

## МИКОЛОГИЯ И АЛЬГОЛОГИЯ

УДК 582.28:577.472(471.311)

БИОТИЧЕСКИЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ  
ВОДНЫХ, ВОДНО-ВОЗДУШНЫХ И НАЗЕМНЫХ  
ГИФОМИЦЕТОВ В МИКРОКОСМЕ

В.В. Бодягин, В.П. Прохоров

(кафедра микологии и альгологии; e-mail: bodyagin\_vasilii@mail.ru)

Для оценки возможного взаимодействия в условиях микрокосма между водными и наземными гифомицетами (*Alternaria* sp. и *Fusarium* sp.), а также оомицетом *Achlya* sp. впервые был использован двусторонний коэффициент межвидовой сопряженности. Значения как прямых, так и обратных коэффициентов межвидовой сопряженности между водными и наземными гифомицетами, а также оомицетом *Achlya* sp. в большинстве случаев отрицательные. Значения коэффициентов межвидовой сопряженности для видов водных гифомицетов, наиболее распространенных на исследованной территории, с другими видами водных гифомицетов, как правило, близкие к нулю или положительные. Редко встречающиеся виды водных гифомицетов обычно имеют в той или иной степени отрицательную сопряженность с другими видами водных гифомицетов.

**Ключевые слова:** гифомицеты, водно-воздушные, подстилка, экология, биотические связи.

Водные (амфибийные) и водно-воздушные гифомицеты встречаются практически во всех пресноводных местообитаниях. Они обеспечивают разложение растительного опада в водоемах, играя, таким образом, важную роль в круговороте биогенных элементов.

Взаимоотношения водных и водно-воздушных гифомицетов как между собой, так и с другими организмами водоемов и водотоков (так называемые гетеротопические реакции) изучены крайне недостаточно. В литературе имеются лишь отрывочные сведения о биотических связях между водными гифомицетами и другими гидробионтами.

Изучение взаимоотношений бактерий (16 различных изолятов) и водных гифомицетов (28 изолятов) показало, что на среде в среднем в 20% случаев изученные водные гифомицеты продуцируют вещества, подавляющие рост бактерий. Изучение взаимоотношений *Articulospora tetracladia* Ingold с бактериальным изолятом (B2NPM3-1 из сем. Comamonadaceae) в микрокосме показало, что полного ингибирования развития бактерий не происходит, а степень ингибирования бактериального роста имеет обратную зависимость от концентрации азота и фосфора в воде. То есть в случае с *Articulospora tetracladia* синтез ингибирующих веществ связан с конкуренцией за водный азот и фосфор, а не источник углерода [1].

В работе В. Гулиса и А. Стефановича [2] было исследовано влияние культуральной жидкости 29 видов водных гифомицетов на различные виды и

штаммы бактерий, как грамотрицательных, так и грамположительных, на бактериофаг Т4 и дрожжи. Кроме того, была изучена фитотоксичность культуральной жидкости на зеленую водоросль *Chlorella vulgaris* Beyer и влияние культуральной жидкости водных гифомицетов на мицелиальный рост некоторых наземных гифомицетов — патогенов культурных растений. Подавление роста бактерий наблюдалось у 52% исследованных видов. Четыре вида водных гифомицетов ингибировали рост дрожжей и подавляли прорастание конидий и последующий рост некоторых наземных гифомицетов. *A. tetracladia* и *Dimorphospora foliicola* Tubaki подавляли инфицирование *Escherichia coli* бактериофагом Т4.

Между водными гифомицетами и бактериями кроме выраженных антагонистических взаимоотношений возможны и другие типы взаимодействий. Так, в работе А. Навави [3] упоминается, что на модифицированной среде Миура (Miura) при совместном культивировании водного гифомицета *Tricladomyces malaysianus* (Nawawi) Nawawi и бактерий у гриба наблюдалось увеличение скорости конидиогенеза.

В работе Д.Л. Воль и Дж.В. Мак-Артур [4] показано, что в результате совместного инкубирования водных гифомицетов и грибоподобных организмов с актиномицетами увеличивается скорость разложения растительных остатков и в ряде комбинаций суммарная продукция ферментов. Существенным недостатком этой работы (с нашей точки зрения) является отсутствие названий таксонов, с которыми

была проведена работа. В работе С. Третона с соавт. и К. Данга с соавт. [5, 6] указывается, что при совместном инкубировании различных видов водных гифомицетов происходит уменьшение скорости конидиогенеза и снижение скорости разложения субстрата. Однако при этом не происходит вытеснения каких-либо видов водных гифомицетов из микрокосма.

В работе С. Третона с соавт. [5] рассмотрены взаимоотношения между двумя видами водных гифомицетов: *Flagellospora curvula* и *Tetrachaetum elegans* Ingold, которые часто выступают в качестве кодоминантов в пресных водоемах Северного полушария. На основе полученных данных авторы этой работы предполагают, что *Tetrachaetum elegans* может сдерживать развитие и распространение *Flagellospora curvula* в естественных водоемах, а антагонистические взаимоотношения между водными гифомицетами способствуют поддержанию видового богатства [5].

Наши исследования были проведены в период с апреля 2004 г. по январь 2008 г. на территории г. Москвы и некоторых районов Московской обл. В местах сбора производили отбор проб как листового так и веточного опада. Также были собраны образцы хвои ели (*Picea abies*) и сосны (*Pinus sylvestris*). Кроме того, были собраны отмершие остатки разных двудольных и однодольных травянистых растений, папоротников. Образцы субстрата собирали в бумажные пакеты. В лаборатории веточный и листовой опад промывали под проточной водой и помещали в чашки Петри, залив тонким слоем водопроводной воды. По мере необходимости воду доливали. Инкубация производилась в течение 45–60 дней при комнатной температуре. Чашки Петри первые 14 дней просматривали под малым увеличением микроскопа ( $\times 100$ – $\times 150$ ) 1 раз в 2–3 дня, в дальнейшем 1 раз в 4–5 дней. Для идентификации конидии при помощи пастеровской пипетки переносили на предметное стекло и микроскопировали при увеличении  $\times 400$ – $\times 600$ .

Всего было собрано и обработано 2812 проб листового и веточного опада.

Для выявления возможных взаимоотношений между различными видами в условиях микрокосма использовали двусторонний коэффициент межвидовой сопряженности [7]. Для проверки значимости коэффициентов использовали критерий  $\chi^2$ . В качестве единицы измерения использовали факт присутствия (1) — отсутствия (0) вида в инкубируемой чашке Петри. Расчет коэффициентов сопряженности производился следующим образом:

1) определяли совместную встречаемость видов А и В (с) в инкубируемых чашках Петри (встречаемость вида В всегда меньше встречаемости вида А) и вводили дополнительные переменные  $a = A - c$  и  $b = B - c$ ;

2) коэффициент сопряженности вида А с видом В ( $ДС_{А/В}$ ) рассчитывался следующим образом:  $ДС_{А/В} = c/(c + a) + b/(c + b)$ ;  $\chi^2 = (ДС_{А/В})^2 \times (c + b)$ .

3) коэффициент сопряженности вида В с видом А —  $ДС_{В/А} = (c - b)/(c + b)$ ;  $\chi^2 = (ДС_{В/А})^2 \times (c + b)$ .

Для нивелирования влияния особенностей водоема в расчет принимались только те местообитания, в которых присутствовали оба вида — А и В. В таблицу были включены значения коэффициентов только для тех пар видов, которые встречались более чем в 10 исследованных образцах каждый.

В процессе инкубирования в целом не обнаружено полного подавления одним видом других видов водных и водно-воздушных гифомицетов. Единственное исключение составляет *Tripospermum camelopardus*, который при массовом развитии активно подавляет остальные виды водных и водно-воздушных, а также наземные виды гифомицетов. Это влияние подтверждается и коэффициентами межвидовой сопряженности, которые имеют достоверные отрицательные значения для всех видов гифомицетов (от  $-0,23$  — прямой коэффициент для *Tricladium angulatum*, до  $-0,85$  — обратный коэффициент для *Cylindrocarpon aquaticum*). Исключением является *Tetracladium marchalianum*, для которого значение прямого коэффициента сопряженности составляло  $-0,07$ , а обратного  $+0,25$  (таблица).

Значения как прямых, так и обратных коэффициентов межвидовой сопряженности между водными гифомицетами и наземным гифомицетом *Alternaria* sp. в большинстве случаев демонстрируют отрицательную связь за исключением *Tetracladium marchalianum* и *Tricladium angulatum*. Однако остается невыясненным: подавляет ли *Alternaria* sp. развитие водных гифомицетов, либо наоборот? Значения коэффициентов межвидовой сопряженности между водными и водно-воздушными гифомицетами и *Fusarium* sp. также в большинстве случаев отрицательные, за исключением коэффициентов сопряженности с *Anguillospora longissima*, *Camposporium attenuatum*, *Tetracladium marchalianum* и *Vargamycetes aquaticus*.

Оомицет *Achlya* sp. демонстрирует отрицательную сопряженность со всеми видами водных гифомицетов за исключением *Clavariopsis* sp. и *Tricladium angulatum*.

Значения коэффициентов межвидовой сопряженности для видов водных гифомицетов, наиболее распространенных на исследованной территории, с другими видами водных гифомицетов, как правило, близки к нулю или положительные, т.е. антагонистических взаимодействий между этими видами не наблюдается. Так *Alatospora acuminata*, *Anguillospora longissima*, *Fusarium aqueductum*, *Lemonniera aquatica*, *L. terrestris*, *Tetracladium marchalianum*, *T. setigerum*, *Tricladium angulatum*. *T. attenuatum* име-



Коэффициенты межвидовой сопряженности

Вид А \ Вид В																				
	<i>Achlya</i> sp.	<i>Alatospora acuminata</i>	<i>Alternaria</i> sp.	<i>Anguillospora longissima</i>	<i>Angulospora aquatica</i>	<i>Clavariopsis</i> sp.	<i>Cylindrocarpon aquaticum</i>	<i>Flagellospora curvula</i>	<i>Fusarium aqueductum</i> (Radlk. et Rabh.) Lagh..	<i>Fusarium</i> sp.	<i>Heliscus lugdunensis</i> Sacc. et Therry	<i>Lemonnieria aquatica</i> De Wild.	<i>Lemonnieria centrosphaera</i> Marvanová	<i>Lemonnieria terrestris</i> Tubaki	<i>Pyricularia submersa</i> Ingold	<i>Tetracladium marchalianum</i> De Wild.	<i>Tetracladium setigerum</i> (Grove) Ingold	<i>Tricladium angulatum</i> Ingold	<i>Tricladium attenuatum</i> S.H. Iqbal	<i>Tricladium gracile</i> Ingold
<i>Achlya</i> sp.																				
<i>Alatospora acuminata</i>	-0,80																			
<i>Alternaria</i> sp.	-0,30	0,13																		
<i>Anguillospora longissima</i>	-0,36	-0,67	-0,13																	
<i>Angulospora aquatica</i>	-0,19	-0,74	-0,27	-0,59																
<i>Clavariopsis</i> sp.	-0,80	-0,89	-0,28	-0,38																
<i>Cylindrocarpon aquaticum</i>	-0,24	-0,78																		
<i>Flagellospora curvula</i>	-0,51	-0,39	-0,36	-0,52	-0,19	-0,40														
<i>Fusarium aqueductum</i>	-0,41	-0,82	-0,19	-0,21																
<i>Fusarium</i> sp.																				
<i>Heliscus lugdunensis</i>	-0,60	0,14	-0,11	-0,23	-0,38	-0,43	-0,60	-0,69	-0,11	-0,58	-0,40	-0,27	-0,24	-0,33	-0,41	-0,32	-0,48	-0,26	-0,42	-0,40
<i>Lemonnieria aquatica</i>	-0,05	-0,52	-0,27	-0,43	-0,60	-0,69	-0,11	-0,58	-0,40	-0,20	0,24	-0,24	-0,05	-0,76	-0,28	0,08	-0,05	0,21	-0,26	0,69
<i>Lemonnieria centrosphaera</i>	-0,14	-0,56	-0,37		-0,33	-0,05	-0,18	-0,33	-0,05	-0,20	0,24	-0,24	-0,05	-0,76	-0,28	0,08	-0,05	0,21	-0,26	0,69
<i>Lemonnieria terrestris</i>	-0,38	-0,09	-0,86	-0,28	0,40	-0,51	-0,81	-0,60												
<i>Pyricularia submersa</i>	-0,37	0,19	0,42	0,28	0,07	-0,23	0,31	0,31	-0,02	0,09	0,73	0,48	0,76	0,60	-0,20	-0,20	0,43	0,46	0,36	0,54
<i>Tetracladium marchalianum</i>	-0,38	-0,59	-0,41	-0,65	-0,42	-0,39	-0,37	-0,54	-0,48	-0,48	0,09	-0,25	-0,61	-0,21		0,04		-0,24	-0,61	-0,30
<i>Tetracladium setigerum</i>	-0,06	0,02	0,19	0,00	0,20	-0,06	-0,13	0,60	-0,08	-0,48	0,50	0,41	0,20	0,30	0,19	0,31	0,15		0,45	-0,07
<i>Tricladium angulatum</i>	-0,20			-0,11		-0,82		-0,47				-0,36	-0,50		-0,08	-0,06	-0,54	-0,01		
<i>Tricladium attenuatum</i>	-0,10	-0,47	-0,47			-0,65	0,07	-0,38	-0,43	-0,60	-0,14	0,40	-0,69	0,31	-0,80	0,10	-0,22	-0,34		
<i>Tricladium gracile</i>	-0,59	-0,41	-0,39			-0,63	-0,85	-0,50	-0,33	-0,24		-0,41	0,04			-0,07	-0,30	-0,35		
<i>Tripotermum camelopardus</i>	-0,37	-0,29	-0,19	-0,41	-0,41	-0,55	-0,69	-0,42	-0,45	-0,27	-0,38	-0,62	-0,25	-0,50	-0,06	-0,14	-0,61	-0,08	-0,22	-0,57
<i>Vargamyces aquaticus</i>																				
<i>Vargamyces aquaticus</i> (Dudka) Tóth																				
<i>Tripotermum camelopardus</i> Ingold, Dann & P.J.McDougal																				
<i>Tricladium gracile</i> Ingold																				
<i>Tricladium attenuatum</i> S.H. Iqbal																				
<i>Tricladium angulatum</i> Ingold																				
<i>Tetracladium setigerum</i> (Grove) Ingold																				
<i>Tetracladium marchalianum</i> De Wild.																				
<i>Pyricularia submersa</i> Ingold																				
<i>Lemonnieria terrestris</i> Tubaki																				
<i>Lemonnieria centrosphaera</i> Marvanová																				
<i>Lemonnieria aquatica</i> De Wild.																				
<i>Heliscus lugdunensis</i> Sacc. et Therry																				
<i>Fusarium</i> sp.																				
<i>Fusarium aqueductum</i> (Radlk. et Rabh.) Lagh..																				
<i>Flagellospora curvula</i> Ingold																				
<i>Cylindrocarpon aquaticum</i> (Sv. Nilsson) Marvanová																				
<i>Clavariopsis</i> sp.																				
<i>Anguillospora longissima</i> (Sacc. & P. Syd.) Ingold																				
<i>Alternaria</i> sp.																				
<i>Alatospora acuminata</i> Ingold																				
<i>Achlya</i> sp.																				

Примечание: В таблице представлены выборочные данные коэффициентов межвидовой сопряженности. В нижней левой части таблицы прямые коэффициенты межвидовой сопряженности, т.е. ДС<sub>A/B</sub>, в верхней правой части таблицы обратные коэффициенты межвидовой сопряженности, т.е. ДС<sub>B/A</sub>. Серым цветом выделены ячейки, где достоверность наличия положительной или отрицательной связи выше 95%.

ют слабopоложительную или слабopотрицательную сопряженность с большинством видов водных и водно-воздушных гифомицетов. Однако широко распространенные *Clavariopsis* sp. и *Cylindrocarpon aquaticum* имеют значимую отрицательную сопряженность со значительным числом видов.

Редко встречающиеся виды водных гифомицетов, как правило, имеют в той или иной степени отрицательную сопряженность с другими видами

водных и водно-воздушных гифомицетов. Это может свидетельствовать о более низкой конкурентоспособности данных видов как в условиях микрокосма, так и в естественных местообитаниях.

\* \* \*

Исследования были проведены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 06-04-48415).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Gulis V., Suberkropp K. Interactions between stream fungi and bacteria associated with decomposing leaf litter at different levels of nutrient availability // *Aquat. Microb. Ecol.* 2003. Vol. 30. P. 149—157.
2. Gulis V., Stephanovich A. Antibiotic effects of some aquatic hyphomycetes // *Mycol. Res.* 1999. Vol. 103. P. 111—115.
3. Nawawi A. Two new Tricladium species // *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 1974. Vol. 63. P. 267—272.
4. Wohl D.L., McArthur J.V. Aquatic Actinomycete—Fungal Interactions and Their Effects on Organic Matter Decomposition: A Microcosm Study // *Microb. Ecol.* 2001. Vol. 42. P. 446—457.

5. Treton C., Chauvet E., Charcosset J.Y. Competitive interaction between two aquatic hyphomycete species and increase in leaf litter breakdown // *Microb. Ecol.* 2004. Vol. 48. P. 439—446.

6. Dang C.K., Chauvet E., Gessner M.O. Magnitude and variability of process rates in fungal diversity-litter decomposition relationships // *Ecology Letters.* 2005. Vol. 8. P. 1—9.

7. Инамов В.С., Самойлов Ю.И., Терехова Т.Н. Двусторонний коэффициент межвидовой сопряженности // *Бот. журн.* 1974. Т. 51. С. 1596—1602.

Поступила в редакцию  
27.10.08

## BIOTIC INTERACTIONS BETWEEN AQUATIC, AERO-AQUATIC AND TERRESTRIAL HYPHOMYCETES IN MICROCOSM

V.V. Bodiagyn, V.P. Prokhorov

The duplex coefficient of specific correlation was applied for the first time for estimation of possible interaction between water and terrestrial hyphomycetes (*Alternaria* sp. и *Fusarium* sp.) and oomycete *Achlya* sp. under microcosm conditions. Values of the either direct or indirect coefficient for correlation between water and terrestrial hyphomycetes and oomycete *Achlya* sp. were predominantly negative. Values of the coefficient for correlation between more frequent water hyphomycete species were more often positive or near 0. Rare water hyphomycete species had usually more or less distinct negative correlation with other water hyphomycete species.

**Key words:** *hypomycetes, aeroaquatics, litter, ecology, biotic relationships.*

## Сведения об авторах

Бодягин Василий Владимирович — аспирант кафедры микологии и альгологии биологического факультета МГУ. Тел. (495) 939-27-64; e-mail: bodyagin\_vasilii@mail.ru

Прохоров Владимир Петрович — докт. биол. наук, проф. кафедры микологии и альгологии биологического факультета МГУ. Тел.: (495) 939-27-64; e-mail: prokhorovvp@mail.ru