

Т. Ф. Черняковская, Л. В. Воронин**Распространение грибов-деструкторов растительных субстратов
в эвтрофирующемся водоеме**

Изучалось распространение сапротрофных грибов-деструкторов растений в пресноводном водоеме мезотрофного типа. Определяли динамику численности и таксономический состав микромицетов на разлагающемся растительном материале автохтонного и аллохтонного происхождения разными методами. Анализируется степень участия грибов в деградации растений.

Ключевые слова: сапротрофные микромицеты, водные гифомицеты, грибоподобные организмы, оомицеты, хитридиомицеты, деградация растительного материала, эвтрофирующий водоем.

T. F. Chernyakovskaya, L. V. Voronin**Occurrence of decompositional fungi on plant substrata in the eutrophic reservoirs**

Saprotrophic plant decompositional fungi were investigated in the freshwater mesotrophic reservoir. The numbering dynamics and taxonomical composition of micromycetes on decomposing autochthonous and allochthonous plant substrata were clearly defined by using different methods. The degree of the fungal contribution in decomposition of submerged plants were analysed.

Keywords: saprotrophic micromycetes, aquatic hyphomycetes, fungi-like organisms, oomycetes, chytridiomycetes, decomposition of plants, an eutrophic reservoir.

Антропогенное эвтрофирование водоемов, связанное с повышенным поступлением биогенов, имеет глобальный характер и представляет собой одну из важнейших экологических проблем современности. Микроорганизмы-деструкторы осуществляют минерализацию органических соединений, способствуя естественному самоочищению водоемов. Известно, что в наземных условиях основными разрушителями растительных остатков являются грибы. Бактерии сопутствуют грибам, принимая на себя ряд важных функций [5, 7, 8].

В водоемах микробиологическая деструкция растений изучается крайне мало [1, 3, 4]. Известно лишь, что с разлагающимися растениями связаны сапротрофные представители истинно-водных грибов хитридиомицетов и грибоподобных организмов оомицетов, колонизирующих разлагающиеся водоросли в составе фитопланктона, листовым опадом и фрагменты гидрофитов, а также вторично-водные грибы – водные гифомицеты, заселяющие листовую опад, отмершие плавающие и погруженные листья макрофитов. Развитие последних прекращается по мере возрастания трофности водоема [3, 4, 6]. Логично предположить, что среди них следует искать потенциальных деструкторов мортмассы растений в водной среде.

Кроме того, слабо изучены вопросы, связанные с совместным участием бактерий и микроскопических грибов в деструкционных процессах [4, 5].

Ранее нами было показано, что в мезотрофном пресноводном водоеме, входящем в систему прудов водохранилища-охладителя Ярославской (Ляпинской) ГРЭС Заволжского района г. Ярославля, на разлагающихся листьях макрофитов и талломах цианобактерий наблюдается сукцессия бактерий эпифитно-сапротрофного комплекса, которая характеризуется увеличением численности прокариот и последовательной сменой эколого-трофической группы эккрисотрофов бактериями гидролитического комплекса. Установлено, что деградацию мортмассы растений осуществляет тот же прокариотный блок, что и в наземных экосистемах [14, 15].

В настоящей работе приводится анализ результатов по изучению распространения грибов-деструкторов растений в этом же водоеме, полученных различными методами, при разложении растений из разных групп – низших (водоросли) и высших, создающих пополнение водоема органическим веществом автохтонного (водокрас, тростник) и аллохтонного происхождения (листья березы), а также целенаправленного исследования по выявлению водных грибов и грибоподобных организмов (гифомицетов, оомицетов

и хитридиомикетов) на листовом опаде березы разной степени разложения.

Изучались динамика численности и таксономический состав сапротрофных микроскопических грибов:

– развивающихся в водоеме на листьях прибрежно-водного растения тростника обыкновенного (*Phragmites australis*) и плавающего по поверхности воды водокраса лягушачьего (*Hydrocharis morsus-ranae*), живых и в разной степени разложившихся. Материал для исследования отбирали в сентябре, октябре, ноябре и мае;

– талломах нитчатых водорослей (*Spirogyra*, *Cladophora*, *Vaucheria*) и тростника обыкновенного (*Phragmites australis*), собранных в июле в период активной вегетации, и разлагающихся в лаборатории в условиях повышенной влажности в модельном эксперименте.

Для выявления грибов использовали метод посева из серийных разведений на сусло-агар и среду Чапека (рН 5,0) [10, 12].

Для выявления и идентификации водных и воздушно-водных гифомицетов использовали листовую опад березы. Материал для исследования собирали дважды: в сентябре и в начале ноября с деревьев, поверхности суши (верхний и нижние слои опавших листьев), с поверхности воды и со дна водоема.

Листья исследуемых растений тщательно промывали в водопроводной и дистиллированной воде и пробочным сверлом высекали из них диски. Диски инкубировали в стерильных чашках Петри на стерильной, смоченной водой фильтровальной бумаге – в условиях «влажной камеры» (для выявления воздушно-водных микромицетов), а также в контейнерах со стерильной водой (высота слоя воды 1,5–2 см) для выявления водных микромицетов. В каждую чашку или контейнер помещали по десять дисков. Каждый вариант опыта ставили в трех повторностях. Регистрировали частоту встречаемости видов [2, 13].

При отборе образцов непосредственно из водоема на тростнике и водокрасе численность микромицетов в течение всего эксперимента практически не изменялась (Табл. 1).

Таблица 1. Численность микромицетов на тростнике обыкновенном и водокрасе лягушачьем в КОЕ/г

Сроки отбора образцов	Тростник	Водокрас
сентябрь	$6,4 \cdot 10^4$	$3,6 \cdot 10^4$
октябрь	$11,5 \cdot 10^5$	$3,2 \cdot 10^4$
ноябрь	$13,3 \cdot 10^4$	$5,4 \cdot 10^4$
май	$5,4 \cdot 10^4$	*

Условные обозначения: * – не определяли

На образцах водорослей и тростника в модельном эксперименте отмечено понижение численности грибов (Табл. 2). На водорослях количество микромицетов уменьшалось с $3,6 \cdot 10^5$ до $2,0 \cdot 10^4$ КОЕ/г. На тростнике первоначальное повышение численности грибов с $1,0 \cdot 10^4$ до $1,3 \cdot 10^6$ КОЕ/г сменялось ее снижением на один порядок на последнем этапе эксперимента до $1,1 \cdot 10^4$.

Таблица 2. Численность микромицетов на зеленых водорослях и тростнике обыкновенном в модельном эксперименте в КОЕ/г

Дата посева	Водоросли	Тростник обыкновенный
05.02.11	$3,6 \cdot 10^5$	$1,0 \cdot 10^4$
13.02.11	$2,2 \cdot 10^5$	$9,2 \cdot 10^5$
21.02.11	$1,7 \cdot 10^4$	$1,3 \cdot 10^6$
29.03.11	$2,0 \cdot 10^4$	$1,1 \cdot 10^4$

Количество выявленных видовых таксонов на всех субстратах также было небольшим и снижалось в ходе эксперимента.

На тростнике и водокрасе, разлагающихся в водоеме, микобиота была представлена терригенными грибами. На первых этапах (сентябрь, октябрь) доминировали представители родов *Phoma*, *Trichoderma* и *Fusarium*, в октябре – родов *Phoma* и *Cladosporium*, в ноябре – на фоне доминирования грибов рода *Cladosporium*, обнаружены единичные целомицеты рода *Stagonospora* и аскомицеты рода *Leptosphaeria*.

Аналогичная закономерность получена при изучении деструкции тростника и нитчатых водорослей в модельном эксперименте (Табл. 3).

Максимальное видовое разнообразие микромицетов на тростнике зафиксировано через неделю от начала эксперимента. Возможно, что во влажной среде началось развитие терригенных грибов, находящихся на поверхности воздушно-сухих листьев в момент отбора образцов тростника. Постепенно они были элиминированы, не находя подходящих условий существования.

На водорослях видовое разнообразие микромицетов было значительно больше. Вероятно, это связано с меньшим развитием механических тканей и отсутствием кутикулы у низших растений. Максимальное видовое разнообразие выявлено в начале эксперимента при исследовании материала, отобранного непосредственно из водоема (девять видовых таксонов). В дальнейшем выявляли по четыре–пять видовых таксонов, на заключительном этапе эксперимента – один.

Анализ видового состава показывает, что все выделенные штаммы относятся к экологической группировке терригенных сапротрофных грибов.

Они не способны развиваться в водной среде и попадают в водоем вместе с растениями или поверхностными стоками. Исключением являются эврибионты *Phialophora alba* Beyma, *Fusarium* sp., *Acremonium kiliense* Grütz, которые проявляют способность к спороношению (т. е. развиваются) в воде.

Полученные нами результаты свидетельствуют о том, что в исследуемом мезотрофном водоеме

сукцессии микромицетов в ходе деградации растений не происходит: по мере разложения листьев и талломов нарастания численности нет, таксономическое разнообразие снижается. Важным результатом является полное отсутствие водных грибов и грибоподобных организмов (гифомицетов, хитридиомицетов и оомицетов) – основных грибов-деструкторов растений в водоемах.

Таблица 3. Таксономический состав микромицетов на мортмассе тростника обыкновенного и зеленых водорослей выявленных в модельном эксперименте

Дата посева	Тростник обыкновенный	Нитчатые водоросли
5.02.11	<i>Phialophora alba</i>	<i>Aureobasidium pullulans</i> (dBy.) Arnaud var. <i>pullulans</i> Hermanides-Nijhof <i>Aureobasidium pullulans</i> (dBy.) Arnaud var. <i>melanigenum</i> Hermanides-Nijhof <i>Acremonium strictum</i> W.Gams <i>Cladosporium sphaerospermum</i> Penzig <i>Cladosporium macrocarpum</i> Preuss <i>Rhizopus nigricans</i> Ehrenb. <i>Penicillium</i> sp. <i>Fusarium</i> sp. <i>Aspergillus</i> sp.
13.02.11	<i>Trichoderma viride</i> Pers. Ex S.F. Gray <i>Hormonema dematoides</i> Lagerb. et Melin <i>Fusarium</i> sp. <i>Penicillium</i> sp. <i>Phialophora</i> sp.	<i>Aspergillus flavus</i> Link <i>Cladosporium sphaerospermum</i> <i>Cladosporium avellaneum</i> de Vries <i>Penicillium</i> sp.
21.02.11	<i>Penicillium</i> sp.	<i>Trichoderma viride</i> <i>Acremonium strictum</i> <i>Penicillium</i> sp. <i>Cladosporium</i> sp.
29.03.11	<i>Acremonium kiliense</i> <i>Mucor hiemalis</i> Wehmer	<i>Trichothecium roseum</i> (Pers.) Link <i>Penicillium</i> sp.

Поскольку методом посева выделить водные и воздушно-водные микроскопические грибы в исследуемом водоеме на талломах водорослей и листьях прибрежно-водных (тростник) и водных (водокрас) макрофитов не удалось, было проведено исследование по выявлению этих организмов методом накопительной культуры на дисках, высеченных непосредственно из листа. Изучался листовой опад березы, т. к. известно, что водные гифомицеты – основные деструкторы растений в водной среде – активно колонизируют листовой опад древесных пород, произрастающих на берегу водоемов и попадающих в него с поверхности суши [3, 6].

Настоящий эксперимент проводился для выявления и изучения характера распределения сапротрофных микроскопических грибов, ассоциированных с растениями, на суше и в водоеме, а также для выделения водных микроскопических грибов из исследуемого водоема. Исследовались зеленые листья березы с деревьев, желтые опавшие листья с поверхности суши и почерневшие – из нижнего слоя подстилки, желтые листья, плавающие на поверхности воды и листья со дна водоема (Табл. 4, 5).

Таблица 4. Таксономическое разнообразие и частота встречаемости микромицетов, выделенных методом накопительной культуры (образцы от 30.09.2012)

Субстрат	Условия инкубации дисков	
	На фильтровальной бумаге	В слое воды
Зеленые листья с деревьев	<i>Alternaria alternata</i> (Fr.) Keissl. – 100 % <i>Periconia</i> sp. – 100 % <i>Cladosporium herbarum</i> (Pers.) Link – 33 % <i>Stemphyllium</i> sp. – 10 %	–
Желтые листья с поверхности суши	<i>Alternaria alternata</i> – 100 % <i>Cladosporium herbarum</i> – 100 % <i>Thysanophora</i> sp. – 33 % Стерильный мицелий – 33 %*	Стерильный мицелий 20 % р. <i>Saprolegnia</i> – 7 %
Нижний слой побуревших листьев	<i>Septonema</i> sp. – 23 % Стерильный мицелий – 7 %	Стерильный мицелий – 10 %
Листья, плавающие по поверхности воды	Стерильный мицелий – 50 %	Стерильный мицелий – 67 %
Листья со дна водоема	–	–

Стерильный мицелий* – означает, что идентифицировать данные микромицеты невозможно, т.к. в данных условиях они не споронуют, что возможно и в естественных условиях;

– микромицеты не выявлены.

Таблица 5. Таксономическое разнообразие и частота встречаемости микромицетов, выделенных методом накопительной культуры (образцы от 01.11.2012)

Субстрат	Условия инкубации дисков	
	На фильтровальной бумаге	В слое воды
Листья, плавающие по поверхности воды	Стерильный бесцветный мицелий – 10 %	–
Листья со дна водоема	Стерильный темноокрашенный мицелий – 27 %	–

В настоящем эксперименте наблюдается закономерность, аналогичная описанной выше. Сукцессии грибов на исследуемых субстратах нет, их таксономическое разнообразие снижается, грибы-деструкторы растений не обнаружены. Полученные результаты свидетельствуют о ведущей роли прокариот в деградации растительной массы в эвтрофирующихся водоемах.

Таким образом, нами показано, что в ходе деструкции мортмассы растений эвтрофирующегося пресноводного водоема наблюдается сукцессия бактерий, которая характеризуется высокими показателями численности этих организмов, увеличением их таксономического разнообразия, по-

степенным увеличением количества прокариот с гидролитическими свойствами [15]. Численность мицелиальных грибов на протяжении всего периода исследования была стабильно низкой, таксономическое разнообразие снижалось. Доминировали терригенные грибы, не проявляющие функциональную активность в водной среде. Водные грибы – деструкторы растений не обнаружены.

Результаты исследований показывают, что ведущую роль в деструкционных процессах эвтрофирующихся озер осуществляет прокариотный блок микроорганизмов. Вклад грибов в трансформацию растительной мортмассы является гораздо менее значительным.

Библиографический список

1. Белова, М. А. Процессы бактериальной деструкции макрофитов в озерах разного типа [Текст]: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Институт гидробиологии АМУСССР / М. А. Белова. – Киев, 1989.
2. Бодягин, В. В. Водные и водно-воздушные гифомицеты города Москвы и некоторых территорий Московской области [Текст]: Дис. ... к.б.н. / В. В. Бодягин, М., 2008. – 170 с.
3. Воронин, Л. В. Сукцессии комплексов грибов на отмерших растительных субстратах в малых озерах Воркутинской тундры [Текст] / Л. В. Воронин // Микология и фитопатология. – 2007. – Т. 41. – Вып. 5. – С. 403–412.
4. Воронин, Л. В., Черняковская, Т. Ф. Грибная и бактериальная деструкция отмерших растений в пресноводных экосистемах [Текст] / Л. В. Воронин, Т. Ф. Черняковская // Ярославский педагогический вестник. Том III (Естественные науки). – 2012. – № 3. – С. 102–107.
5. Добровольская, Т. Г. Структура бактериальных сообществ почв [Текст] / Т. Г. Добровольская. – М. : ИКЦ «Академкнига», 2002. – 282 с.

6. Дудка, И. А. Водные несовершенные грибы. СССР. [Текст] / И. А. Дудка. – Киев : Наукова думка, 1985. – 188 с.
7. Заварзин, Г. А., Колотилова Н. Н. Введение в природоведческую микробиологию [Текст] / Г. А. Заварзин, Н. Н. Колотилова. – М. : Книжный дом «Университет», 2001. – 256 с.
8. Звягинцев, Д. Г., Бабьева, И. П., Зенова, Г. М. Биология почв [Текст] / Д. Г. Звягинцев, И. П. Бабьева, Г. М. Зенова. – М. : Изд-во МГУ, 2005. – 445 с.
9. Лысак, Л. В., Добровольская, Т. Г., Скворцова, И. Н., Методы оценки бактериального разнообразия почв и идентификации почвенных бактерий [Текст] / Л. В. Лысак, Т. Г. Добровольская, И. Н. Скворцова. – М. : МАКС Пресс, 2003. – 120 с.
10. Нетрусов, А. И., Егорова, М. А., Захарчук, Л. М. Практикум по микробиологии [Текст] / А. И. Нетрусов и др. – М. : Издательский центр «Академия», 2005. – 608 с.
11. Определитель бактерий Берджи [Текст] / под ред. Дж. Хоулт. – М. : Мир, 1997. – т. 1. – с. 5 – 436; т. 2. – с. 437 – 799.
12. Теппер, Е. З., Шильникова, В. К., Переверзева, Г. И. Практикум по микробиологии [Текст] : учеб. пособие для ВУЗов / Е. З. Теппер, В. К. Шильникова, Г. И. Переверзева. – М. : Дрофа, 2004. – 189 с.
13. Прохоров, В. П., Бодягин, В. В. Экология воздушно-водных гифомицетов [Текст] / В. П. Прохоров, В. В. Бодягин // Вестн. Моск. Ун-та. – 2007. – Сер.16, Биология. – №1. – С. 19–24.
14. Черняковская, Т. Ф. Модельная деструкция цианобактерий и тканей высших растений гидролитическим комплексом микроорганизмов [Текст] / Т. Ф. Черняковская // Ярославский педагогический вестник. Том III (Естественные науки). – 2010. – № 2. – С. 106–109.
15. Черняковская, Т. Ф. Микробиологическая деструкция мортмассы высших растений в малом эвтрофном озере [Текст] / Т. Ф. Черняковская // Ярославский педагогический вестник. Том III (Естественные науки). – 2011. – № 4. – С. 85–88.

Bibliograficheskij spisok

1. Belova, M. A. Processy bakterial'noj destrukcii makrofitov v ozerah raznogo tipa [Tekst]: avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. – Institut gidrobiologii AMUSSSR / M. A. Belova. – Kiev, 1989.
2. Bodjagin, V. V. Vodnye i vodno-vozdushnye gifomicety goroda Moskvy i nekotoryh territorij Moskovskoj oblasti [Tekst]: Dis. ... k.b.n. / V. V. Bodjagin, M., 2008. – 170 s.
3. Voronin, L. V. Sukcessii kompleksov gribov na otmershijh rastitel'nyh substratah v malyh ozerah Vorkutinskoj tundry [Tekst] / L. V. Voronin // Mikologija i fitopatologija. – 2007. – Т. 41. – Vyp. 5. – S. 403–412.
4. Voronin, L. V., Chernjakovskaja, T. F. Gribnaja i bakterial'naja destrukcija otmershijh rastenij v presnovodnyh jekosistemah [Tekst] / L. V. Voronin, T. F. Chernjakovskaja // Jaroslavskij pedagogicheskij vestnik. Tom III (Estestvennye nauki). – 2012. – № 3. – S. 102–107.
5. Dobrovol'skaja, T. G. Struktura bakterial'nyh soobshhestv pochv [Tekst] / T. G. Dobrovol'skaja. – М. : ИКС «Академкнига», 2002. – 282 с.
6. Dudka, I. A. Vodnye nesovershennye griby. SSSR. [Tekst] / I. A. Dudka. – Kiev : Naukova dumka, 1985. – 188 s.
7. Zavarzin, G. A., Kolotilova N. N. Vvedenie v prirodovedcheskuju mikrobiologiju [Tekst] / G. A. Zavarzin, N. N. Kolotilova. – М. : Knizhnyj dom «Universitet», 2001. – 256 s.
8. Zvjaginцев, D. G., Bab'eva, I. P., Zenova, G. M. Biologija pochv [Tekst] / D. G. Zvjaginцев, I. P. Bab'eva, G. M. Zenova. – М. : Izd-vo MGU, 2005. – 445 s.
9. Lysak, L. V., Dobrovol'skaja, T. G., Skvorcova, I. N., Metody ocenki bakterial'nogo raznoobrazija pochv i identifikacii pochvennyh bakterij [Tekst] / L. V. Lysak, T. G. Dobrovol'skaja, I. N. Skvorcova. – М. : МАКС Press, 2003. – 120 s.
10. Netrusov, A. I., Egorova, M. A., Zaharchuk, L. M. Praktikum po mikrobiologii [Tekst] / A. I. Netrusov i dr. – М. : Izdatel'skij centr «Akademija», 2005. – 608 s.
11. Opredelitel' bakterij Berdzhi [Tekst] / pod red. Dzh. Hoult. – М. : Mir, 1997. – т. 1. – с. 5–436; т. 2. – с. 437–799.
12. Tepper, E. Z., Shil'nikova, V. K., Pereverzeva, G. I. Praktikum po mikrobiologii [Tekst] : ucheb. posobie dlja VUZov / E. Z. Tepper, V. K. Shil'nikova, G. I. Pereverzeva. – М. : Drofa, 2004. – 189 s.
13. Prohorov, V. P., Bodjagin, V. V. Jekologija vozdushno-vodnyh gifomicetov [Tekst] / V. P. Prohorov, V. V. Bodjagin // Vestn. Mosk. Un-ta. – 2007. – Ser.16, Biologija. – №1. – S. 19–24.
14. Chernjakovskaja, T. F. Model'naja destrukcija cianobakterij i tkanej vysshijh rastenij gidroliticheskim kompleksom mikroorganizmov [Tekst] / T. F. Chernjakovskaja // Jaroslavskij pedagogicheskij vestnik. Tom III (Estestvennye nauki). – 2010. – № 2. – S. 106–109.
15. Chernjakovskaja, T. F. Mikrobiologicheskaja destrukcija mortmassy vysshijh rastenij v malom jevтроfном озере [Tekst] / T. F. Chernjakovskaja // Jaroslavskij pedagogicheskij vestnik. Tom III (Estestvennye nauki). – 2011. – № 4. – S. 85–88.