УДК 582.288: 627.81

ЭКОЛОГИЯ ВОДНО-ВОЗДУШНЫХ ГИФОМИЦЕТОВ

В.П. Прохоров, В.В. Бодягин

(кафедра микологии и альгологии)

В экологическом отношении водно-воздушные гифомицеты (ВВГ) представляют разнородную группу грибов, способных расти и образовывать конидии в водной среде. К группе ВВГ обычно относят классические Ингольдовы, или амфибийные. грибы. Некоторые виды характеризуются бивалентным поведением конидий: одни из них специализированы для распространения воздушными потоками, другие же распространяются в водной среде. Некоторые виды ВВГ относятся к известным наземным сапротрофным или паразитическим дейтеромицетам. Эта экологическая группа гифомицетов включает также виды, относящиеся к типичным наземным видам и, как правило, не рассматриваемые как собственно водно-воздушные гифомицеты, однако имеющие адаптивные приспособления к развитию и распространению конидий не только в воздушной, но и водной среде, к которым относятся представители рода Fusarium и Spermospora. До сих пор не существует однозначного определения группы водно-воздушных гифомицетов.

Изучением этой группы гифомицетов занимаются уже более 60 лет и существует довольно много работ, посвященных видовому разнообразию ВВГ, однако до сих пор мало исследований экологических особенностей видов этой группы.

Исследования водно-воздушных гифомицетов были проведены в 2004 г. на территории лесопарка "Битца" (р. Чертановка, овраг у р. Чертановка, ручей напротив ул. Бутлерова и овраг у ручья), а также на территории парка на склоне р. Москва напротив МГУ у станции метро (ручей около станции метро "Воробьевы горы", овраг у ручья, пруд и его окрестности около Алексеевского монастыря).

Образцы опавших листьев (как погруженных в воду, так и из подстилки и растительных остатков однодольных и двудольных растений) были собраны в восьми стационарных точках в период с апреля по октябрь. Затем они, погруженные в тонкий слой воды, были инкубированы в чашках Петри при комнатной температуре в течение 45—60 дней. Первые 14 дней пробы обследовали раз в два дня, в дальнейшем каждые 4—5 дней. При высыхании чашек в них добавляли дистиллированную воду. В реке и ручьях также были взяты пробы пены, которую фиксировали 4%-м форт

малином и в дальнейшем образцы микроскопировали в лаборатории.

Целью исследования было выявление экологических характеристик, временной динамики развития в лаборатории и в природе, а также вероятных межвидовых взаимоотношений водно-воздушных гифомицетов в процессе инкубирования образцов.

На обследованной территории было обнаружено 35 видов ВВГ, относящихся к 21 роду, в том числе конидии четырех не идентифицированных до вида ВВГ из родов Clavariopsis, Dactylella, Helicoon и Tetracladium. Также были выявлены Fusarium nivale и Spermospora sp. — дейтеромицеты, близко связанные с группой ВВГ грибов, которые мы включили в обсуждение. Из группы почвенных грибов были найдены представители родов Alternaria, Artrobotrys, Helmintosporium s.l., Mucor, Penicillium, которые являются факультативными паразитами растений или сапротрофами, но способны развиваться и образовывать конидии на растительных остатках, погруженных в воду.

Данные, представленные в табл. 1, свидетельствуют об отсутствии существенных различий в видовом составе наиболее распространенных ВВГ на погруженных в воду листьях разных видов деревьев. Возможно, только у Jaculispora submersa может быть некоторая приуроченность к листьям дуба. Quercus robur была обнаружена на пяти образцах погруженной в воду листвы дуба, собранных в августе, сентябре и октябре на территории парка Воробьевы горы. В литературе есть сведения о том, что этот вид был обнаружен на погруженных в воду гниющих листьях неидентифицированного растения, а также в поверхностной пленке воды (Дудка, 1985).

На хвое сосны было обнаружено всего лишь 11 видов ВВГ против в среднем 20 видов для лиственных пород. Считается, что хвоя сосны содержит полифенолы и терпеноиды, которые, вероятно, ингибируют колонизацию и развитие ВВГ (Bärlocher et al., 1977; 1978). Полученные нами данные подтверждают это предположение. Действительно, на образцах уже достаточно разрушенной, почерневшей хвои сосны, лежавшей в воде около года, когда, вероятно, вещества-ингибиторы были уже разрушены, обнаружено 9 видов ВВГ, тогда как на образцах хвои без видимых признаков разложения найдено от 0 до 3 видов гифомицетов.

Таблица 1

Встречаемость ВВГ на различных субстратах

D	Субстрат													
Виды	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Alatospora acuminata Ing.	+	+	+	+	+	+	+	+		_	+		+	+
Actinospora megalospora Ing.	_	_	-	_		_	_	_	_	1	_			+
Anguillospora crassa Ing.	+	_	+	_	+	+	+	+	_	_	_			+
A. curvula Iqbal		_	+	+	_	_	-	_	_		_			+
A. gigantea Ranz.	+	_	_	_	_	_	_	_			_	_	_	+
A. longissima (Sacc. et Syd.) Ing.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Angullospora aquatica S. Nilss	+	+	+	+	+	+	+	_	_	_	_	_	+	+
Camposporium antennatum Harkness	+	_	+	_	+	+	+	+	_	_	_	_	+	+
C. pellucidum (Grove) Hughes		_	-	_	+	_	_	_	-	_	_		_	+
Clavariopsis aquatica de Wild	+	+	+		_			+	_	_	_	_	_	+
Clavariopsis sp.	_	+	+	+	+	+	_	-			+	_		+
Dactylella aquatica (Ing.) Ranz.	+		-		_	-	+	-	-	-		_		+
Dactylella sp.	+	+		+		+	+	_	_	-	-	_	+	+
Flabellospora verticillata Alasoadura	_	_	+	_	-	_	-	_	_		_	_	_	
Flagellospora curvula Ing.	_	_	_		+	_		_	_			_	_	_
Fusarium aqueductum (Radik. et Rabh.) Lagh.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
F. nivale (Fr.) Ces.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Helicoon sp.	+	_	+	_	_	_	_	_	_	_	_	_	_	+
Heliscus lugdunensis Sacc. et Therry	+	_	_	_	_		_	+	_	_	_		_	+
Jaculispora submersa Hudson et Ing.	-	_	+			_	-	_	_	_		1		_
Lemonniera aquatica de Wild.	+	+	+	+	+	+	+	-	+	1	+		+	+
L. centrosphaera Marv.	+	+	+	1	+	+	+	-	_	-	+	1	+	+
L. terrestris Tubaki	+	1		ı	+	1	1	_	_	1	1	1	-	+
Mycocentrospora acerina (Hart.) Deighton		_	+		+	1	ı	-	_	ı	-	+	-	+
Septonema secedens Corda	+	+	+	+	+	+	+		+	-	1	1	+	+
Spermospora sp.	+	+	+	+	+	+	+	_	_	+	+	_	+	_
Tetracladium marchalianum de Wild	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+
T. setigerum (Grove) Ing.	+	+	+	+	+	+	+	_		_	+		_	+
Tetracladium sp.		_		_	-	+	+	_	_	_	_	_		_
Tricladium angulatum Ing.	+	+	+	+	+	+	+	+	_		_		+	+
Tr. gracile Ing.	+	_	+	+		+	+	_	_				+	+
Tr. splendens Ing.	_		+	_	_	_	_	_		_			_	+
Tripospermum campelopardus lng. et al.	+	+	+	+	+	+	+	+	_	_	_	+	+	+
T. mirtii (Lind.) Hughes	+	_	+	_	_	_	+	_		_		_	_	+
Vargamyces aquaticus (Dudka) Toth			+	_	_	_	_	_	_		_	_	+	
Varicosporium elodeae Kegel	L-	_	+	_	L=	_	_	_		_		_	_	_
V. delicatum Iqbal		_	_	_		_	_	_	_	_		_	_	+
Всего видов	24	16	27	16	20	19	20	11	6	5	10	5	15	31

Примечание: 1 — береза, 2 — ива, 3 — дуб, 4 — тополь, 5 — клен, 6 — липа, 7 — орешник, 8 — сосна, 9 — папоротникообразные, 10 — злаки и осоки, 11 — двудольные травянистые растения, 12 — древесные остатки, 13 —подстилка, 14 — пена.

Наименьшее количество — 6 видов ВВГ — было обнаружено на растительных остатках папоротников, злаков и на древесине — по 5 видов ВВГ на каждом типе субстрата. В то же время на листьях и стеблях двудольных растений было выявлено 11 видов ВВГ.

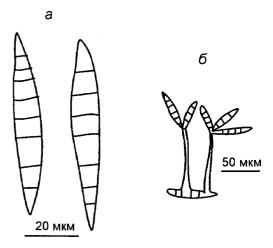
На всех типах обследованного субстрата обнаружено 3 вида ВВГ, среди которых Anguillospora longissima, Tetracladium marchalianum и Fusarium aqueductum. 8 видов (Alatospora acuminata, Angullospora aquatica, Lemonniera aquatica, Tetracladium setigerum, Tricladium angulatum, Tripospermum campelopardus, Septonema secedens, Spermospora sp.) было обнаружено на образцах листьев всех исследованных древесных пород. В процессе инкубирования опавших листьев, взятых из наземных местообитаний, было обнаружено 15 видов ВВГ.

В процессе инкубирования в целом не выявлено антагонистических взаимоотношений между различными видами ВВГ. Единственное исключение составляет Tripospermum campelopardus, который при массовом развитии активно подавляет остальные виды ВВГ и случайные виды гифомицетов. При инкубировании образцов листьев и других растительных остатков неоднократно отмечено образование спороношений миксомицетов. Например, появились такие виды миксомицетов, как Didymium crustaceum Fr., D. minus (Lister) Morgan, D. squamulosum (Alb. et Schw.) Fr., Perichaena vermicularis (Schw.) Rost. и Physarum sulphureum Alb. et Schw. Эти виды миксомицетов проходили в чашках Петри полный жизненный цикл — от зооспор до спорангиев. Одновременно с ВВГ развивался также оомицет Pythium sp. Следует отметить, что частота встречаемости грибов и грибоподобных организмов, не относящихся к ВВГ, была низкой, кроме миксомицетов, частота встречаемости которых составляла 9%. Практически в процессе инкубирования каждой пробы появлялись представители отдела Chytridiomycota, идентификацию которых не проводили. В пробах отмечено обильное развитие беспозвоночных, которые питались как продуктами распада растительных остатков, так и мицелием грибов.

В процессе инкубирования образцов листьев в чашках Петри впервые обнаружено явление микроциклического развития водно-воздушного гифомицета *Dactylella* sp. Его конидии прорастали короткой ростковой гифой, на которой происходило образование новых конидий (рисунок).

Широко распространено представление о том, что ВВГ наиболее часто и обильно развиваются на достаточно разрушенных листьях, и обычно рекомендуется для выявления видового состава собирать образцы скелетинизированных листьев (Дудка, 1974, 1985).

Проведенные исследования показали, что частота встречаемости и видовой состав ВВГ зависят



Dactylella sp.: конидии (а) и микроциклическое развитие (б)

от степени разложения опавших листьев. Некоторые выявленные корреляции между степенью разложения листового опада и развитием видов ВВГ представлены в табл. 2.

Таблица 2 Зависимость встречаемости ВВГ от степени разложения листового опада

Виды ВВГ	Встречаемость видов ВВГ на погруженных в воду листьях							
	зеленые	желтые, без следов разложения	скелети- низиро- ванные					
Alatospora acuminata	+	+	+					
Anguillospora crassa	+	+	+					
A. curvula	+	+	+					
A. gigantea	_	+	-					
A. longissima	+	+	+					
Angullospora aquatica	+	+	+					
Camposporium antennatum	+	+	_					
C. pellucidum	_	+	_					
Clavariopsis aquatica	_	+	_					
Clavariopsis sp.	+	+	_					
Dactylella aquatica	-	+	_					
Dactylella sp.	T -	+	-					
Flabellospora verticillata	_	+	_					
Flagellospora curvula	_	+	_					
Fusarium aqueductum	+	+	+					
F. nivale	+	+	+					
Helicoon sp.		+	_					
Heliscus lugdunensis		+						
Jaculispora submersa		+						
Lemonniera aquatica	+	+	+					
L. centrosphaera	+	+	+					

Окончание табл. 2

Встречаемость видов ВВГ на погруженных в воду листьях Виды ВВГ желтые. скелетизеленые без слелов низироразложения ванные L. terrestris Mycocentrospora acerina + Septonema secedens + + + + + Spermospora sp. Tetracladium marchalianum ++ + T. setigerum + + Tetracladium sp. + Tricladium angulatum + Tr. gracile + + Tr. splendens + Tripospermum campelopardus + + T. mirtii Vargamyces aquaticus + Varicosporium elodeae + Всего обнаруженных видов 21 35 11

Известно, что значительное число видов ВВГ и некоторые амфибийные гифомицеты обладают лигнинразрушающим комплексом ферментов (Fisher et al., 1983).

Данные, приведенные в табл. 2, показывают, что наименьшее число видов ВВГ характерно для скелетинизированных листьев. К начальным этапам деградации листьев оказался приуроченным Tripospermum campelopardus, который, вероятно, близок к экологической группе *r*-стратегов. Этот вид массово развивается на свежем листовом опаде, и выделяемые им вещества обладают явным фунгистатичным действием. В процессе инкубации в чашках Петри его конидии появляются раньше других — на 1—4-й день (см. табл. 3). *Т. сатреlo*pardus исчезает через 0,5-1 мес инкубирования, и листья к этому времени часто разлагаются до скелетинизированного состояния. После исчезновения T. campelopardus в инкубационных чашках Петри появлялись другие виды ВВГ. Виды Alatospora acuminata, Anguillospora crassa, A. curvula, A. longissima, A. aquatica, Fusarium aqueductum, F. nivale, Lemonniera aquatica, L. centrosphaera, Septonema secedens, Tetracladium marchalianum, возможно, обладающие лигнин-разрушающими ферментами, были обнаружены на уже скелетинизированных листьях.

Как показывают данные табл. 3, можно выделить по крайней мере 3 группы видов ВВГ, различающихся по времени появления конидий в процессе инкубирования.

 $\begin{tabular}{ll} T a $ 6 $ \pi$ и $ \mu$ a $ 3 $ \\ \end{tabular}$ Временные особенности появления ВВГ

Виды ВВГ	День появления конидий	Число образцов, где был обнаружен вид			
Alatospora acuminata	6 (± 3)	36			
Anguillospora crassa	14 (± 6)	12			
A. curvula	5-7	2			
A. gigantea	13	1			
A. longissima	8 (± 3)	45			
Angullospora aquatica	13 (± 4)	15			
Camposporium antennatum	13 (± 3)	12			
C. pellucidum	13	1			
Clavariopsis aquatica	12 (± 5)	5			
Clavariopsis sp.	17 (± 5)	12			
Dactylella aquatica	9-14	4			
Dactylella sp.	28 (± 9)	13			
Flabellospora verticillata	41	1			
Flagellospora curvula	13	ı			
Fusarium aqueductum	7 (± 4)	41			
F. nivale	11 (± 3)	16			
Helicoon sp.	29 (± 4)	5			
Heliscus lugdunensis	5—7	2			
Jaculispora submersa	15 (± 2)	5			
Lemonniera aquatica	10 (± 6)	40			
L. centrosphaera	9 (± 5)	24			
L. terrestris	5—9	3			
Mycocentrospora acerina	12 (± 4)	6			
Tetracladium marchalianum	5 (± 4)	58			
T. setigerum	8 (± 5)	27			
Tetracladium sp.	15—19	2			
Tricladium angulatum	7 (± 5)	28			
Tr. gracile	12 (± 6)	12			
Tr. splendens	18	1			
Tripospermum campelopardus	3 (± 2)	38			
T. mirtii	45	3			
Septonema secedens	12 (± 4)	29			
Spermospora sp.	6 (± 3)	23			
Vargamyces aquaticus	22 (± 6)	9			
Varicosporium elodeae	12	1			

1. Конидии, появляющиеся на 2—10-й день инкубации. К этой группе мы можем отнести Alatospora acuminata, Anguillospora curvula, Fusarium aqueductum, Heliscus lugdunensis, Tetracladium marchalianum, Tricladium angulatum, Tripospermum campelopardus, T. mirtii, Spermospora sp.

Таблица 4 Сезонная динамика ВВГ на погруженных в воду растительных остатках в р. Чертановка

Duray DDF	Месяц										
Виды ВВГ	ΙV	V	VI	VII	VIII	IX	Х				
Alatospora acuminata	+	+	+	+	+	+	+				
Anguillospora crassa	-	_	_	+	+	+	+				
A. curvula	_	_	_		+	+	_				
A. gigantea		_	_	_	+	_	_				
A. longissima	+	+		+	+	+	+				
Angullospora aquatica	-	+	+	+	+	_	+				
Camposporium antennatum	+	+	+	+	+	_	_				
Clavariopsis aquatica	-			+	+	_	+				
Clavariopsis sp.	_	_	+		+	_	+				
Dactylella aquatica	_	+		_	+	+	+				
Dactylella sp.	+	_	+		+	+	+				
Fusarium aqueductum	+	+	+	+	+	+	+				
F. nivale	+	+	+	+	+	+	+				
Helicoon sp.		_	_		+	_					
Heliscus lugdunensis	-	_	-			+	+				
Lemonniera aquatica	+	+	+	+	+	+	+				
L. centrosphaera	-	_	-	_	+	+	+				
Mycocentrospora acerina	_	+	_	+	_		+				
Tetracladium marchalianum	+	+	+	+	+	+	+				
T. setigerum	+	+	+	+	+	+	+				
Tricladium angulatum	+	+	_	+	+	+	+				
Tr. gracile	-	_	_	+	+	+	+				
Tr. splendens	_	<u> </u>	_		+	_	-				
Tripospermum campelopardus	_		_	_	+	+	+				
T. mirtii	_		_	_	+		+				
Septonema secedens	+	+	+	+	+	+	+				
Spermospora sp.	+	+	+	+	+	+	+				
Varicosporium elodeae	_	_	_		+						
Число обнаруженных видов	12	14	12	16	26	19	23				

2. Конидии, образующиеся на 7—15-й день инкубации, к которым относятся Anguillospora crassa, A. gigantea, A. longissima, Angullospora aquatica, Camposporium antennatum, C. pellucidum, Clavariopsis aquatica, Clavariopsis sp., Dactylella aquatica, Flagellospora curvula, Fusarium nivale, Jaculispora submersa, Le-

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дудка И.А. 1974. Водні гіфоміцети України. Київ. 239 с. monniera aquatica, L. centrosphaera, Tetracladium setigerum, Tetracladium sp., Tricladium gracile, Tr. splendens, Septonema secedens, Varicosporium elodeae.

3. Конидии, появляющиеся через 20 дней — 1 месяц и более после начала инкубирования, Dactylella sp., Flabellospora verticillata, Helicoon sp., Vargamyces aquaticus.

На основании анализа данных, приведенных в табл. 3, можно предположить, что для полного выявления видового состава ВВГ следует инкубировать исследуемые образцы не менее 45—60 дней, а не 9—10 дней, как рекомендовано в литературе. Правда, значительное число видов ВВГ образуют конидии в течение первых двух недель.

Данные, приведенные в табл. 4, выявляют два пика развития ВВГ: менее выраженный весенний и более выраженный осенний. В летние месяцы наблюдается снижение активности развития ВВГ. Подобная сезонная динамика развития ВВГ характерна для различных местообитаний в зоне умеренного климата северного полушария (Дудка, 1974). В течение всего периода наблюдений постоянно доминировало 8 видов ВВГ — Alatospora acuminata, Fusarium aqueductum, F. nivale, Lemonniera aquatica, Tetracladium marchalianum, T. setigerum, Septonema secedens, Spermospora sp. Два вида ВВГ Anguillospora longissima и Tricladium angulatum встречались в течение всего периода проведения исследований, кроме июня. Виды Anguillospora crassa, Heliscus lugdunensis, Lemonniera centrosphaera, Tricladium gracile, Tripospermum campelopardus, T. mirtii показали приуроченность к осеннему максимуму развития.

Максимальное число видов ВВГ приходилось на август, а минимальное — на апрель и июнь. Подобную сезонную динамику ВВГ связывают с поступлением осенью в водоемы листового опада, который не успевает разложиться до весны, а также оптимальной для развития ВВГ температурой воды, составляющей 10—14 (16)° (Дудка, 1974; Дудка, 1985; Webster, Descals, 1981), хотя и существуют сведения, что оптимальная температура для развития некоторых грибов этой группы составляет 25° (Chauvet, Suberkropp, 1998). Вероятно, сезонную динамику ВВГ обусловливают оба фактора и время поступления листового опада, и температура воды в водоеме, а также, видимо, существуют группы ВВГ с разными температурными оптимумами.

* * *

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке гранта Российского фонда фундаментальный исследований (грант № 0304—49042).

Дудка И.А. 1985. Водные несовершенные грибы СССР. Киев. 188 с.

Bärlocher F., Kendrick B., Michaelidis J. 1977. Colonization of rosin-coated slides by aquatic hyphomycetes // Can. J. Bot. 55. N 9. 1163—1166.

Bärlocher F., Kendrick B., Michae-lidis J. 1978. Colonization and conditioning of Pinus resinosa needles by aquatic hyphomycetes // Arch. Hydrobiol. 81. N 4. 462—474.

Chauvet E., Suberkropp K. 1998. Temperature and sporulation of aquatic Hyphomycetes // Appl. and Environm. Microbiology. 64. N 4. 1522—1525.

Fisher P.J., Davey R.A., Webster J. 1983. Degradation of lignin by aquatic and aero-aquatic Hyphomycetes // Trans. Brit. Mycol. Soc. 80. N 1. 166-168.

Webster J., Descals E. 1981. Morphology distribution and ecology of conidial fungi in freshwater habitats // Biology of conidial fungi. Vol. 1. New York. P. 295-355.

THE ECOLOGY OF AQUATIC HYPHOMYCETES

V.P. Prokhorov, V.V. Bodyagin

As a result of the research 35 species of aquatic hyphomycetes, belonging to 21 genera and 4 unindentified taxa of genera Clavariopsis, Dactylella, Helicoon and Tetracladium was observed. For some species substrate preferences were detected. Such species as Anguillospora longissima, Tetracladium marchalianum and Fusarium aqueductum was found at different type of substrata. Only 11 species developed on pine needles while 20 species were observed on leaves. On leaves taken from water habitats 8 species of aquatic hyphomycetes were revealed (Alatospora acuminata, Angullospora aquatica, Lemonniera aquatica, Tetracladium setigerum, Tricladium angulatum, Tripospermum campelopardus, Septonema secedens, Spermospora sp.), whereas in litter 15 species was found. While grew jointly species did not demonstrate inhibitory effect on each other beside. Tripospermum campelopardus which inhibited growth of other species (Table 3). Microcyclic development of Dactylella sp. during the laboratory incubating of leaves was detected for the first time(Fig. 1). Frequency of appearance range and species diversity of aquatic hyphomycetes appeared to be higer not on skeletinized but on intact leaves (Table 2). Aquatic hyphomycetes seasonal dynamics with two peaks of mass conidia development (vernal and more sharp autumnal) was described. Some species was observed during all the season of vegetation (Table 4). Conidial development in the laboratory incubated leave samples lasted for 30-40 days. So, recomended in literature method of incubation during 7-10 days did not allow to reveal species diversity of aquatic hyphomycetes completely.