

Л. В. Воронин, Т. Ф. Черняковская

Грибная и бактериальная деструкция отмерших растений в пресноводных экосистемах

Приведены обобщенные сведения о степени изученности грибной и бактериальной деструкции отмерших растений в пресноводных лотических и лентических экосистемах. Обсужден вопрос о методах и перспективах исследований.

Ключевые слова: деструкция, грибы, бактерии, лотические экосистемы, лентические экосистемы.

L. V. Voronin, T. F. Chernyakovskaya

Fungal and Bacterial Decomposition of Dead Plants in Freshwater Ecosystems

The data on fungal and bacterial decomposition of dead plants in flowing and stagnant ecosystems are presented. Used methods and perspectives of the research are discussed.

Keywords: decomposition, fungi, bacteria, flowing waters, stagnant waters, ecosystems.

Грибы и бактерии доминируют в деструкции автохтонных и аллохтонных растительных субстратов – важнейшем этапе в цикле углерода и азота в водных экосистемах. Несмотря на то, что филогенетически грибы и бактерии очень далеки друг от друга, они часто существуют в одних экотопах и выполняют сходные экологические функции, в том числе деструкцию отмерших растений. Долгое время в гидробиологических и экологических исследованиях оценивали скорость и основные этапы общей деструкции, и только в последнее время стали интересоваться вопросом о взаимоотношениях грибов и бактерий, складывающихся в процессах деструкции, и о вкладе каждой из этих групп в данный процесс. Исследований в данном направлении совсем немного, кроме того, они очень разрозненны и противоречивы. В настоящей работе приводится обзор и анализ публикаций о роли и месте грибов и бактерий в разложении растительных субстратов в пресных водах.

Деструкция в лотических экосистемах

Первые наиболее подробные и сопоставимые исследования бактериальной и грибной деструкции были проведены в лотических экосистемах, преимущественно в лесных ручьях и малых реках. Основной растительный субстрат в них – погруженный листовый опад. Доминирующий грибной компонент деструкторов –

водные гифомицеты. Они быстро заселяют листья, через 2–3 недели наступает пик роста их биомассы, который через несколько недель резко снижается, по-видимому, из-за преобладания сложно разлагаемых соединений. Бактериальная биомасса проявляет тенденцию к стабилизации или увеличению при деструкции листьев [12, 15], на поздних стадиях процесса деструкции бактерии становятся доминантами [35]. Натурный эксперимент с искусственным обогащением воды ручья неорганическими соединениями азота и фосфора в течение 5 лет показал, что при этом увеличиваются показатели биомассы и продукции грибов, продукции и дыхания бактерий [34]. При исследованиях разложения древесины также выявили увеличение потери ее массы в 6,1 раза в течение двух лет, возрастание грибной биомассы и дыхания бактерий приблизительно в 4 раза, причем добавка азота и фосфора оказалась эффективнее для разложения органического вещества более низкого качества (высокий показатель соотношения C:N), чем для вещества с низким показателем соотношения C:N [16]. Экспериментальные и натурные исследования показали, что чем выше концентрация в воде ручьев и рек биогенных элементов: азота и фосфора, тем больше продукция бактерий, ассоциированных с разлагающимися листьями [18]. Помимо водных гифомицетов, в разложении листового опада в текучих водах участвуют водные аскомицеты, хитридиомицеты, оомицеты [10]. Кроме того, неоднократно отмечались терригенные микромицеты. Одни авто-

ры наблюдали их спороношение при инкубации в воде (*Alternaria*, *Fusarium* и др.), которая существенно снижается при понижении температуры воды [35], другие считали их транзитными, не проявляющимися в водной среде активности [30]. Если для грибов – деструкторов листового опада и древесины при исследованиях в ручьях указывались таксоны на видовом или более высоком уровне, то прокариоты обычно обозначали термином «бактерии», иногда указывали грамположительные или грамотрицательные формы. Редко приводилась их таксономическая принадлежность. М. Дес с соавт. выделили группу бактерий *Cytophaga-Flavobacterium-Bacteroidetes* с разлагающихся листьев [10], а К. Суберкропп и М. Клаг обнаружили преобладание грамотрицательных бактерий (*Flexibacter*, *Flavobacterium*, *Cytophaga*, *Achromobacter* и виды *Pseudomonas*) с разлагающихся листьев в лесном ручье [35]. Только М. Дес с соавт. были обнаружены среди прокариот актиномицеты, роль которых в процессе деструкции листьев в ручьях не исследована [10], в то же время, по мнению этих авторов, такие актиномицеты, как *Streptomyces*, *Micromonospora*, *Actinotadura*, *Pseudonocardia*, играют важную роль в разложении лигноцеллюлозы.

Исследования грибной и бактериальной деструкции погруженного листового опада в крупной реке показали, что они не имеют существенных отличий от аналогичных процессов в ручьях, то есть независимо от величины водотока возможно создать обобщенную схему деструкции в лотических экосистемах [5].

Исследования грибной и бактериальной деструкции макрофитов в лотических системах крайне скудны. Наши предварительные результаты показали, что в малой эвтрофной реке на первых этапах разложения листьев *Nuphar lutea* происходит уменьшение численности дрожжей по сравнению с их численностью на живых листьях, в то же время резко увеличивается численность митоспоровых, в основном терригенных, микромицетов. Исчезает большинство видов, характерных для комплексов грибов – экрисотрофов живых листьев, и происходит заселение листьев новыми колонизаторами (главным образом целомицетами рода *Phoma*), которые, подобно водным гифомицетам на погруженном листовом опаде, быстро занимают доминирующее положение. Численность микромицетов снижается на фоне снижения температуры воды,

оставаясь довольно высокой до конца октября. На начальных этапах деструкции листьев кубышки численность сапротрофных и целлюлозоразрушающих бактерий довольно высока, но при понижении температуры численность бактерий обеих групп снижается: в конце сентября на два порядка, в течение октября еще на один порядок. В эвтрофной лотической системе на кубышке водные гифомицеты замещаются терригенными микромицетами, адаптированными к водной среде, а функциональная роль бактерий, по-видимому, повышается [2].

Деструкция в лентических системах

Небольшое число работ посвящено изучению грибов на аллохтонном листовом опаде в озерах [1]. В целом деструкция растений в озерах и водноболотных угодьях идет медленнее, чем листьев наземного происхождения в ручьях, и, по мнению ряда исследователей, осуществляют ее, прежде всего, грибы, биомасса и продукция которых доминирует, подобно ситуации в ручьях [13, 20, 21].

Поскольку большая часть аллохтонного листового опада откладывается на дно в пределах 10 м от береговой линии, он может являться важным источником энергии для пищевой сети литоральной зоны [39].

Места затоплений и мелководья литоральной зоны уже давно признаны одними из наиболее продуктивных экосистем. Самыми продуктивными являются роды *Typha*, *Phragmites*, *Scirpus* и *Spartina*. Вклад таких растений в энергетические потоки озера в значительной степени зависит от протяженности и глубины литоральной и переходной зон. Если взять все водоемы, то окажется, что наиболее многочисленными являются малые озера (площадью менее 1 км²) и мелководные (глубина в среднем меньше 10 м). Потребление живых макрофитов обычно очень незначительно, и основная масса первичной продукции пополняет запасы детрита – мертвого углеродсодержащего материала.

Исследования процессов грибной и бактериальной деструкции растительных субстратов в озерах и других стоячих водоемах мало, а их результаты более противоречивы, чем полученные в лотических системах. Прежде всего, это связано с тем, что разными авторами проводились исследования в разных по уровню минерализации и трофическому статусу естественных и искусственных водоемах, при этом далеко не всегда в работах содержатся сведения об этих показателях. Кроме того, анализировали очень разнообразные по происхождению и качеству растительные субстраты. Если при исследованиях в водотоках обычно определяли так-

сономическую принадлежность деструкторов, то в водоемах нередко рассматривали только скорость деструкции и параметры, установленные для «грибов» и «бактерий» в целом, либо рассчитывали убыль массы субстрата, не разделяя вклад грибов и бактерий [13].

Считается, что из грибных деструкторов-макрофитов в стоячей воде в основном доминируют аскомицеты, многие из них встречаются в наземных местообитаниях. Литораль представляет собой переходную зону между сухопутными и водными местообитаниями, и деструкторы, возможно, адаптированы к изменению условий обитания [32]. Однако наши исследования показали массовое развитие водных гифомицетов в олиготрофных и дистрофных, а терригенных гифомицетов, способных развиваться в водной среде, в эвтрофных озерах [1]. Бактерии также вносят вклад в деструкцию детрита в стоячих водах [4].

На начальной фазе разложения гидрофита с плавающими листьями *Nymphoides peltata* в эксперименте, который продолжался 30 дней, установлена более значимая роль бактерий, чем грибов. Увеличение доли грибов отмечено только на последних этапах деструкции [8]. Автор полагает, что различия во вкладе бактерий и грибов в процесс деструкции могут быть вызваны химическим составом растения, а сдвиги от бактериальной деструкции к грибной могут происходить при снижении уровня рН. С разлагающихся листьев *N. peltata* в этом эксперименте были выделены представители грибоподобных организмов из отдела Oomycota: виды родов *Pythium* и *Saprolegnia*, а также указывается, что важным деструктором является паразитический гриб *Septoria villarsiae* Desm., другие таксоны грибов не указаны, не идентифицированы бактерии. Автор не приводит сведения о минерализации и трофическом статусе пруда, на базе которого проводились исследования, но, судя по составу беспозвоночных и некоторым другим косвенным показателям, водоем эвтрофный.

Одно из первых исследований совместного действия грибов и бактерий в качестве деструкторов было проведено на разлагающемся водном гиацинте *Eichhornia crassipes* в индийском тропическом озере [14]. Большинство бактерий (13 штаммов) грамотрицательные, факультативные анаэробы, способные разлагать полисахариды и протеины. Было выявлено 24 штамма грибов с преобладанием назем-

ных, 6 из которых активно включились в разрушение лигноцеллюлозы. Для выделения грибов и бактерий с использованием агаризованных питательных сред разлагающиеся листья отбирали из озера ежемесячно в течение полугода. Оценивали вклад бактерий и грибов в процессы деструкции в озере и в эксперименте, используя комбинации с антибактериальными или антигрибными агентами, а также без них в озерной воде. Бактериальный вклад в процессы деструкции возрастает после начальных 15 дней и становится основным, превосходя вклад грибов, который проявляется только после 30 дней от начала эксперимента. Авторы считают, что активность грибов на начальных этапах деструкции лимитирует щелочная реакция, и поселяются они на фрагментах субстрата, которые не были разрушены бактериями. Эти результаты свидетельствуют о доминировании бактерий и незначительном вкладе грибов в процессы деструкции растений в эвтрофных тропических водоемах.

Интересные данные приведены по результатам изучения деструкции тростника в искусственном соленом озере в Японии. Оно тоже эвтрофное (по фитопланктону), но с химическим составом воды и уровнем солености, не отличающимися от морской. Биомассу бактерий и грибов рассчитывали путем микроскопирования после окрашивания гомогената листьев в стерильной воде. Селективным чашечным методом устанавливали наличие целлюлолитических и ксиланолитических бактерий и грибов, таксономическая принадлежность тех и других не определялась. Установлено, что с начала погружения в воду листьев тростника (в сетчатых мешочках "litter bags") популяция грибов, возможно, терригенных, появившихся на листьях в воздушной среде, была значительна. Она быстро исчезла при увеличении численности целлюлолитических и ксиланолитических бактерий, но затем через 150 дней резко возрастала за счет грибов с такими же, как у бактерий, ферментативными возможностями. Таким образом, делается вывод о доминировании бактерий на начальной фазе деструкции листьев тростника, а грибов – на более поздней [38]. Также было установлено, что в водных и наземных условиях деградацию лигноцеллюлозных субстратов осуществляет бактериальная группа *Cytophaga-Flavobacterium-Bacteroidetes*, которая была выявлена в качестве доминантной в отложениях соленых маршей и на последних стадиях разложения *Spartina alterniflora* [23].

Более выраженное преобладание бактериальной деструкции обнаружено при исследованиях в заболоченной с преобладанием тростника литорали эв-

трофного меромиктического озера умеренных широт (Швейцария) на высоте 499 м над уровнем моря [9]. Определяли бактериальную продукцию лейциновым методом, биомассу бактерий с помощью ультразвукового отделения клеток и окрашивания для эпифлуоресцентной микроскопии; биомассу грибов – по эргостеролу. Таксономическая принадлежность грибов и бактерий не определялась. Было установлено, что продуктивность бактерий значительно превосходит продуктивность грибов в разлагающихся частях растений на дне озера, а это, в свою очередь, контрастирует с доминированием грибов на погруженном листовом опаде в водотоках и на мертвых частях гидрофитов в воздушной среде. По мнению авторов, бактериальная продукция преобладает по весу даже над высоким уровнем грибной продукции грибов за счет высокой скорости роста и удвоения биомассы.

Интересные результаты получены при исследовании деструкции одного субстрата – придонных остатков *Typha angustifolia* – в пределах ветландов прибрежий озера Эри, но в двух точках, различающихся гидрологически: в первой остатки рогоза постоянно находились под водой, во второй – обнажались на воздухе [37]. Бактериальная биомасса и продукция была достоверно выше в первом случае. Биомасса и продукция грибов, наоборот, была выше на обнажающихся остатках. Ферменты бактерий, способствующие высвобождению фосфора, азота и углерода, проявляли себя столь же активно, как и при увеличении биомассы и продукции грибов в точке с периодически обнажающимся субстратом. Величина дыхания бактерий сначала была одинаковой в обеих точках, но повышалась в точке с постоянным погруженным положением остатков рогоза до окончания периода исследований. Несмотря на большее количество микробной биомассы, продукцию и активность в точке с постоянно погруженным субстратом, динамика потери веса растительными остатками была сходной. Это позволяет предположить, что больший метаболический потенциал микробиоты в варианте с обнажающимся субстратом возмещает неоптимальные внешние условия (изменения обводненности). Поскольку потеря веса растительных остатков в обеих точках одинакова, наблюдаются различия в динамике движения азота, фосфора и углерода в водных системах.

Разные выводы о вкладе грибов и бактерий в процессы деструкции растительных субстратов в водной среде, вероятно, не следует делать, основываясь на величине биомассы. Гораздо важнее выяснить ферментативные возможности и их реализацию деструкторами [24].

Известно, что сапротрофные микроорганизмы синтезируют внеклеточные ферменты для деструкции. В целом грибы обладают большими ферментативными возможностями, чем бактерии [19]. Имея мицелиальное строение, грибы наиболее часто заселяют относительно большие единицы растительных остатков, в то же время известна обратная корреляция между размером частиц и продукцией и биомассой бактерий [33]. Внеклеточная ферментативная активность грибов коррелирует с размерами частиц субстрата, подтверждая доминирование грибов. Однако продуцирование целлюлолитических и гемицеллюлолитических ферментов встречается и у бактерий. В небольшом числе случаев был показан вклад бактерий как первичных деструкторов лигнина [7]. Деструкцию тростника, как было выяснено, осуществляют целлюлолитические и ксиланолитические ферменты, вырабатываемые и бактериями, и грибами [24].

Взаимоотношения грибов и бактерий

Экологические взаимоотношения между грибами и бактериями (организмами или популяциями) могут быть синэргетическими (позитивными), либо антагонистическими (в форме прямой или опосредованной конкуренции), либо нейтральными. Взаимодействие между сапротрофными бактериями и грибами, выполняющими сходные экологические функции, развилось в течение длительного времени, поэтому между ними более вероятна конкуренция.

Синергизм был обнаружен между ними, но механизм его не всегда известен. Например, выделения внеклеточных ферментов могут быть выгодны не только для их продуцентов, но и для других организмов; продуценты не используют полностью все ферменты, что доказано для грибов. Ферментативная активность грибов может также давать не прямой эффект. Размягчая ткани растений и пронизывая их гифами, грибы могут способствовать развитию бактерий, увеличивая пригодную для них площадь специфического субстрата [36]. Однако взаимоотношения между сапротрофными микроорганизмами не всегда синергичны. Несмотря на то, что бактерии и грибы используют лимитированные ресурсы, прямую конкуренцию за ресурсы обнаруживали редко. Более часто встречается антагонизм в виде «химической борьбы», включая продуцирование антибиотических веществ как грибами, так и

бактериями. Так, тестировали культуральный фильтрат 28 изолятов водных гифомицетов пяти видов на ингибирование бактериального роста 16 граммотрицательных бактерий, дающих 6 морфотипов колоний. Ингибирование бактериального роста наблюдалось у 20 % комбинаций. При этом рассчитывали потерю массы листьев, биомассу грибов и бактерий, продуцирование конидий, дыхание в вариантах, различающихся по концентрации азота и фосфора. Значительная грибная антагонистическая активность проявлялась в чашках Петри, но не обнаруживалась в микрокосмах, причем чем выше была концентрация азота и фосфора (что соответствует эвтрофному статусу), тем больше наблюдаемая бактериальная продукция. Взаимодействие между бактериями и водными гифомицетами, по-видимому, было слабо выражено и не влияло на доминирование грибов в деструкции погруженного листового опада [18]. Эксперимент с культурами 29 видов водных гифомицетов показал, что 35 % фильтратов обладают антибактериальным действием. Следует отметить, что различные антибиотические вещества, продуцируемые водными гифомицетами, либо почти полностью выделяются в среду, либо ассоциированы с мицелием вследствие слабой растворимости [3, 17].

Методы исследования и перспективные направления

Деструкция отмерших растений и детрита начинается микроорганизмами. Ранее исследования этих процессов проводились с использованием подходов, первоначально разработанных почвенными экологами. Растительный материал собирали, высушивали и предварительно взвешенные порции инкубировали в мешочках; как правило, мешочки (litter-bags) имели разную величину ячеек (то есть значение величины ячеек в эксперименте не принимали во внимание). Периодически отдельные мешочки вынимали, определяли массу детрита и его химический состав. В таких условиях деструкция отличается от естественных процессов в водоеме, некоторые их модификации могут полностью изменить свое естественное направление.

У макрофитов с плавающими на поверхности воды листьями разложение начинается, когда листья еще остаются в контакте с воздухом. Дэвис и ван дер Вальк подчеркивали, что,

исследуя любую стадию разложения таких макрофитов, необходимо учитывать, что этот процесс начинается в воздушной среде, а заканчивается в водной [11]. Или, как отмечалось [26], разложение начинается на стадии сухостоя (отмирание в вертикальном положении).

При погружении листьев *Spartina alternifolia* в мешочки после высушивания или измельчения до состояния порошка, наблюдали доминирование бактерий, а грибы, как предполагалось, играли незначительную роль. Это явно противоречило микроскопическим исследованиям свежих образцов листьев (отобранных непосредственно из естественной среды), на которых была обнаружена высокая плотность грибных репродуктивных структур в форме плодовых тел. С. Ньюэл с соавт. разрешили этот парадокс простым методом [27, 28]. Они погружали в воду связку листьев *Sp. alternifolia* без высушивания и сравнили их судьбу с такими же, но высушенными листьями в погруженных мешочках. Когда процессы разложения протекали в условиях, в большей степени приближенных к естественным, то в состоянии сухостоя биомасса грибов значительно превышала биомассу бактерий.

Большинство ранних работ были сделаны на соленых водоемах, аналогичные выводы применимы также для пресноводных болот и литоральных зон озер. Было показано, что в болоте (штат Джорджия) грибная продукция превышает бактериальную на листьях *Carex walteriana*, разлагающихся в естественных условиях в воздушной среде [29]. Когда листья погружаются в воду и распадаются на фрагменты, на них преобладают бактерии. Остатки макрофитов, произрастающих в воздушной среде, долгое время рассматривали как субстрат для развития разнообразных сообществ наземных аскомицетов и анаморфных грибов, состав которых изменяется в предсказуемом направлении, когда субстрат погружается в воду. Грибы, развивающиеся на расположенных в воздушной среде частях макрофитов, имеют выраженную устойчивость к иссушающему воздействию воздуха (ксеротолерантность) как адаптацию к условиям существования. Грибы на макрофитах, плавающих на поверхности воды (*Juneus effusus*), приспособливают концентрацию своих осморегулирующих полиолов и трегалоз к значениям водного потенциала в листьях растений [22].

Экологи игнорируют первую «воздушную» фазу деструкции и концентрируют свое внимание на изучении субстратов, погруженных в воду в мешочках [31]. Однако исследования показали, что разложение листьев *Typha latifolia* начинается зна-

чительно раньше окончания вегетации и что большинство опадающих и отмирающих листьев теряет вес еще в прикрепленном к растению состоянии в воздушной среде [6]. Некоторые листья оставались в состоянии сухостоя и находились на растении всю зиму, а 10–20 % из них оставались на растениях в течение 1 года, демонстрируя таким образом пролонгированную воздушную фазу. Уровень содержания эргостерола (показатель биомассы грибов) был в 6 раз выше на листьях, разлагающихся в естественных условиях в воздушной среде, чем на предварительно высушенных листьях, погруженных в воду в мешочках.

Исследователями был установлен более высокий уровень эргостерола в надземной (воздушной) среде, чем в условиях естественного затопления отдельных частей *Phragmites australis*, *Schoenoplectus lacustris*, *Nupha lutea* в 10 шведских озерах. Большинство изменений в микробном разнообразии обусловлено свойствами субстрата (растительных тканей), гораздо меньше связано с различиями в химическом составе воды [25]. Однако, вероятно, различия химического состава воды в этом исследовании были не столь велики, чтобы стать ведущим фактором формирования состава деструкторов. Нами было доказано, что при возникновении комплексов грибов на отмерших растительных субстратах ведущим является фактор трофического статуса малых озер [1]. При проведении подобных исследований также следует иметь в виду, что методы, базирующиеся на определении эргостерола, позволяют учитывать только «высшие» грибы и не принимают во внимание вклад других групп грибов и грибоподобных организмов [39].

В последнее время наиболее часто для определения биомассы грибов применяют измерение количества эргостерола. До этого био-

массу вычисляли с использованием микроскопической техники, тестирования на АТФ, хитин и глюкозамин, но эти методы не были удовлетворительными. Эргостеролы – это мембранные липиды, присущие всем настоящим грибам. Они редко обнаруживаются у других организмов, кроме небольшого количества водорослей и простейших. Так как эргостерол – компонент клеточной мембраны, его количество коррелирует с биомассой грибов. Однако установлено, что эргостерол показывает не только живые клетки, но необыкновенно стабилен в мертвых гифах и клетках грибов. С другой стороны, на солнечном свете он разрушается очень быстро [24].

Количество бактерий в природных образцах обычно рассчитывают путем окрашивания флюорохромом и последующего микроскопирования после сбора клеток на фильтре. Для расчета биомассы необходимо измерить объем клеток. Для измерения биомассы бактерий, ассоциированных с отмершими растениями в водной среде и детритом, хорошие результаты дает применение ультразвука и окрашивание перед микроскопированием [24].

Различаясь по своим возможностям продуцировать ферменты, бактерии и грибы предположительно образуют различные продукты разложения. Очень мало работ по исследованию образования специфических продуктов деструкции, появляющихся при разложении лигнина, не рассматривалась при этом роль различных организмов.

Большинство исследовательских работ выполнено в соленых и пресноводных эвтрофных лентических экосистемах. Нами установлена четкая зависимость формирования комплексов грибов-деструкторов от трофического статуса озер [1]. Можно ожидать значимых результатов и при исследовании бактериальной и грибной деструкции макрофитов и листового опада в разнотипных водоемах в пределах однородных ландшафтов в разных географических зонах.

Библиографический список

1. Воронин, Л. В. Микобиота малых озер тундровой и лесной зон [Текст] / Л. В. Воронин. – Ярославль : Изд-во ЯГПУ, 2010. – 156 с.
2. Воронин, Л. В. Сукцессии комплексов микроорганизмов на разлагающихся листьях *Nuphar lutea* в малой реке Латке [Текст] / Л. В. Воронин, Т. Ф. Черняковская // Ярославский педагогический вестник. Физико-математические и естественные науки. – 2010. – № 1. – С. 87–91.
3. Гулис, В. И. Водные гифомицеты в культуре. II. Динамика роста и продукция антибиотических веществ / В. И. Гулис., А. И. Стефанович. – Весці нацыянальнай Акадэміі навук Беларусі. Сер. Біял. навук. – 1998. – № 4. – С. 112–115.
4. Anesio A. M. The role of free and attached microorganisms in the decomposition of estuarine macrophyte detritus / A. M. Anesio, P. C. Abreu, B. A. Biddanda. - Estuar. Coast. Shelf Sci. - 2003. - Vol. 56. - P. 197–201.
5. Baldy V. Bacteria, fungi and the breakdown of litter in a large river / V. Baldy, M. O. Gessner., E. Chauvet. – Oikos. – 1995. – Vol. 74. – № 1. – P. 93–102.
6. Bärlocher F. Geratology and decomposition of *Typha latifolia* and *Lythrum salicaria* in a freshwater marsh / F. Bärlocher, N.R. Biddiscombe. – Arch. Hydrobiol. – 1996. – Vol. 136. – P. 309–325.
7. Benner R. Relative contribution of bacteria and fungi to rates of degradation of lignocellulosic detritus in salt-marsh sediments / R. Benner, S.Y. Newell, A. E.

- Maccubbin, R. E. Hodson. – Appl. Environ. Microbiol. – 1984. – Vol. 48. – P. 36–40.
8. Brock T.C.M. Aspects of the decomposition of *Nymphoides peltata* (Gmel.) O. Kuntze (Menyanthaceae) / T. C. M. Brock. – Aquatic Botany. – 1984. – Vol. 19. – P. 131–156.
9. Buesing N. Benthic bacterial and fungal productivity and carbon turnover in a freshwater marsh / N. Buesing, M. O. Gessner. – Appl. Environ. Microbiol. – 2006. – Vol. 72. – № 1. – P. 596–605.
10. Das M. Diversity of fungi, bacteria, and actinomycetes on leaves decomposing in a stream / M. Das, T. V. Royer, L. G. Leff. – Applied and Environmental Microbiology. – 2007. – Vol. 73. – № 3. – P. 756–767.
11. Davis C. The decomposition of standing and fallen litter of *Typha glauca* and *Scirpus fluviatilis* / C. Davis, A. van der Valk. – Can. J. Bot. – 1978. – Vol. 56. – P. 662–675.
12. Findlay S.E.G. Microbial growth and detritus transformations during decomposition of leaf litter in a stream / S. E. G. Findlay, T. L. Arsuffi. – Freshwater Biology. – 1989. – Vol. 21. – № 2. – P. 261–269.
13. Findlay S. Comparison of detritus dynamics in two tidal freshwater wetlands / S. Findlay, K. Howe, H. K. Austin. – Ecology. – 1990. – Vol. 71. – № 1. – P. 288–295.
14. Gaur S. Relative contributions of bacteria and fungi to water hyacinth decomposition [Текст] / S. Gaur, P. K. Singhal, S. K. Hasija. – Aquatic Botany. – 1992. – Vol. 43. – P. 1–15.
15. Gessner M. Importance of stream microfungi in controlling breakdown rates of leaf litter / M. Gessner, E. Chauvet. – Ecology. – 1994. – Vol. 75. – № 6. – P. 1807–1817.
16. Gulis V. Effects of nutrient enrichment on the decomposition of wood and associated microbial activity in streams / V. Gulis, A. D. Rosemond, K. Suberkropp, H. S. Weyers, J. P. Benstead. – Freshwater Biology. – 2004. – Vol. 49. – P. 1437–1447.
17. Gulis V.I. Antibiotic effects of some aquatic hyphomycetes / V. I. Gulis, A. I. Stephanovich. – Mycol. Res. – 1999. – Vol. 103. – Pt. 1. – P. 111–115.
18. Gulis V. Interaction between stream fungi and bacteria associated with decomposing leaf litter at different levels of nutrient availability / V. Gulis, K. Suberkropp. – Aquat. Microb. Ecol. – 2003. – Vol. 30. – P. 149–157.
19. Kirk T. K., Farrell R. L. Enzymatic «combustion»: the microbial degradation of lignin / T. K. Kirk., R. L. Farrell – Annu. Rev. Microbiol. – 1987. – Vol. 41. – P. 465–505.
20. Kominkova D. Microbial biomass, growth, and respiration associated with submerged litter of *Phragmites australis* decomposing in a littoral reed stand of a large lake / D. Kominkova, K. A. Kuehn., N. Busing, D. Steiner, M. O. Gessner. – Aquat. Microb. Ecol. – 2000. – Vol. 22. – P. 272–282.
21. Kuehn K. A. Microbial biomass and production associated with decaying leaf litter of the emergent macrophyte *Juncus effuses* / K. A. Kuehn., M. J. Lemke, K. Suberkropp, R. G. Wetzel. – Limnol. Oceanogr. – 2000. – Vol. 45. – P. 862–870.
22. Kuehn K.A. Osmoregulatory responses of fungi inhabiting standing litter of the freshwater emergent macrophyte *Juncus effuses* / K. A. Kuehn., P. F. Churchill., K. Suberkropp. – Appl. Environ. Microbiol. – 1998. – Vol. 64. – P. 607–612.
23. Lydell C. A population survey of the members of the phylum *Bacteroidetes* isolated from salt marsh sediments along the east coast of the United States / C. Lydell., L. Dowell, M. Sikaroodi, P. Gillevet, D. Emerson / – Microb. Ecol. – 2004. – Vol. 48. – P. 263–273.
24. Mille-Lindblom C. Interactions between bacteria and fungi on aquatic detritus – causes and consequences / C. Mille-Lindblom. – Digital comprehensive summary of Uppsala Dissertation from the Faculty of science and technology 46. – Uppsala, 2005. – 42 pp.
25. Mille-Lindblom C. Litter-associated bacteria and fungi: a comparison of biomass and communities across lakes and plant species / C. Mille-Lindblom, H. Fisher, K. J. Travnik. – Freshw. Biol. – 2006. – Vol. 51. – P. 730–741.
26. Newell S. Y. Decomposition of a salt-marsh grass: methodology and dynamics of microbial assemblages / S. Y. Newell. – Adv. Microb. Ecol. – 1993. – Vol. 13. – P. 301–326.
27. Newell S. Y. Litterbags, leaf tags, and decay of nonabscised intertidal leaves / S. Y. Newell., R. Fallon. – Can. J. Bot. – 1989. – Vol. 67. – P. 2324–2327.
28. Newell S. Y. Decomposition and microbial dynamics for standing, naturally positioned leaves of the salt-marsh grass *Spartina alterniflora* / S. Y. Newell, R. Fallon. – Mar. Biol. – 1989. – Vol. 101. – P. 471–481.
29. Newell S. Y. Productivities of microbial decomposers during early stages of decomposition of leaves of a freshwater sedge / S. Y. Newell., M. A. Moran., R. Wicks., R. E. Hodson. – Freshw. Biol. – 1995. – Vol. 34. – P. 135–148.
30. Park D. On the ecology of heterotrophic microorganisms in freshwater / D. Park. – Trans. Brit. Mycol. Soc. – 1972. – Vol. 58. – Pt. 2. – P. 291–299.
31. Polunin N. V. C. The decomposition of emergent macrophytes in fresh water / N. V. C. Polunin. – Advances in ecological research (Eds. A. MacFadyen, E. D. Ford). – Vol. 14. – New York: Academic Press, 1984. – P. 115–166.
32. Shearer C. A. The freshwater Ascomycetes / C. A. Shearer. – Nova Hedwigia. – 1993. – Vol. 56. – P. 1–33.
33. Sinsabaugh R. L. Microbial production, enzyme activity, and carbon turnover in surface sediments of the Hudson river estuary / R. L. Sinsabaugh, S. Findlay. – Microb. Ecol. – 1995. – Vol. 30. – P. 127–141.
34. Suberkropp K. Ecosystem and physiological scales of microbial responses to nutrients in a detritus-

based stream: results of a 5-year continuous enrichment / K. Suberkropp, V. Gulis, A. D. Rosemond, J. P. Benstead. – Limnol. Oceanogr. – 2010. – Vol. 55. – № 1. – P. 149–160.

35. Suberkropp K., Klug M. J. Fungi and bacteria associated with leaves during processing in a woodland stream / K. Suberkropp, M. J. Klug. – Ecology. – 1976. – Vol. 57. – № 4. – P. 707–719.

36. Suberkropp K. The maceration of deciduous leaf litter by aquatic hyphomycetes / K. Suberkropp, M. J. Klug. – Can. J. Bot. – 1980. – Vol. 58. – P. 1025–1031.

37. Su R. Microbial dynamics associated with decomposing *Typha angustifolia* litter in two contrasting lake Erie coastal wetlands / R. Su, R. N. Lohnel, K. A. Kuehn, R. Sinsabaugh, R. K. Neely. – Aquat. Microb. Ecol. – 2007. – Vol. 46. – P. 295–307.

38. Tanaka Y. Microbial decomposition of reed (*Phragmites communis*) leaves in a saline lake / Y. Tanaka. – Hydrobiologia. – 1991. – Vol. 220. – P. 119–129.

39. Wurzbacher C.M. Fungi in lake ecosystems / C. M. Wurzbacher, F. Bärlocher, H.-P. Grossart. – Aquat. Microb. Ecol. – 2010. – Vol. 59. – P. 125–149.