromycetes	Lecanorales	.	0.16	.
	Leotiomycetes	Helotiales	4.86	36.82	5.61
		Thelebolales	0.15	.	.
		Undefined	0.45	.	.
	Orbiliomycetes	Orbiliales	0.06	.	2.78
	Pezizomycetes	Pezizales	2.42	0.20	12.59
	Saccharomycetes	Saccharomycetales	15.23	1.13	25.08
	Sordariomycetes	Chaetosphaeriales	0.05	.	.
		Coniochaetales	.	15.98	.
		Glomerellales	0.91	0.16	0.82
		Hypocreales	0.77	1.18	.
		Myrmecridiales	0.24	.	.
		Undefined	0.21	.	.
		Xylariales	0.59	.	.
	Undefined	Unindefined	1.77	0.32	0.55
		Agaricomycetes	1.93	0.68	4.92
Basidiomycota	Agaricomycetes	Amylocorticiales	0.14	.	.
		Atheliales	0.95	0.02	.
		Auriculariales	.	.	1.69
		Boletales	2.69	0.04	.
		Cantharellales	0.05	0.02	.
		Corticiales	0.19	.	.
		Gastrales	.	.	0.09
		Hymenochaetales	0.47	.	.
		Polyporales	9.98	0.64	1.14
		Russulales	0.54	0.04	0.23
		Thelephorales	0.71	.	0.09
		Unindefined	0.74	.	.
	Malasseziomycetes	Malasseziales	1.99	0.07	0.27
	Microbotryomycetes	Kriegeriales	.	.	0.27
		Leucosporidiales	.	0.14	14.73
		Sporidiobolales	0.24	.	0.36
		Unindefined	.	0.25	0.32
	Tremellomycetes	Cystofilobasidiales	0.03	0.07	.
		Filobasidiales	.	0.02	.
		Tremellales	0.28	0.14	.
		Trichosporonales	0.79	17.59	1.32
Mucoromycota	Unindefined	Unindefined	.	0.14	.
	Umbelopsidomycetes	Umbelopsidales	1.21	0.05	.

Отдел Phylum	Класс Class	Место отбора Sampling site	Относительное обилие, % Relative abundance, %		
			Выход тер- мальных вод Outlet of thermal waters	Ручей Stream	Теплый пруд Warm pond
Mortierellomycota	Mortierellomycetes	Mortierellales	0.24	.	0.32
Zoopagomycota	Zoopagomycetes	Zoopagales	0.03	.	0.09
Chytridiomycota	Chytridiomycetes	Chytridiales	.	0.30	.
	Rhizophydiomycetes	Rhizophydiales	1.67	8.25	.
	Undefined	Undefined	.	0.30	.
Rozellomycota	Undefined	Undefined	.	0.38	0.46
Undefined	Undefined	Undefined	1.20	7.59	11.72
Число грибных ОТЕ / Number of fungal OTUs			9399	5600	2193
Число ОТЕ идентифицированных до вида и рода Number of OTUs identified to species and genus			118	60	35
Общее число ОТЕ идентифицированных до вида и рода Total number of OTUs identified to species and genus				172	
Общее число ОТЕ идентифицированных до рода Total number of OTUs identified to genus				132	
Число ОТЕ идентифицированных до вида Number of OTUs identified to species			94	48	29
Общее число ОТЕ идентифицированных до вида Total number of OTUs identified to species				149	

**Примечание.** “.” – этот таксон не был представлен в данном месте отбора.

**Note.** “.” – this taxon has not been represented at this sampling site.

Среди грибов, обнаруженных высокопроизводительным секвенированием в грунтах источника, есть не только, как в случае культуральных методов, термотолерантные и тер-

мофильные виды родов *Aspergillus*, *Talaromyces*, *Candida*, *Scopulariopsis*, но и представители других эколого-трофических и физиологических групп грибов.

**Таблица 7.** Видовой состав и структура грибных сообществ в донных грунтах Горячинского термального источника по данным высокопроизводительного секвенирования ITS рДНК

**Table 7.** Species composition and structure of fungal communities in the bottom soils of the Goryachinsky thermal spring according to high-throughput ITS rDNA sequencing data

Вид / таксон Species / taxon	Относительное обилие ОТЕ, % Relative abundance, %		
	Выход тер- мальных вод Outlet of ther- mal waters	Ручей Stream	Теплый пруд Warm pond
<i>Amanita porphyria</i> Alb. & Schwein.	0.39	.	3.65
<i>Antrodia gossypium</i> (Speg.) Ryvarden	0.74	.	.
<i>Apiotrichum</i> ( <i>A. gracile</i> (Weigmann & A. Wolff) Yurkov & Boekhout, <i>A. laibachii</i> (Windisch) Yurkov & Boekhout, <i>A. vадense</i> (Middelhoven, Scorzetti & Fell) Yurkov & Boekhout, <i>A. xylopi</i> S.O. Suh, C.F. Lee, Gujjari & J.J. Zhou ex Kachalkin, Yurkov & Boekhout, <i>Apiotrichum</i> sp.)	0.79	17.59	1.32
<i>Archaeorhizomyces</i> ( <i>A. borealis</i> Menkis, T.Y. James & Rosling, <i>Archaeorhizomyces</i> sp.)	1.34	0.11	.
<i>Arthrobotrys conoides</i> Drechsler	.	.	2.46
Ascomycota sp.	1.77	0.32	0.55
<i>Aspergillus</i> ( <i>A. flavipes</i> (Bainier & Sartory) Thom & Church, <i>A. flavus</i> Link, <i>A. fumigatus</i> Fresen., <i>A. niger</i> Tiegh.)	3.78	0.46	.
<i>Botrytis cinerea</i> Pers.	3.78	1.00	.
<i>Brunneoporus minutus</i> (Spirin) Audet	7.86	.	.
<i>Candida</i> ( <i>C. argentea</i> S.L. Holland, S.V. Avery & P.S. Dyer, <i>C. pseudolambica</i> M.T. Sm. & Poot, <i>C. saitoana</i> Nakase & M. Suzuki, <i>Candida</i> sp.)	11.75	0.25	3.24
Chaetothyriales sp.	2.12	1.21	.

Вид / таксон Species / taxon	Относительное обилие ОТЕ, % Relative abundance, %		
	Выход тер- мальных вод Outlet of ther- mal waters	Ручей Stream	Теплый пруд Warm pond
<i>Chromelosporium</i> ( <i>C. fulvum</i> (Fr.) McGinty, Hennebert & Korf, <i>C. macrosporum</i> Hennebert)	2.16	.	5.11
<i>Cladophialophora</i> ( <i>C. bantiana</i> (Sacc.) de Hoog, Kwon-Chung & McGinnis, <i>C. psammophila</i> Badali, Prefaneta-Boldú, Guarro & de Hoog, <i>Cladophialophora</i> sp.)	0.23	0.09	1.50
<i>Cladosporium</i> ( <i>C. sphaerospermum</i> Penz., <i>Cladosporium</i> sp.)	4.30	0.96	8.80
<i>Coniochaeta</i> ( <i>C. lignicola</i> (Nannf.) Z.U. Khan, <i>C. olivacea</i> (Fr.) P. Karst.)	0.27	16.02	.
<i>Cyberlindnera jadinii</i> (Sartory, R. Sartory, Weill & J. Mey.) Minter	0.18	.	1.19
Dictyosporiaceae sp.	1.16	.	.
Didymellaceae sp.	2.48	0.16	.
Dothideomycetes sp.	0.87	0.04	1.96
<i>Exidia glandulosa</i> (Bull.) Fr.	.	.	1.69
<i>Ganoderma</i> ( <i>G. applanatum</i> (Pers.) Pat., <i>G. curtisii</i> (Berk.) Murrill, <i>G. lucidum</i> (Curtis) P. Karst.)	0.45	0.27	0.96
<i>Gibellulopsis</i> ( <i>G. nigrescens</i> (Pethybr.) Zare, W. Gams & Summerb., <i>G. simonii</i> Giraldo López)	0.91	.	0.82
<i>Halenospora varia</i> (Anastasiou) E.B.G. Jones	.	34.25	.
Helotiales sp., Helotiaceae sp.	0.86	0.18	3.97
<i>Heterophoma</i> sp.	0.80	.	.
<i>Hyaloscypha</i> sp.	.	.	0.87
Hypocreales sp.	0.04	1.18	.
<i>Knufia petricola</i> (Wollenz. & de Hoog) Gorbushina & Gueidan	0.68	.	.
<i>Kodamaea ohmeri</i> (Etchells & T.A. Bell) Y. Yamada, Tom. Suzuki, M. Matsuda & Mikata	.	.	3.97
<i>Leucosporidium</i> ( <i>L. fragarium</i> (J.A. Barnett & Buhagiar) M. Groenew. & Q.M. Wang, <i>L. intermedium</i> (Nakase & M. Suzuki) M. Groenew. & Q.M. Wang), Leucosporidiales sp	.	0.15	14.73
<i>Malassezia</i> ( <i>M. arunalokei</i> Honnavar P, SM Rudramurthy, GS Prasad, M. globosa Midgley, E. Guého & J. Guillot, <i>Malasseziales</i> sp.)	1.99	0.07	0.54
<i>Neopyrenochaeta acicola</i> (Moug. & Lév.) Valenz.-Lopez	0.88	.	.
<i>Neosetophoma</i> ( <i>N. buxi</i> Spetik, Eichmeier, Pecenka, Gramaje & Berraf-Tebbal, <i>N. cerealis</i> (E. Müll.) Crous	6.94	0.66	.
<i>Paraconiothyrium sporulosum</i> (W. Gams & Domsch) Verkley	5.62	0.11	.
<i>Paraphoma</i> ( <i>P. fimeti</i> (Brunaud) Gruyter, Aveskamp & Verkley, <i>P. pye</i> A. Moslemi & P.W.J. Taylor, <i>Paraphoma</i> sp.)	1.36	0.32	.
<i>Penicillium</i> ( <i>P. bialowiezense</i> K.W. Zaleski, <i>P. brevicompactum</i> Dierckx, <i>P. herquei</i> Bainier & Sartory, <i>Penicillium</i> sp.)	2.93	.	.
<i>Phaeosphaeria</i> sp., Phaeosphaeriaceae sp.	0.96	.	.
Pleosporales sp.	3.81	0.32	.
<i>Pseudoplectania lignicola</i> Glejduša, Kučera, Lizoň & Kunca	0.26	.	7.48
<i>Pyrenochaetopsis leptospora</i> (Sacc. & Briard) Gruyter, Aveskamp & Verkley	2.77	1.32	0.73
Rhizophydiales sp.	1.67	8.25	.
Rozellomycota sp.	.	0.38	0.46
<i>Saccharomyces cerevisiae</i> (Desm.) Meyen, Saccharomycetales sp.	2.25	0.43	16.69
<i>Suillus</i> ( <i>S. granulatus</i> (L.) Roussel, <i>S. variegatus</i> (Sw.) Kuntze)	1.03	.	.
<i>Tetracladium</i> sp.	.	0.82	0.78
<i>Umbelopsis</i> ( <i>U. isabellina</i> (Oudem.) W. Gams, <i>U. ramanniana</i> (A. Möller) W. Gams, <i>Umbelopsis</i> sp.)	1.22	0.05	.
Неидентифицированные грибы / Unidentified fungi	1.20	7.59	11.72

**Примечание (а).** “.” – этот таксон не был представлен в данном месте отбора.

**Note (a).** “.” – this taxon has not been represented at this sampling site.

**Примечание (b).** Виды/таксоны с относительным обилием ОТЕ 0.033–0.66% от всех ОТЕ в грунтах данного варианта:

**Note (b).** Species/taxa with relative abundance of OTUs of 0.033–0.66% of all OTUs in the soils of this sampling site:

Agaricomycetes sp., *Barrmaelia rappazii* Jaklitsch, Friebe & Voglmayr, *Boeremia exigua* (Desm.) Aveskamp, Gruyter & Verkley, *Bovista* (*B. aestivalis* (Bonord.) Demoulin, *B. tomentosa* (Vittad.) Quél.), *Coprinopsis* (*C. friesii* (Quél.) P. Karst., *C. urticicola* (Berk. & Broome) Redhead, Vilgalys & Moncalvo, *Coprinopsis* sp.), *Debaryomyces hansenii* (Zopf) Lodder & Kreger, *Fusicolla aquaeductuum* (Radlk. & Rabenh.) Gräfenhan, Seifert & Schroers, *Hyphodontia pallidula* (Bres.) J. Erikss., *Hypholoma capnoides* (Fr.) P. Kumm., *Imleria badia* (Fr.) Vizzini, *Lacrymaria* sp., *Oidio-dendron chlamydosporicum* Morrall, *Paraphaeosphaeria* (*P. angularis* Verkley & Aa, *P. michotii* (Westend.) O.E. Erikss., *Paraphaeosphaeria* sp.), *Peniophora* (*P. cinerea* (Pers.) Cooke, *P. crystallina* Höhn. & Litsch., *P. limitata* (Chaillat ex Fr.) Cooke, *P. quercina* (Pers.) Cooke), *Piloderma sphaerosporum* Jülich, *Pleurophoma ossicola* Crous, Krawczynski & H.-G. Wagner, Polyporales sp., *Tapinella panuoides* (Fr.) E.-J. Gilbert, *Thelephora terrestris* Ehrh., Thelephoraceae sp., Tricladaceae sp., *Tubaria* sp., *Vermiconidia antarctica* Egidi & Selbmann, *Zygophlyctis* (*Z. melo-sirae* (Canter) K. Seto, *Z. planktonica* Doweld);

**Примечание (с).** ОТЕ 0.10–0.30% от всех ОТЕ в грунтах данного варианта:

**Note (c).** OTUs of 0.10–0.30% of all OTUs in the soils of this sampling site:

*Baeospora myosura* (Fr.) Singer, Basidiomycota sp., Boletaceae sp., Capnodiales sp., Chytridiomycota sp., *Coniothyrium crepinianum* Sacc. & Roum., *Corioloropsis trogii* (Berk.) Domanski, *Dioszegia crocea* (Buhagiar) M. Takash., T. Deák & Nakase, Hyaloscyphaceae sp., *Glaciozyma antarctica* (Fell, Stätzell, I.L. Hunter & Phaff) M. Groenew. & Q.M. Wang, *Epicoccum* (*E. draconis* (Berk. ex Cooke) Qian Chen & L. Cai, *E. pimprinum* (P.N. Mathur, S.K. Menon & Thirum.) Aveskamp, Gruyter & Verkley), *Exophiala* (*E. xenobiotica* de Hoog, J.S. Zeng, Harrak & Deanna A. Sutton *Exophiala* sp.), Glomerellales sp., *Gymnopilus* sp., *Hormonema* sp., *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl., *Inocybe auricomella* Kühner, Microbotryomycetes sp., *Mortierella macrocystis* W. Gams, *Myrmecridium schulzeri* (Sacc.) Arzanlou, W. Gams & Crous, *Nectriopsis violacea* (J.C. Schmidt ex Fr.) Maire, *Ophiobolus malleolus* S.K. Huang, Bulgakov & K.D. Hyde, *Orbilia vermiformis* Baral, Z.F. Yu & K.Q. Zhang, *Paraleptosphaeria macrospora* (Thüm.) Gruyter, Aveskamp & Verkley, *Paxillus involutus* (Batsch) Fr., *Plectania melastoma* (Sowerby) Fuckel, *Podila humilis* (Linnem. ex W. Gams) Vandepol & Bonito, *Preussia persica* Asgari & Zare, Pseudeurotiaceae sp., *Sagenomella ocotl* (Bills & Heredia) Samson, Houbraken & Frisvad, *Sarcoporia polyspora* P. Karst., Sclerotiniaceae sp., *Scopulariopsis brevicaulis* (Sacc.) Bainier, *Sistotrema brinkmannii* (Bres.) J. Erikss., Sordariomycetes sp., Sporidiobolaceae sp., Sporidiobolales sp., Strophariaceae sp., *Talaromyces* (*T. dextri* Takada & Udagawa, *T. helicus* (Raper & Fennell) C.R. Benj.), *Trematosphaeria grisea* (J.E. Mackinnon, Ferrada & Montemart.) S.A. Ahmed, Sande, Fahal & de Hoog, *Tylospora fibrillosa* (Burt) Donk, *Venturia* sp., *Vishniacozyma* (*V. dimennae* (Fell & Phaff) Xin Zhan Liu, F.Y. Bai, M. Groenew. & Boekhout, *V. foliicola* Q.M. Wang & F.Y. Bai ex Yurkov), *Xenasmataella vaga* (Fr.) Stalpers;

**Примечание (d).** Виды с ОТЕ менее 0.10% не приведены.

**Note (d).** Species with OTUs less than 0.10% are not listed.

## ОБСУЖДЕНИЕ

К настоящему времени имеется информация о составе грибов в ряде горячих источников, полученная на основе метода посевов на питательные среды. Есть сведения о выделении термофильных и термотолерантных грибов из горячих источников Йеллоустонского Национального парка (США) [Redman et al., 1999]. В них были обнаружены *Penicillium piceum* (*Talaromyces piceae*) *Penicillium* spp., *Absidia cylindrospora*, *Acremonium alabamense*, *Acremonium ochraceum*, *Aspergillus fumigatus*, *Aspergillus niger*, *Chaetomium erraticum* (*Chaetomium virescens* var. *thielavioideum*), *Cunninghamella elegans*, *Pseudeurotium* sp., *Dactylaria constricta* var. *Gallopava* (*Verruconis gallopava*), *Torula* sp. Далее 7 термофильных и термотолерантных видов – *Aspergillus fumigatus*, *Thermomyces lanuginosus*, *Humicola insolens* (пересмотрен на *Mycothermus thermophilus*), *Penicillium dupontii* (пересмотрен на *Thermomyces dupontii*), *Rhizoctonia* sp. было выделено из 8 горячих серных источников (воды и донных отложений) на Тайване [Chen et al., 2000]. В последующей работе Чен с соавторами [Chen et al., 2003] из донных почв горячих источников, расположенных в Янгминшанском Национальном Парке (Северный

Тайвань) изолировали намного больше штаммов, которые принадлежали к родам *Aspergillus*, *Chrysosporium*, *Sporotrichum*, *Scytalidium*, *Papulospora* и *Mycelia sterilia*. В водах горячего источника в Маникаране (Гималаи) обнаружен термофильный вид *Myceliophthora thermophila* [Sharma et al., 2013]. Из воды термальных источников Мехелата (Иран) изолировали дрожжевые и мицелиальные грибы – *Rhodotorula* spp. (относительное обилие 35.4%), *Penicillium* spp. – 28.6%, *Candida* spp. – 22.1%, *Aspergillus niger* – 8.5%, *Aspergillus flavus* – 2.2%, *Aspergillus fumigatus* – 0.8%, *Cladosporium* spp. – 0.8%, *Alternaria* spp. – 0.6%), *Fusarium* spp. (0.3%), *Geotrichum* spp. (0.3%), *Stachybotrys chartarum* (0.3%) [Ghajari et al., 2018]. В воде горячих источников провинции Мезадаран (Иран) наиболее часто обнаруживали *Aspergillus niger*, виды родов *Penicillium* и *Cladosporium* [Ghajari et al., 2017]. Грибное сообщество культивируемых видов горячих источников Западной Анатолии (Турция) было представлено видами родов *Aspergillus* (*A. terreus*, *Aspergillus* spp.), *Penicillium*, *Scytalidium*, *Lichtheimia* (*L. corymbifera*, *L. ramosa*), *Acrophialophora* and *Myceliophthora* [Özdemir, Uzel, 2020]. Преобладали среди изолятов термотолерантные виды рода *Aspergillus*.

Культуральными методами в донных грунтах Горячинского термального источника выявлено 15 термофильных и термотолерантных видов – *Aspergillus fumigatus*, *A. niger*, *A. nishimurae*, *A. terreus*, *Melanocarpus albomyces*, *Mycothermus thermophilus*, *Naganishia brisbanensis*, *Penicillium* sp., *Pseudothielavia terricola*, *Rhodotorula* sp., *Scedosporium apiospermum*, *Talaromyces flavus*, *Thermomyces dupontii*, *Thermothielavioides terrestris* и *Vishniacozyma carnes-cens*. Кроме того, в них обнаружена группа из 19 морфотипов труднокультивируемых грибов, которые не удалось идентифицировать. Сопоставление микобиоты Горячинского источника с данными по составу и структуре грибных сообществ в горячих источниках, полученными методом выделения на питательные среды, показывает их большое сходство по своему “ядру”, доминирующим таксонам (табл. 4). Это группа термофильных и термотолерантных видов, именно они наиболее часто и в значительном количестве были выявлены в исследованиях других горячих источников [Redman et al., 1999; Chen et al., 2000; Chen et al., 2003; Sharma et al., 2013; Ghajari et al., 2016; Özdemir, Uzel, 2020]. Дрожжи *Rhodotorula* sp., выделенные нами, также изолировали из термальных источников другие авторы [Kambura et al., 2016; Salano et al., 2017; Ghajari et al., 2018].

Большее разнообразие грибов обнаруживают при использовании современных молекулярно-генетических приемов на основе секвенирования тотальной ДНК, экстрагированной из образцов отложений и воды горячих источников. Так, в термальных источниках озера Магади (Кения) выявлено 151 ОТЕ, представляющих виды отделов Ascomycota, Basidiomycota, Glomeromycota, Chytridiomycota и неидентифицированного отдела [Kambura et al., 2016]. Преобладали в источниках нуклеотидные последовательности видов *Aspergillus flavus*, *A. terreus*, *A. oryzae*, *A. aculeatus*, *A. fumigatus*, *Ramularia eucalypti*, *Stagonospora* sp., *Aureobasidium pullulans*, *Cladosporium cladosporioides* и родов *Malassezia*, *Neurospora*, *Penicillium*, *Phaeosphaeria*, *Radulidium*; среди базидиомицетов отмечены рода *Rhodotorula* и *Termitomyces*, а также последовательности, отнесенные к семейству *Trichocomaceae* и порядку *Pleosporales*.

Методом ДНК-баркодинга в донных грунтах Горячинского источника выявлено на порядок большее разнообразие грибов, 149 видов 132 родов, чем культуральными приемами (15 видов и 11 родов) (табл. 6, 7). Число идентифицированных ОТЕ до вида составило 64.4%.

Исследование микобиоты грунтов гидротермальных источников как расположенных на больших морских глубинах [Xu et al., 2018], так и Горячинского термального источника свидетельствует, что применение обоих методов – культуральных и высокопроизводительного секвенирования ДНК дает более детальную информацию о разнообразии грибных организмов в этих местообитаниях. При их совместном использовании было выявлено 160 видов в грунтах Горячинского источника. При этом только 4 вида были установлены одновременно обоими методами. Помимо аскомицетов и базидиомицетов, которые обнаружены путем выделения грибов на питательные среды, ДНК-баркодингом показано наличие в грунтах представителей отделов Mucoromycota, Mortierellomycota, Zoopagomycota, Chytridiomycota, Rozellomycota.

Далеко не все грибы, выявленные высокопроизводительным секвенированием тотальной ДНК, являются обитателями донных грунтов. Горячинский термальный источник открыт для поступления в него различных видов грибных организмов из почвы, растений и других компонентов окружающей среды. Немногие из них способны по своим физиолого-биохимическим свойствам функционировать или сохранять жизнеспособность в этом экстремальном по температуре местообитании. Обитателями источниками могут быть термотолерантные и термофильные виды, растущие при температурах не ниже 40°C. Наличие многих из них в источнике показано выделением их на питательные среды при инкубации посевов при высокой температуре (табл. 4). Методом ДНК-баркодинга также выявлены виды этой физиологической группы – *Aspergillus* (*A. flavipes*, *A. flavus*, *A. fumigatus*, *A. niger*), *Talaromyces* (*T. derxii*, *T. helicus*), *Vishniacozyma* (*V. dimennae*, *V. foliicola*). Причем не все виды, выделенные на средах, были обнаружены ДНК-баркодингом, то есть эти подходы дополняли друг друга в обнаружение термофилов и термотолерантов. Ни культуральными методами, ни ДНК-баркодингом в грунтах источника не обнаружены хорошо известные термофилы из родов *Mucor* и *Rhizopus* [Maheshwari et al., 2000]. Следует отметить, что и в работах других авторов представителей этих таксонов встречали крайне редко или совсем не выявляли [Redman et al., 1999; Chen et al., 2000; Chen et al., 2003; Sharma et al., 2013; Ghajari et al., 2018; Özdemir, Uzel, 2020].

Отдельную группу составляют мезофильные виды. Некоторые из них имеют резистентные к высоким температурам аскоспоры

или меланизированные хламидоспоры, склеротии и мицелий [Dijksterhuis, 2007]. Помимо эврициевых родов *Byssoschlamys*, *Eurotium*, *Talaromyces*, *Eupenicillium* [Dijksterhuis, 2007; Di Piazza et al., 2020], такие виды есть среди родов *Alternaria*, *Aspergillus*, *Cladosporium*, *Epicoecum*, *Scopulariopsis*, *Penicillium*, терморезистентны *Chromelosporium fulvum*, *Knufia petricola* и ряд других [Domsch et al., 2007], которые были обнаружены в грунтах Горячинского источника. Большинство мезофилов гибнут в течение непродолжительного времени при 50–70°C. Вместе с тем, высокопроизводительным секвенированием тотального ДНК в грунтах такие грибы обнаружены, причем не только с низким относительным обилием. Это различные по эколого-трофической принадлежности грибы, например, ксилотрофные базидиомицеты (*Antrodia gossypium*, *Brunneoporus minutus*, *Ganoderma applanatum*, *Exidia glandulosa*), микоризообразователи (*Amanita porphyria*, *Suillus granulatus*, *S. variegatus*), сапротрофы, типичные для опада и минеральных горизонтов почв (роды *Cladosporium*, *Umbelopsis*), фитопатогены (*Paraphoma* spp., *Botrytis cinerea*) [Воронин, 2023 (Voronin, 2023); Domsch et al., 2007] (табл. 7). Обнаружены в довольно большом количестве представители *Archaeorhizomyces borealis*, *Archaeorhizomyces* sp. Находки этих организмов связаны, видимо, с поступлением в значительном количестве пропагул этих грибов в источник и неполной деградацией ДНК. Образцы отбирали в августе, наиболее благоприятном месяце для спорообразования и развития грибов, что обусловило возможность их массового попадания в источник из воздуха и окружающих природных лесных и антропогенных экотопов (с почвой, растительными и животными субстратами и другими). В Горячинском источнике из зооспоровых грибов в заметном количестве обнаружены хитридиевые порядка Rhizophydiales и ОТЕ отдела Rozellomycota. Среди них есть патогены водорослей, цветковых растений, других хитридие-

вых, сапротрофы, которые могут осуществлять деструкцию пыльцы растений в водоемах [Gleason et al., 2017].

Грунты горячего источника характеризуются значительным разнообразием оппортунистических патогенов, способных развиваться при температурах порядка 40°C. Это мицелиальные и дрожжевые виды родов *Aspergillus*, *Candida*, *Malassezia*, *Scedosporium apiospermum* и другие [Грибковые..., 2008 (Gribkovye..., 2008); Guarro et al., 2006, Domsch et al., 2007].

Для детального функционального анализа данных высокопроизводительного секвенирования, выявления обитателей горячих источников, как и других экстремальных экотопов, необходимо иметь больше информации о том, в каком диапазоне значений температуры, pH, солености и других параметров среды различные виды сохраняют жизнеспособность и развиваются. Пока этих сведений недостаточно. Следует отметить, что внедрение компьютерных программ для ускорения и унификации такого анализа позволяет проводить его для грибных сообществ быстрее [Nguyen et al., 2016; Tanunchai et al., 2023]. Новым приемом выявления активных обитателей из общего списка видов, обнаруживаемых в экотопе, является транскриптомный анализ, возможности которого продемонстрированы при изучении состава грибов в озерах [Lepere et al., 2019].

Термофилы и термотолерантные виды, можно полагать, одни из редуцентов в донных грунтах горячих источников, имеющих температуру до 50–60°C. Они способны расти и продуцировать гидролитические ферменты – амилазы, ксиланазы, фитиназы, хитиназы, протеазы, которые стабильно работают при таких температурах. Среди этих грибов есть виды – *Thermomyces duponti* (*Talaromyces thermophilus*), *T. lanuginosus* и *Thermoascus auratiacus*, которые могут осуществлять деструкцию и древесных субстратов в донных грунтах источника.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследования микобиоты на сегодня проведено только для некоторых термальных источников, а их на Земле – большое число, они существенно отличаются по физико-химическим параметрам (как по температуре, так и pH, содержанию солей, сероводорода, метана, кислорода, ионному составу и т.д.). Изучение позволит расширить наши представления о границах существования грибов в био-

сфере, механизмах адаптации к таким условиям, а также поспособствует поиску новых организмов и штаммов – продуцентов практически важных метаболитов. В ходе данной работы создана и поддерживается пересевом на сусло-агаре коллекция из 24 штаммов 19 термофильных и термотолерантных видов, которая представляет интерес для поиска продуцентов термостабильных ферментов.

Работа выполнена при финансовой поддержке бюджетной темы “Экофизиология, цитология и генетика грибов как основа рационального природопользования и биотехнологий” № госрегистрации

(ЕГИСУ НИОКТР) 121032300079-4, гранта РФФИ (проект № 18-29-25073) и Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (соглашение 075-15-2021-1396). Авторы благодарны руководству Лимнологического института, Д.Ю. Щербакову – организатору плавучего университета “Байкал-эволюция”, в ходе проведения которого были отобраны образцы из Горячинского термального источника.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бабьева И.П., Чернов И.Ю. Биология дрожжей. М.: Товарищество науч. изд. КМК. 2004. 221 с.
- Бонч-Осмоловская Е.А., Мирошниченко М.Л., Слободкин А.И., Соколова Т.Г., Карпов Г.А., Кострикина Н.А., Заварзина Д.Г., Прокофьева М.И., Русанов И.И., Пименов Н.В. Биоразнообразие анаэробных литотрофных прокариот в наземных гидротермах Камчатки // Микробиология. 1999. Т. 68. № 3. С. 398–407.
- Бонч-Осмоловская Е.А., Мирошниченко М.Л. Термофильные бактерии из горячих источников Бурятии // Экологические проблемы микробиологии и биотехнологии Байкальского региона: Тез. докл. Междунар. конф. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 1995. С. 47–49.
- Воронин Л.В. Грибы и грибоподобные организмы в пресноводных экосистемах: учебное пособие. Ярославль: “Филигрань”, 2023. 123 с.
- ГОСТ 11623-89. Торф и продукты его переработки для сельского хозяйства. Методы определения обменной и активной кислотности. Москва, 1990. 5 с.
- ГОСТ 26213-2021. Почвы. Методы определения органического вещества. Москва, 2021. 7 с.
- Грибковые инфекции: руководство для врачей. 2-е изд. М.: ООО “Издательство “БИНOM. Лаборатория знаний”, 2008. 480 с.
- Дашиева Ж.Д. Фитоценотическая приуроченность и определение содержания флавоноидов в смилацине трехлистной. Растительный мир Байкальской природной территории: современное состояние и перспективы исследований: материалы региональной молодежной научно-практической конференции. Улан-Удэ, 2014, С. 13–14.
- Кочеткова Т.В., Подосокорская О.А., Ельченинов А.Г., Кубланов И.В. Разнообразие термофильных прокариот в природных горячих источниках Российской Федерации // Микробиология. 2022. Т. 91. № 1. С. 3–31. DOI: 10.31857/S0026365622010062.
- Меркель А.Ю., Подосокорская О.А., Соколова Т.Г., Бонч-Осмоловская Е.А. Разнообразие метаногенных архей в наземном горячем источнике 2012 (Долина гейзеров, Камчатка) // Микробиология. 2016. Т. 85. № 3. С. 327–336. DOI: 10.7868/S0026365616030095.
- Методика выполнения измерений массовой доли элементов в пробах почв, грунтов и донных отложений методами атомно-эмиссионной и атомно-абсорбционной спектроскопии. М-МВИ-80-2008. Санкт-Петербург. 2008. С. 27.
- Намсараев З.Б., Зайцева С.В., Дмитриева О.М., Бархутова Д.Д. Структура и функциональная активность микробных матов термального источника Гарга (Баргузинская котловина) // Вестник Бурятского государственного университета. Биология, география. 2011. № 4а. С. 231–239.
- Напрасникова Е.В., Белозерцева И.А. Почвы восточного побережья озера байкал и их эколого-микробиологическая характеристика // Вестник Камчатского государственного технического университета. 2020. № 54. С. 108–116. DOI: 10.17217/2079-0333-2020-54-108-116.
- Booth C. *Fusarium. Laboratory guide to the identification of the major species*. Surrey, England: C.M.I., Kew, 1977. 57 p.
- Chen K.Y., Huang D.J., Liu C.C. The mycoflora of hot spring soil in northern Taiwan // *Taiwania*. 2003. Vol. 48. № 3. P. 203–211.
- Chen M.Y., Chen Z.C., Chen K.Y., Tsay S.S. Fungal flora of hot springs of Taiwan (1): Wu-Rai // *Taiwania*. 2000. Vol. 45. № 2. P. 207–216.
- Crous P.W., Braun U., Schubert K., Groenewald J.Z. The genus *Cladosporium* and similar dematiaceous hyphomycetes // *Stud. Mycol.* 2007. Vol. 58. P. 1–253.
- De Hoog G.S., Guarro J., Gené J., Figueras M.J. *Atlas of Clinical Fungi*. 3rd edn. CBS-KNAW Fungal Biodiversity Centre, Utrecht, 2011. 1126 p.
- Di Piazza S., Houbbraken J., Meijer M., Cecchi G., Kraak B., Rosa E., Zotti M. Thermotolerant and thermophilic mycobiota in different steps of compost maturation // *Microorganisms*. 2020. Vol. 8. № 6. P. 880. DOI: 10.3390/microorganisms8060880.
- Dijksterhuis J. *Food Mycology. Heat-resistant ascospores*. Eds.: Dijksterhuis J., Samson R.A. CRC Press, Boca Raton, 2007, pp. 101–117.
- Domsch K.H., Gams W., Anderson T.-H. *Compendium of soil fungi*. IHW-Verlag, Eching, 2007. 672 p.
- Ellis M.B. *Dematiaceous Hyphomycetes*. Surrey, England: C.M.I., Kew, 1971. 608 p.
- Ghajari A., Latifi A., Lotfali E. Fungal contamination of improved hot springs in Mazandaran province, fall 2014 // *Pejouhesh dar Pezeshki*. 2017. Vol. 41. № 1. P. 50–55.
- Ghajari A., Latifi A., Niyati M., Lotfali E. An Investigation of Fungal Contamination in Hot Springs of Mahallat City, Summer 2016 (Iran) // *Qom University of Medical Sciences Journal*. 2018. Vol. 11. № 12. P. 76–83.

- Gleason F.H., Scholz B., Jephcott T.G., van Ogtrop F.F., Henderson L., Lilje O., Kittelmann S., Macarthur D.J. Key ecological roles for zoospore true fungi in aquatic habitats // *Microbiol. Spectrum*. 2017. Vol. 5. № 2. P. 10–1128. DOI: 10.1128/microbiolspec.funk-0038-2016.
- Guarro J., Kantarcioglu A.S., Horré R., Rodriguez-Tudela J.L., Cuenca Estrella M., Berenguer J., de Hoog G.S. *Scedosporium apiospermum*: changing clinical spectrum of a therapy-refractory opportunist // *Med. Mycol.* 2006. Vol. 44. № 4. P. 295–327. DOI: 10.1080/13693780600752507.
- Grigoriev I.V., Cullen D., Goodwin S.B., Hibbett D., Jeffries T.W., Kubicek C.P., Kuske C., Magnuson J.K., Martin F., Spatafora J.W., Tsang A., Baker S.E. Fueling the future with fungal genomics // *Mycology*. 2011. Vol. 2, № 3. P. 192–209. DOI: 10.1080/21501203.2011.584577.
- Kambura A.K., Mwirichia R.K., Kasili R.W., Karanja E.N., Makonde H.M., Boga H.I. Diversity of fungi in sediments and water sampled from the hot springs of Lake Magadi and Little Magadi in Kenya // *Afr. J. Microbiol. Res.* 2016. Vol. 10, № 10. P. 330–338.
- Kirk P.M., Cannon P.F., Minter D.W., Stalpers J.A. *Dictionary of the Fungi* (10th edition). CABI, Wallingford, UK, 2008. 2600 p.
- Klich M.A. *Identification of Common Aspergillus Species*. CBS, Utrecht, 2002. 528 p.
- Lee H., Tang H. *Evolutionary Genomics: Statistical and Computational Methods, Volume 1. Next-generation sequencing technologies and fragment assembly algorithms*. Totowa, NJ: Humana Press, 2012. P. 155–174.
- Lepere C., Domaizon I., Humbert J-F., Jardillier L., Hugoni M., Debroas D. Diversity, spatial distribution and activity of fungi in freshwater ecosystems // *Peer J*. 2019. Vol. 7. P. e6247. DOI: 10.7717/peerj.6247.
- Maheshwari R., Bharadwaj G., Bhat M.K. Thermophilic fungi: their physiology and enzymes // *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 2000. Vol. 64. № 3. P. 461–488. DOI: 10.1128/mmb.64.3.461-488.2000.
- Nguyen N. H., Song Z., Bates S. T., Branco S., Tedersoo L., Menke J., Schilling J.S., Kennedy P. G. FUNGuild: an open annotation tool for parsing fungal community datasets by ecological guild // *Fungal Ecol.* 2016. Vol. 20. P. 241–248. DOI: 10.1016/j.funeco.2015.06.006.
- Özdemir S.Ç., Uzel A. Bioprospecting of some hot springs and compost in West Anatolia regarding phytase producing thermophilic fungi // *Sydowia*. 2020. Vol. 72. P. 1–11. DOI: 10.12905/0380.sydowia72-2020-0001.
- Raper K. B., Thom C. *A manual of the Penicillia*. Baltimore: The Williams and Wilkins Company, 1949. 878 p.
- Raper K.B., Fennell D.I. *The Genus Aspergillus*. Baltimore: The Williams and Wilkins Company, 1965. 686 p.
- Raper K.B., Thom C., Fennell D.I. *A Manual of the Penicillia*. New York and London: Hafner Publishing Company, 1968. 875 p.
- Ramírez C. *Manual and Atlas of the Penicillia*. Amsterdam: Elsevier Biomedical Press, 1982. 874 p.
- Redman R.S., Litvintseva A., Sheehan K.B., Henson J.M., Rodriguez R.J. Fungi from geothermal soils in Yellowstone National Park // *Appl. Environ. Microbiol.* 1999. Vol. 65, № 12. P. 5193–5197. DOI: 10.1128/AEM.65.12.5193-5197.1999.
- Rifai M.A. A revision on the genus *Trichoderma* // *Mycological Prpers.* 1969. Vol. 116. P. 1–56.
- Salano O.A., Makonde H.M., Kasili R.W., Wangai L.N., Nawiri M.P., Boga H.I. Diversity and distribution of fungal communities within the hot springs of soda lakes in the Kenyan rift valley // *Afr. J. Microbiol. Res.* 2017. Vol. 11, № 19. P. 764–775.
- Samson R.A., Houbraken J. Phylogenetic and taxonomic studies on the genera *Penicillium* and *Talaromyces* // *Stud. Mycol.* 2011. Vol. 70. P. 1–183.
- Schipper M.A. On certain species of *Mucor* with a key to all accepted species; On the genera *Rhizomucor* and *Parasitella* // *Stud. Mycol.* 1978. Vol. 17. P. 1–71.
- Seifert K., Morgan-Jones G., Gams W., Kendrick B. *The Genera of Hyphomycetes*. CBS-KNAW Fungal Biodiversity Centre, Utrecht, 2011. 997 p.
- Sharma N., Vyas G., Pathania S. Culturable diversity of thermophilic microorganisms found in hot springs of northern Himalayas and to explore their potential for production of industrially important enzymes // *Scholars Acad. J. Biosci.* 2013. Vol. 1, № 5. P. 165–178.
- Singh P., Raghukumar C., Verma P., Shouche Y., Fungal community analysis in the deep-sea sediments of the Central Indian Basin by culture-independent approach // *Microb. Ecol.* 2011. Vol. 61. P. 507–517. DOI: 10.1007/s00248-010-9765-8.
- Tanunchai B., Ji L., Schroeter S.A., Wahdan S.F.M., Hossen S., Delelegn Y., Buscot F., Lehnert A-S., Alves E.G., Hilke I., Gleixner G., Schulze E-D., Noll M., Purahong W. FungalTraits vs. FUNGuild: comparison of ecological functional assignments of leaf-and needle-associated fungi across 12 temperate tree species // *Microb. Ecol.* 2023. Vol. 85, № 2. P. 411–428. DOI: 10.1007/s00248-022-01973-2.
- Velez P., Salcedo D.L., Espinosa-Asuar L., Gasca-Pineda J., Hernandez-Monroy A., Soto L. A. Fungal Diversity in Sediments From Deep-Sea Extreme Ecosystems: Insights Into Low- and High-Temperature Hydrothermal Vents, and an Oxygen Minimum Zone in the Southern Gulf of California, Mexico // *Front. Mar. Sci.* 2022. Vol. 9. P. 802634. DOI: 10.3389/fmars.2022.802634.
- Von Arx J.A. *The Genera of fungi sporulating in pure culture*. 3rd edn. Vaduz: J. Cramer, 1981. 424 p.
- Xu W., Gong L. F., Pang K. L., Luo Z. H. Fungal diversity in deep-sea sediments of a hydrothermal vent system in the Southwest Indian Ridge // *Deep Sea Res.*, 2018. Vol. 131. Part I. P. 16–26. DOI: 10.1016/j.dsr.2017.11.001.

## REFERENCES

Babyeva I.P., Chernov I.Y. *Yeast Biology*. Moscow, Tovarishestvo nauch. izd. KMK, 2004. 221 p. (In Russian)



- Bonch-Osmolovskaya E.A., Miroshnichenko M.L. Thermophilic bacteria from hot springs of Buryatia. *Ehkologicheskiye problemy microbiologii i biotekhnologii Baykal'skogo regiona: Tez. dokl. Mezhdunar. konf.* [Ecological Problems of Microbiology and Biotechnology of the Baikal Region: Proc. of Intern. Conf.]. Ulan-Ude, Izd-vo BNTS SO RAN, 1995, pp. 47–49. (In Russian)
- Bonch-Osmolovskaya E.A., Miroshnichenko M.L., Slobodkin A.I., Sokolova T.G., Karpov G.A., Kostrikin N.A., Zavarzina D.G., Prokof'yeva M.I., Rusanov I.I., Pimenov N.V. Biodiversity of anaerobic lithotrophic prokaryotes in terrestrial hot springs of kamchatka. *Mikrobiologiya*, 1999, vol. 68, no. 3, pp. 398–407. (In Russian)
- Booth C. *Fusarium. Laboratory guide to the identification of the major species.* Surrey, England, C.M.I., Kew, 1977. 57 p.
- Chen K.Y., Huang D.J., Liu C.C. The mycoflora of hot spring soil in northern Taiwan. *Taiwania*, 2003, vol. 48, no. 3, pp. 203–211.
- Chen M.Y., Chen Z.C., Chen K.Y., Tsay S.S. Fungal flora of hot springs of Taiwan (1): Wu-Rai. *Taiwania*, 2000, vol. 45, no. 2, pp. 207–216.
- Crous P.W., Braun U., Schubert K., Groenewald J.Z. The genus *Cladosporium* and similar dematiaceous hyphomycetes. *Stud. Mycol.*, 2007, vol. 58, pp. 1–253.
- Dashieva Z.D. Phytocenotic adjacency and determination of flavonoid content in *Smilacina trifolia*. *Rastitel'nyy mir Baykal'skoy prirodnoy territorii: sovremennoe sostoyaniye I perspektivy issledovaniy: materialy regional'noy molo-dezhnoy nauchno-practicheskoy konferentsii.* [Vegetation of the Baikal Natural Territory: Current State and Prospects of Research: Materials of the Regional Youth Scientific-Practical Conference]. Ulan-Ude, 2014, pp. 13–14. (In Russian)
- De Hoog G.S., Guarro J., Gené J., Figueras M.J. *Atlas of Clinical Fungi.* 3rd edn. Utrecht, CBS-KNAW Fungal Biodiversity Centre, 2011. 1126 p.
- Di Piazza S., Houbraeken J., Meijer M., Cecchi G., Kraak B., Rosa E., Zotti M. Thermotolerant and thermophilic mycobiota in different steps of compost maturation. *Microorganisms*, 2020, vol. 8, no. 6, p. 880. doi: 10.3390/microorganisms8060880.
- Dijksterhuis J. *Food Mycology. Heat-resistant ascospores.* Boca Raton, CRC Press, 2007, pp. 101–117.
- Domsch K.H., Gams W., Anderson T.-H. *Compendium of soil fungi.* Eching, IHW-Verlag, 2007. 672 p.
- Ellis M.B. *Dematiaceous Hyphomycetes.* Surrey, England, C.M.I., Kew, 1971. 608 p.
- Ghajari A., Latifi A., Lotfali E. Fungal contamination of improved hot springs in Mazandaran province, fall 2014. *Pe-jouhesh dar Pezeshki*, 2017, vol. 41, no. 1, pp. 50–55.
- Ghajari A., Latifi A., Niyati M., Lotfali E. An Investigation of Fungal Contamination in Hot Springs of Mahallat City, Summer 2016 (Iran). *Qom University of Medical Sciences Journal*, 2018, vol. 11, no. 12, pp. 76–83.
- Gleason F.H., Scholz B., Jephcott T.G., van Ogtrop F.F., Henderson L., Lilje O., Kittelmann S., Macarthur D.J. Key ecological roles for zoospore true fungi in aquatic habitats. *Microbiol. Spectrum*, 2017, vol. 5, no. 2, pp. 10–1128. doi: 10.1128/microbiolspec.funk-0038-2016.
- Gribkovye infekcii: rukovodstvo dlya vrachej [Fungal Infections: a Guide for Physicians]. Moscow, OOO “Izdatel'stvo “BINOM. Laboratoriya znaniy”, 2008. 480 p. (In Russian)
- Grigoriev I.V., Cullen D., Goodwin S.B., Hibbett D., Jeffries T.W., Kubicek C.P., Kuske C., Magnuson J.K., Martin F., Spatafora J.W., Tsang A., Baker S.E. Fueling the future with fungal genomics. *Mycology*, 2011, vol. 2, no. 3, pp. 192–209. doi: 10.1080/21501203.2011.584577.
- Guarro J., Kantarcioglu A.S., Horré R., Rodriguez-Tudela J.L., Cuenca Estrella M., Berenguer J., de Hoog G.S. *Scedosporium apiospermum*: changing clinical spectrum of a therapy-refractory opportunist. *Med. Mycol.*, 2006, vol. 44, no. 4, pp. 295–327. doi: 10.1080/13693780600752507.
- Kambura A.K., Mwirichia R.K., Kasili R.W., Karanja E.N., Makonde H.M., Boga H.I. Diversity of fungi in sediments and water sampled from the hot springs of Lake Magadi and Little Magadi in Kenya. *Afr. J. Microbiol. Res.*, 2016, vol. 10, no. 10, pp. 330–338.
- Kirk P.M., Cannon P.F., Minter D.W., Stalpers J.A. *Dictionary of the Fungi* (10th edition). Wallingford, UK, CABI, 2008. 2600 p.
- Klich M.A. *Identification of Common Aspergillus Species.* Utrecht, CBS, 2002. 528 p.
- Kochetkova T.V., Podosokorskaya O.A., El'cheninov A.G., Kublanov I.V. Diversity of thermophilic prokaryotes in natural hot springs of the Russian Federation. *Mikrobiologiya*, 2022, vol. 91, no. 1, pp. 3–31. (In Russian) doi: 10.31857/S0026365622010062.
- Lee H., Tang H. *Evolutionary Genomics: Statistical and Computational Methods, Volume 1. Next-generation sequencing technologies and fragment assembly algorithms.* Totowa, NJ, Humana Press, 2012, pp. 155–174.
- Lepere C., Domaizon I., Humbert J.-F., Jardillier L., Hugoni M., Debroas D. Diversity, spatial distribution and activity of fungi in freshwater ecosystems. *Peer J*, 2019, vol. 7, p. e6247. doi: 10.7717/peerj.6247.
- Maheshwari R., Bharadwaj G., Bhat M.K. Thermophilic fungi: their physiology and enzymes. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.*, 2000, vol. 64, no. 3, pp. 461–488. doi: 10.1128/mmbr.64.3.461-488.2000.
- Merkel A.Y., Podosokorskaya O.A., Sokolova T.G., Bonch-Osmolovskaya E.A. Diversity of methanogenic archaea from the 2012 terrestrial hot spring (Valley of geysers, Kamchatka). *Mikrobiologiya*, 2016, vol. 85, no. 3, pp. 327–336. (In Russian) doi: 10.7868/S0026365616030095.
- Metodika vypolneniya izmerenij massovoj doli elementov v probah pochv, gruntov i donnyh otlozhenij metodami atomno-emissionnoj i atomno-absorbcionnoj spektrometrii [Methodology for measuring the mass fraction of ele-

- ments in soil, soil and bottom sediment samples by atomic emission and atomic absorption spectrometry methods]. M-MVI-80-2008. Saint-Petersburg, 2008. 27 p. (In Russian)
- Namsarayeva Z.B., Zaytseva S.V., Dmitriyeva O.M., Barchutova D.D. Structure and functional activity of microbial mats of Garga thermal spring (Barguzin Basin). *Vestnik Buryatskogo Gosudarstvennogo Universiteta: Biologiya, Geografiya*, 2011, no. 4a, pp. 231–239. (In Russian)
- Naprasnikova E.V., Belozertseva I.A. Soils of the eastern shore of Lake Baikal and their ecological and microbiological characterization. *Vestnik Kamchatskogo Gosudarstvennogo Universiteta*, 2020, no. 54, pp. 108–116. (In Russian) doi: 10.17217/2079-0333-2020-54-108-116.
- Nguyen N.H., Song Z., Bates S. T., Branco S., Tedersoo L., Menke J., Schilling J.S., Kennedy P.G. FUNGuild: an open annotation tool for parsing fungal community datasets by ecological guild. *Fungal Ecol.*, 2016, vol. 20, pp. 241–248. doi: 10.1016/j.funeco.2015.06.006.
- Özdemir S.Ç., Uzel A. Bioprospecting of some hot springs and compost in West Anatolia regarding phytase producing thermophilic fungi. *Sydowia*, 2020, vol. 72, pp. 1–11. doi: 10.12905/0380.sydowia72-2020-0001.
- Ramírez C. Manual and Atlas of the Penicillia. Amsterdam, Elsevier Biomedical Press, 1982. 874 p.
- Raper K.B., Fennell D.I. The Genus *Aspergillus*. Baltimore, The Williams and Wilkins Company, 1965. 686 p.
- Raper K.B., Thom C. A manual of the Penicillia. Baltimore, The Williams and Wilkins Company, 1949. 878 p.
- Raper K.B., Thom C., Fennell D.I. A Manual of the Penicillia. New York and London, Hafner Publishing Company, 1968. 875 p.
- Redman R.S., Litvintseva A., Sheehan K.B., Henson J.M., Rodriguez R.J. Fungi from geothermal soils in Yellowstone National Park. *Appl. Environ. Microbiol.*, 1999, vol. 65, no. 12, pp. 5193–5197. doi: 10.1128/AEM.65.12.5193-5197.1999.
- Rifai M.A. A revision on the genus *Trichoderma*. *Mycological Papers*, 1969, vol. 116, pp. 1–56.
- Salano O.A., Makonde H.M., Kasili R.W., Wangai L.N., Nawiri M.P., Boga H.I. Diversity and distribution of fungal communities within the hot springs of soda lakes in the Kenyan rift valley. *Afr. J. Microbiol. Res.*, 2017, vol. 11, no. 19, pp. 764–775.
- Samson R.A., Houbraken J. Phylogenetic and taxonomic studies on the genera *Penicillium* and *Talaromyces*. *Stud. Mycol.*, 2011, vol. 70, pp. 1–183.
- Schipper M.A. On certain species of *Mucor* with a key to all accepted species; On the genera *Rhizomucor* and *Parasitella*. *Stud. Mycol.*, 1978, vol. 17, pp. 1–71.
- Seifert K., Morgan-Jones G., Gams W., Kendrick B. The Genera of Hyphomycetes. Utrecht, CBS-KNAW Fungal Biodiversity Centre, 2011. 997 p.
- Sharma N., Vyas G., Pathania S. Culturable diversity of thermophilic microorganisms found in hot springs of northern Himalayas and to explore their potential for production of industrially important enzymes. *Scholars Acad. J. Biosci.*, 2013, vol. 1, no. 5, pp. 165–178.
- Singh P., Raghukumar C., Verma P., Shouche Y., Fungal community analysis in the deep-sea sediments of the Central Indian Basin by culture-independent approach. *Microb. Ecol.*, 2011, vol. 61, pp. 507–517. doi: 10.1007/s00248-010-9765-8.
- State Standard 11623-89. Peat and products of its processing for agriculture. Methods for the determination of exchange and active acidity. Moscow, 1990. 5 p. (In Russian)
- State Standard 26213-2021. Soils. Methods for determination of organic matter. Moscow, 2021. 7 p. (In Russian)
- Tanunchai B., Ji L., Schroeter S.A., Wahdan S.F.M., Hossen S., Delelegn Y., Buscot F., Lehnert A-S., Alves E.G., Hilke I., Gleixner G., Schulze E-D., Noll M., Purahong W. FungalTraits vs. FUNGuild: comparison of ecological functional assignments of leaf-and needle-associated fungi across 12 temperate tree species. *Microb. Ecol.*, 2023, vol. 85, no. 2, pp. 411–428. doi: 10.1007/s00248-022-01973-2.
- Velez P., Salcedo D.L., Espinosa-Asuar L., Gasca-Pineda J., Hernandez-Monroy A., Soto L.A. Fungal Diversity in Sediments From Deep-Sea Extreme Ecosystems: Insights Into Low- and High-Temperature Hydrothermal Vents, and an Oxygen Minimum Zone in the Southern Gulf of California, Mexico. *Front. Mar. Sci.*, 2022, vol. 9, p. 802634. doi: 10.3389/fmars.2022.802634.
- Von Arx J.A. The Genera of fungi sporulating in pure culture. 3rd edn. Vaduz, J. Cramer, 1981. 424 p.
- Voronin L.V. Fungi and Fungus-like Organisms in Freshwater Ecosystems: Study Guide. Yaroslavl, Izd-vo Filigran', 2023. 123 p. (In Russian)
- Xu W., Gong L.F., Pang K.L., Luo Z.H. Fungal diversity in deep-sea sediments of a hydrothermal vent system in the Southwest Indian Ridge. *Deep Sea Res., Part I*, 2018, vol. 131, pp. 16–26. doi: 10.1016/j.dsr.2017.11.001.

## MYCOBIOTA IN THE BOTTOM GROUNDS OF THE GORYACHINSKY THERMAL SPRING

A. V. Kurakov\*, A. A. Tsarelunga

Lomonosov Moscow State University, Faculty of Biology,  
119234, Russia, Moscow, Leninskie Gory, 1, p. 12, e-mail: \*kurakov57@mail.ru

Revised 6.09.2023

The number of colony-forming units (CFU), composition and taxonomic structure of fungal biota in the bottom grounds of the Goryachinsk geothermal spring (Buryatia, Russian Federation) were determined by the cul-

tural approach and the method of high-performance sequencing. The number of fungi in the grounds (0–3 cm) at the outlet of the spring and the watercourse at a short distance (3–100 m) varied in the range from several units to hundreds of CFU in 1 g. 70 isolates of fungi of 34 morphotypes were isolated by platings on nutrient media, of which 15 were identified to the species and 2 to the genus level. Its were thermophilic and thermotolerant species *Aspergillus fumigatus*, *A. niger*, *A. nishimurae*, *A. terreus*, *Melanocarpus albomyces*, *Mycothermus thermophilus*, *Naganishia brisbanensis*, *Penicillium* sp., *Pseudothielavia terricola*, *Rhodotorula* sp., *Scedosporium apiospermum*, *Talaromyces flavus*, *Thermomyces dupontii*, *Thermothielavioides terrestris* and *Vishniacozyma carnescens*. The method of high-performance sequencing of the ITS2 rDNA site in the source soils revealed an order of magnitude greater diversity of fungi, 149 species of 132 genera, and a total of 160 species were detected by both approaches. The number of identified operational-taxonomic units (OTE) to the species was 64.4%. In addition to ascomycetes and basidiomycetes, which were detected by platings on nutrient media, DNA bar-coding showed the presence of representatives of the Phylums Mucoromycota, Mortierellomycota, Zoopagomycota, Chytridiomycota, Rozellomycota in the grounds. Moreover, among the fungi established by high-performance sequencing were not only thermotolerants, but also species with different resistance to high temperatures and trophic orientation. The application of both approaches provided more detailed information about the diversity of fungal organisms in the hot spring. However, in order to identify the inhabitant species of such ecotopes, a thorough analysis of their physiological and biochemical properties (which for many taxa is absent in due to volume) and the use of other approaches are necessary.

**Keywords:** fungi, thermal springs, bottom grounds

Научное издание

**Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,  
вып. 103(106), 2023 г.**

*Рекомендуемый вариант цитирования статей:*

... // Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. 2023. Вып. 103(106). С. ...

*Recommended option for citing articles:*

... // Transactions of Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS, 2023. Is. 103(106). P. ...

Подписано в печать 20.09.2023. Формат 60×90 1/8.

Усл. печ. л. 11,5. Заказ № 23180. Тираж 150 экз.

Отпечатано с готового оригинал-макета в типографии ООО “Филигрань”  
150049, г. Ярославль, ул. Свободы, 91, [pechataet@bk.ru](mailto:pechataet@bk.ru)