

УДК 582.28 (204):581.526.3 (47)

Леонид ВОРОНИН*

КОМПЛЕКСЫ ГРИБОВ НА ОТМЕРШИХ МАКРОФИТАХ РАЗНОТИПНЫХ ОЗЕР ЭСТОНИИ

В большинстве гидробиологических исследований крайне редко учитываются грибы — организмы, входящие в биогеоценозы как компоненты гетеротрофного блока. В то же время давно известно, что «среди сапротрофов бактерии и грибы, населяющие водоемы, имеют, вероятно, одинаково важное значение» (Одум, 1975). Грибы перерабатывают отмершее органическое вещество аллохтонного и автохтонного происхождения и, таким образом, принимают участие в формировании структурно-функциональной организации биогеоценозов (Дудка, 1985). Наиболее подробные экологические исследования охватывают группу водных несовершенных грибов — типичных реофилов, развивающихся в разнообразных водотоках преимущественно на листовом опаде деревьев и кустарников (Дудка, 1985). Немногочисленные исследования водных гифомицетов листового опада проводились также на озерах. Они обобщены И. А. Дудкой (1985). Сведения же о грибах на макрофитах чрезвычайно фрагментарны (Pugh, 1958; Arinis et al., 1972; Дунаев, 1985 и др.). Представляется целесообразным в связи с этим исследование микобиоты растительных субстратов, в частности, отмерших макрофитов, в разнотипных озерах. Это позволит приблизиться к пониманию ценотической роли грибов в биогеоценозах.

В настоящем сообщении приводятся сведения о видовом составе и особенностях комплексов грибов, отобранных на отмерших макрофитах 14 разнотипных озер Эстонии. Предварительные данные по 7 озерам приведены нами ранее (Воронин, 1990).

Исследования были проведены в сентябре 1986 и 1988 гг. на озерах 8 типов по классификации А. Мязметса (Mäemets, 1977) (табл. 1).

Исследованы макрофиты трех экологических групп**: растения с плавающими листьями — *Nuphar lutea* (L.) Smith (1,3—9) *Polygonum amphibium* L. (6), *Sparganium emersum* Rehm. (10), *Potamogeton gramineus* L. (2), *P. natans* L. (13); воздушно-водные растения — *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. (1—6, 8, 10—14), *Comarum palustre* L. (1,7—10), *Equisetum fluviatile* L. (2, 13), *Scirpus lacustris* L. (3, 4, 11, 12), *Calla palustris* L. (6), *Typha latifolia* L. (7), *T. angustifolia* L. (12, 14), *Carex* sp. (10), *C. aquatilis* Wahlenb. (1), *C. lasiocarpa* Ehrh. (14), *C. rostrata* Stokes (6); а также небольшое количество полностью погруженных в воду растений — *Potamogeton perfoliatus* L. (3, 5) и *P. pectinatus* L. (11)***. Отмершие части макрофитов, преимущественно листья, не утратившие связи с растениями

* Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина Российской Академии наук. 152 742 Ярославская обл., Некоузский р-н, Борок, аб. ящ. 51.

** Растения определяла В. И. Артеменко.

*** Номера соответствуют номерам озер в табл. 1.

Номер	Озеро	Тип озера	Расположение
1.	Нохипалу Валгъярв	олиготрофное	Пылваский уезд
2.	Каруярв	мезотрофное	Сааремааский уезд
3.	Вырстъярв	эвтрофное	Тартуский уезд
4.	Карула	гиперэвтрофное	Вильяндиский уезд
5.	Тилси Пиккъярв	"	Пылваский уезд
6.	Нохипалу Мустъярв	дистрофное	"
7.	Виросте	"	"
8.	Партси Сааръярв	"	"
9.	Пикамяэ	"	"
10.	Поркунн	алкалитрофное	Западно-Вирумааский уезд
11.	Кяомарди	галотрофное	Пярнуский уезд
12.	Суурлахт	"	Сааремааский уезд
13.	Риксу	дисэвтрофное	"
14.	Тыхела	"	Пярнуский уезд

и погруженные в воду, отбирали в полиэтиленовые сосуды (по 15—30 образцов каждого вида растений из каждого озера), затем в день отбора тщательно промывали водопроводной и стерильной дистиллированной водой, инкубировали в чашках Петри со стерильной озерной водой при температуре, соответствующей температуре воды в озерах (10—15 °С) во время отбора проб. Все образцы подвергались 3-кратному микроскопическому анализу через 2—7 сут, грибы выделяли в чистую культуру непосредственно с субстратов для последней идентификации. При микроскопировании фиксировали коэффициент общего заселения (КОЗ) грибами (процент растительных фрагментов, заселенных грибами), частоту встречаемости видов грибов и их плотность; по двум последним показателям рассчитывали индекс значимости (ИЗ) видов (родов) грибов как сумму относительной частоты встречаемости и относительной плотности (Suberkopp, Klug, 1976); максимально возможное значение ИЗ для вида (рода) грибов равно при этом 2,00. Параллельно для некоторых образцов растений применяли метод отпечатков 1 см² листа на сусло-агар с антибиотиками (по 0,25 мг/л пенициллина и стрептомицина) в чашках Петри. Чашки инкубировали при описанных выше условиях, через 5—7 сут производили подсчет выросших колоний и выделение грибов в культуру. Всего было выделено около 500 культур грибов. Одновременно проводился микологический анализ воды, результаты которого доложены нами ранее (Воронин, 1989, 1991; Солнцева и др., 1990), также приведены основные гидрологические и гидрохимические данные исследованных озер.

Исследованные макрофиты характеризуются высоким уровнем заселения грибами, варьирующим в зависимости от типа озера и субстрата. Наиболее заселены грибами отмершие макрофиты олиго- и дистрофных озер (КОЗ в среднем 90%). В более продуктивных и минерализованных озерах общая заселенность грибами ниже. Так КОЗ в мезо- и эвтрофных озерах составляет 70—80%, в гало- и дисэвтрофных — 70%, в алкалитрофном — 50%. Выявлены различия и в заселении субстратов. Наибольшие значения КОЗ (90—100%) установлены для кубышки и сабельника, наименьшие (20—40%) для осоки, другие

исследованные субстраты характеризовались промежуточными значениями КОЗ (в основном 70—80%).

Идентификация культур, выделенных непосредственно с отмерших частей растений из разнотипных озер, показала их принадлежность к 66 видам 30 родов с явным преобладанием гифомицетов. В табл. 2 приводится список выявленных видов, дополняющий ранее опубликованные данные (Воронин, 1990). Многие виды отмечены единично, они могут быть случайными компонентами, не определяющими особенности биоты. Для установления комплексов грибов, участвующих в начальном этапе трансформации органического вещества отмерших макрофитов, использовали применяемый разными исследователями экосистем принцип выделения т. н. характерной комбинации видов (родов) грибов (Борисова, 1988). Состав комплексов определяли по частоте встречаемости и индексам значимости видов (родов) грибов на субстрате из каждого озера.

Данные по микобиоте отмерших частей растений с плавающими листьями представлены в основном комплексами грибов на листьях кубышки — *Nuphar lutea* (табл. 2). Эти комплексы включают всего 2—8 видов, из которых доминирующими являются только 1—3 вида. В олиго- и дистрофных озерах преобладают водные гифомицеты, прежде всего *Varicosporium elodeae* (ИЗ в Нохипалу Валгъярв — 1,75, в Нохипалу Мустъярв — 0,50, Виросте — 1,16, Партси Сааръярв — 0,90). В слабопроточном оз. Виросте его содоминантом является *Polycladium equiseti* (ИЗ = 0,51), а оз. Пикамяэ доминирует водный гифомицет *Fusarium aquaeductuum* (ИЗ = 0,68) и другие виды этого же рода, *F. oxysporum* var. *orthoceras* (ИЗ = 0,60) и *F. solani* (0,26). В составе микобиоты кубышки в оз. Нохипалу Мустъярв выявлены и наземные грибы, темноокрашенные гифомицеты *Alternaria alternata* (ИЗ = 0,60) и *Cladosporium cladosporioides* (ИЗ = 0,30). В эвтрофном и гиперэвтрофных озерах не обнаружены водные гифомицеты, а явными доминантами на отмерших листьях кубышки являются грибы рода *Fusarium*, в основном *F. oxysporum* var. *orthoceras*. Так, в оз. Вуртъярв его ИЗ = 1,15, в Карула — 1,83. В оз. Тилси Пиккъярв, где ИЗ этого таксона составляет 0,30, он является содоминантом представителя этого же рода *F. equiseti* (ИЗ = 0,61). В составе основного комплекса грибов в озерах с высоким уровнем содержания растворенного органического вещества отмечены *Botrytis cinerea* (Тилси Пиккъярв, Нохипалу Мустъярв и Партси Сааръярв, ИЗ = 0,30—0,63) и *Trichoderma viride* (Вуртъярв, Тилси Пиккъярв и Партси Сааръярв, ИЗ = 0,24—0,47). Остальные выявленные виды грибов встречались редко или единично и характеризовались ИЗ менее 0,20.

Микобиота отмерших листьев других сходных по экологии видов растений отражает выявленную в микобиоте кубышки тенденцию (табл. 2).

Таким образом, на отмерших частях растений с плавающими листьями в олиго- и дистрофных озерах доминируют водные гифомицеты, а в эвтрофных и более минерализованных озерах — известные прежде всего как наземные виды родов *Fusarium* и *Acremonium*, конидии которых собраны в слизистые головки и цепочки.

На отмерших частях полностью погруженных в воду рдестов, отобранных в эвтрофных (Вуртъярв, Тилси Пиккъярв) и галотрофном (Кяомарди) озерах, типично водные грибы также не обнаружены. В оз. Вуртъярв доминировали *Fusarium oxysporum* var. *orthoceras* (ИЗ = 0,60) и *Trichoderma viride* (ИЗ = 0,64), в оз. Тилси Пиккъярв — виды рода *Phialophora*, а в Кяомарди — *Phoma* sp. (ИЗ = 0,50). Наиболее массово был представлен во всех озерах, особенно в оз. Кяомарди, стерильный мицелий (ИЗ = 0,76—1,50).

Видовой состав и распространение грибов на отмерших макрофитах озер Эстонии

Виды грибов	Распространение
<i>Mucor</i> sp.	NI — 3, 7, 9
<i>Emericellopsis</i> sp. et st. conid.	
<i>Acremonium</i> sp.	Cp — 8
<i>Eurotium</i> sp. et st. conid.	
<i>Aspergillus</i> sp.	Ph — 2
<i>Ceratellopsis equiseticola</i> (Bond) Corner	Sl — 4
<i>Acremonium kiliense</i> Grütz	Clp — 6
<i>A. strictum</i> W. Gams	Clp — 6, Se — 10
<i>Acremonium</i> sp.	Ph — 3
<i>Alternaria alternata</i> (Fr.) Keissl.	Se — 10, Ta — 11, Ca — 1, Sl — 4
<i>A. consortiale</i> (Thüem.) Hughes	Ph — 2
<i>Alternaria</i> sp.	NI — 6, Sl — 11
<i>Athrographis</i> sp.	Ta — 7
<i>Aspergillus fumigatus</i> Fres.	Ph — 4
<i>Botrytis cinerea</i> Pers. ex Fr.	NI — 5
<i>Cladorrhinum foecundissimum</i> Sacc. et Marchal	Ph — 11
<i>Cladosporium avellaneum</i> de Vries	Pn — 13, Se — 10, Ph — 12, Ta — 11, Ef — 2, 13
<i>C. cladosporioides</i> (Fres.) de Vries	Ph — 4, Ca — 1, 6
<i>C. elatum</i> (Harz) Nannfeldt	Ph — 2, 13
<i>C. herbarum</i> (Pers.) Link	Pg — 5, Ph — 3, 12, Ca — 1, Sl — 4
<i>C. macrocarpum</i> Preuss	Ca — 1
<i>C. sphaerospermum</i> Penzig	Ph — 11
<i>Cladosporium</i> sp.	Cr — 6
<i>Dactylella</i> sp.	Sl — 11
<i>Fusarium aquaeductum</i> (Radlk. et Rabh. pro p.) Lagh.	Ph — 2
<i>F. equiseti</i> (Corda) Sacc.	Ef — 13, NI — 5
<i>F. heterosporum</i> Nees ex Fr.	NI — 5
<i>F. lateritium</i> Nees	Ef — 13
<i>F. merismoides</i> Corda	Ta — 14
<i>F. moniliforme</i> Sheldon	Ph — 5
<i>F. oxysporum</i> (Schlecht.) Snyder et Hans. var. <i>orthoceras</i> (App. et Wr.) Bilai	Pg — 2, 3, 13, NI — 3, 4, 5, Ph — 3, Cx — 10, Sl — 4, Ef — 2, 13, Clp — 6
<i>F. sambucinum</i> Fuckel	Cr — 6
<i>F. sporotrichiella</i> Bilai var. <i>poae</i> (Peck.) Bilai	Ef — 13
<i>Gliocladium</i> sp.	Ef — 2
<i>Monodictys levis</i> (Wiltsh.) Hughes	Sl — 3
<i>Penicillium</i> sp.	NI — 5, Sl — 4
<i>Periconia</i> sp.	NI — 4
<i>Phialophora cinerescens</i> (Wollenw.) Beyma	Sl — 11
<i>P. fastigiata</i> (Lagerb. et Melin) Conant	Pg — 2, Sl — 11
<i>P. lignicola</i> (Nannf. apud Melin et Nannf.)	NI — 5, Cx — 10, Sl — 11
<i>Goidanich apud Goidanich</i> et al.	Ef — 13
<i>P. malorum</i> (Kidd et Beaumont) McColloch	Ta — 11
<i>Phialophora</i> spp.	Pp — 5, Ph — 3, Ta — 14, Sl — 4, 11
<i>Phoma? litoralis</i> Sacc.	Ph — 11
<i>Ph. medicaginis</i> Malbr. et Roum	Cp — 7, Se — 10
<i>Ph. pomorum</i> Thüm. (? = <i>Ph. equiseti</i> Desm.)	Ef — 2
<i>Ph.? typharum</i> Sacc.	Tl — 7, 14
<i>Phoma</i> sp. (? = <i>Phyllosticta phragmitis</i>) P. Nagornyj	Ph — 3
<i>Pyrenochaeta</i> sp.	NI — 3
<i>Taeniotelella rudis</i> (Sacc.) Hughes	Cp — 10, Ph — 2, 5
<i>Trichoderma hamatum</i> (Bonord.) Bain.	Ph — 11
<i>T. viride</i> Pers. ex S. F. Gray	Pp — 3, Pn — 13, NI — 3, 5, Cp — 7, Ph — 13
<i>Varicosporium elodeae</i> Kegel	NI — 8, Clp — 6
<i>Sclerotium rolfsii</i> Sacc.	Cl — 14
<i>Sclerotium</i> sp.	Ph — 1, Ca — 1, Cr — 6, Cx — 10

Примечание. Clp — *Calla palustris*, Ca — *Carex aquatilis*, Cl — *C. lasiocarpa*, Cr — *C. rostrata*, Cx — *Carex* sp., Cp — *Comarum palustre*, Ef — *Equisetum fluviatile*, NI — *Nuphar lutea*, Pa — *Polygonum amphibium*, Pg — *Potamogeton gramineus*, Pp — *P. pectinatus*, Pn — *P. perfoliatus*, Ph — *Phragmites australis*, Sl — *Scirpus lacustris*, Se — *Spartanium emersum*, Ta — *Typha angustifolia*, Tl — *T. latifolia*.
Номера соответствуют номерам озер в табл. 1.

Из воздушно-водных растений наиболее широко (в 12 озерах 8 типов) исследован тростник *Phragmites australis*. Пионерные комплексы грибов на нем в момент исследования находились на более низком уровне формирования, чем у растений с плавающими листьями. Об этом свидетельствуют меньшие значения КОЗ, отсутствие видов грибов, явно составляющих комплексы (с высокой частотой встречаемости и плотностью), как на отмерших листьях кубышки, поэтому особенности формирования структуры комплексов грибов на тростнике невозможно проанализировать на видовом и родовом уровнях. Они проявляются на уровне эколого-систематических групп, таких как темноокрашенные гифомицеты, грибы со слизистыми спорами, водные грибы.

Основными доминантами на отмерших листьях тростника в большинстве озер являются гифомицеты, в основном виды родов *Cladosporium*, *Phialophora*, *Alternaria*, *Taeniolella* (табл. 2). Суммарные индексы значимости этих грибов составляют 0,98 в мезотрофном, 0,60—2,00 в эвтрофном и гиперэвтрофных, 0,61—1,88 в галотрофных, 1,00 в дисэвтрофном и 1,59 в алкалитрофном озерах. В указанных озерах складываются в основном однородные комплексы грибов, если принимать темноокрашенные гифомицеты за единое целое. Следует, однако, отметить, что на отмерших листьях тростника, особенно в высокоминерализованных озерах, большую долю составляет стерильный темноокрашенный мицелий (ИЗ от 0,10 до 1,59). Возможно, что это вегетативная стадия развития сумчатых грибов, и их следует рассматривать отдельно от темноокрашенных гифомицетов. Более низкие ИЗ темноокрашенные гифомицеты имеют в олиготрофном (0,23) и дистрофных (0,16—0,46) озерах.

В некоторых исследованных озерах наряду с темноокрашенными гифомицетами доминируют и другие грибы. Это *Trichoderma hamatum* (ИЗ = 0,31) в галотрофном оз. Кюмарди, подверженном существенному антропогенному воздействию, и *T. koningi* (ИЗ = 0,52) в дистрофном оз. Партси Сааръярв, *Acremonium* sp. (ИЗ = 0,30) в эвтрофном оз. Выртсъярв, сумчатый гриб *Eurotium* sp. (ИЗ = 0,39) в мезотрофном оз. Кюмарди, виды рода *Fusarium* в оз. Выртсъярв (ИЗ = 0,77) и Нохипалу Мустъярв (ИЗ = 1,16). В олиготрофном оз. Нохипалу Валгъярв на отмерших листьях тростника доминирует целомицет *Dinemasporium strigosum* (ИЗ = 1,23), который благодаря морфологии пикноспор мы считаем адаптированным к распространению в водной среде наряду с видами родов *Fusarium* и *Acremonium*, конидии которых собраны в слизистые головки. Из типично водных в массовом количестве на тростнике отмечен только один гриб — *Fusarium aquaeductuum* (ИЗ = 0,53) в мезотрофном оз. Каруярв.

Итак, отмершие листья тростника в большинстве озер заселяются прежде всего известными как наземные грибы темноокрашенными гифомицетами, а также грибами, конидии которых считаются адаптированными к распространению в водной среде. Наиболее разнообразным комплексом грибов, включающим водный гифомицет, отличается мезотрофное оз. Каруярв. В целом зависимость комплексов грибов на тростнике от типа озера выражена меньше, чем на отмерших растениях с плавающими листьями.

Достаточно широко исследована микобиота отмерших листьев сабельника болотного *Comarum palustre*. В олиготрофном оз. Нохипалу Валгъярв на них преобладает водный гифомицет *Varicosporium elodeae* (ИЗ = 1,64). Он же входит в состав основного комплекса грибов на сабельнике двух дистрофных озер (Пикамяэ, ИЗ = 0,62; Партси Сааръярв, ИЗ = 0,58). Кроме того, в дистрофных озерах его содоминантами являются темноокрашенные гифомицеты родов *Cladosporium*

(ИЗ составляет 0,48 в оз. Пикамяэ, 0,75 — Партси Сааръярв, 0,74 — Виросте), *Alternaria* (Виросте — 0,56) и *Phialophora* (Пикамяэ — 0,41), а в оз. Партси Сааръярв и сумчатый гриб *Emericellopsis* sp. (ИЗ = 0,58). В алкалитрофном оз. Поркуни преобладает *Fusarium oxysporum* var. *orthoceras* (ИЗ = 1,50), его содоминантом является *Phialophora malorum* (ИЗ = 0,33). Таким образом, комплексы грибов на отмерших листьях сабельника болотного занимают по составу промежуточное положение между таковыми на кубышке и тростнике.

Отмершие части других воздушно-водных растений исследованы в незначительном количестве, на них выявлены комплексы грибов, сходные с установленными на тростнике и сабельнике (табл. 2). В мезо- и эвтрофных озерах доминируют представители рода *Fusarium*, в основном *F. oxysporum* var. *orthoceras* (ИЗ от 0,42 до 2,00). Кроме того, в составе основного комплекса грибов выявлены темноокрашенные гифомицеты родов *Alternaria*, *Cladosporium*, *Phialophora* (ИЗ в сумме до 1,27), а на хвоще оз. Каруярв — целомицет *Phoma pomorum* (ИЗ = 0,30). В дистрофных озерах основу комплекса грибов составляют темноокрашенные (*Cladosporium macrocarpum*, *C. herbarum*, *C. cladosporioides*, *Alternaria alternata*, *Phialophora bubakii*) и водные (*Varicosporium elodeae*) гифомицеты, фузарии (в основном *F. oxysporum* var. *orthoceras*). В галотрофном оз. Кюмарди доминируют темноокрашенные гифомицеты (*Alternaria alternata*, *Phialophora malorum*, *P. lignicola*, *P. fastigiata*). В дисэвтрофных озерах на отмерших растениях преобладают фузарии (*F. equiseti*, *F. oxysporum* var. *orthoceras*, *F. sporotrichiella* var. *poae*, *F. moniliforme*), реже — водный гифомицет *Varicosporium elodeae*.

Для выяснения путей формирования микобиоты отмерших макрофитов во всех озерах исследовали видовой состав, частоту встречаемости и численность диаспор грибов в воде (Воронин, 1989, 1991; Солнцева и др., 1990). Несмотря на то что в воду озер поступает большое количество спор и мицелия наземных грибов и споры многих из них отличаются длительной выживаемостью в водной среде (Алтон, 1985 а, б), лишь очень незначительная часть их использует отмершие макрофиты в качестве субстрата. Так, большинство пенициллов, мукоральных и некоторых других грибов, диаспоры которых в больших количествах обнаруживаются в воде, практически не заселяют отмершие макрофиты. Для выяснения связи этих грибов с растениями применяли метод отпечатков. Он позволил выявить в большей степени грибы, диаспоры которых доминируют в воде, а метод накопительной культуры и прямого микроскопирования — другие виды грибов, непосредственно развивающихся в мертвых тканях макрофитов, т. е. принимающих участие в их деструкции (табл. 3). Полученные данные доказывают, что споры большого числа почвенных и некоторых других наземных грибов имеют значительный контакт с отмершими макрофитами, но не способны колонизовать субстрат. На основании анализа видового состава, частоты встречаемости и массовости видов грибов в воде и на отмерших растениях мы предполагаем следующий путь формирования пионерных комплексов грибов-деструкторов.

С частичками почвы, листовым опадом и другими субстратами, поступающими в озера с дождевыми и тальми водами, ветром и т. д. привносятся многочисленные споры и мицелий почвенной микобиоты, представителей эпифитных грибов. Большинство из них не способны развиваться на отмерших макрофитах из-за высокого содержания труднорастворимых веществ и токсичности субстрата и либо сразу оседают на дно, либо (гидрофобные споры) некоторое время находятся на поверхностной пленке воды. Часть из них все же, по-видимому, колонизирует рассматриваемые субстраты или непосредственно

Основной родовой состав грибов на отмерших макрофитах, выявленный методами отпечатков (А) и накопительной культуры (Б)

Озеро	Субстрат	Метод	Mucor	Acremonium	Alternaria	Aureobasidium	Botrytis	Cladosporium	Dinemasporium	Fusarium	Penicillium	Phialophora	Trichoderma	Varicosporium	Другие грибы
Нохипалу Валгъярв	<i>Nuphar lutea</i>	А						+			+		+		
		Б			+							+		+	
Каруярв	<i>Phragmites australis</i>	А			+	+		+			+		+		
		Б				+		+	+						+
		А	+	+	+			+		+		+			
Карула	<i>Ph. australis</i>	А	+												+
		Б								+					+
		А	+		+			+			+				+
Нохипалу	<i>N. lutea</i>	А				+		+							+
		Б		+	+		+	+						+	
		А				+		+			+				+
Мустъярв	<i>Ph. australis</i>	А						+			+		+		+
		Б				+		+		+					+
Кяомарди	<i>Scirpus lacustris</i>	А	+	+				+					+		+
		Б			+						+	+			+
Риксу	<i>Potamogeton natans</i>	А	+					+		+			+		+
		Б						+	+				+		+
		А	+	+	+	+		+							+
Поркуни	<i>Comarum palustre</i>	А	+										+		+
		Б								+	+				+

после попадания в водоем, или после вымывания осевших спор из донных отложений. Другие грибы, существовавшие в филлоплане живых растений, способны какое-то время развиваться в небольшом количестве и в водных условиях на отмирающих растениях. Такие наземные грибы чаще сохраняют активность на воздушно-водных растениях.

Вторая группа грибов — наземные грибы — деструкторы растительных остатков. Их споры регулярно обнаруживаются в воде, особенно в прибрежьях, и эти грибы составляют весьма значительную часть в комплексах на отмерших макрофитах, погруженных в воду. Их споры, привнесенные с суши, способны колонизовать отмирающие растения в водной среде. Эти грибы участвуют в начальных этапах деструкции пока температура воды еще достаточно высока. Они способны не только к вегетативному росту, но и к спорообразованию и повторному заселению субстрата. Активность грибов первой и второй групп, вероятно, невелика; об этом свидетельствуют небольшая интенсивность спорообразования и преобладание грибов в форме вегетативного мицелия.

Третья группа грибов — водные гифомицеты. Типичное их местообитание — листья деревьев, кустарников, хвоя на дне озер. Там они растут, спороносятся; их споры, по особенностям морфологии приспособленные к переносу в воде, пассивно мигрируют, прикрепляются к субстрату (в данном случае к отмершим макрофитам) и прорастают в него. Эта группа наиболее активна на растениях с плавающими листьями олиго-, мезо- и дистрофных озер. В эвтрофированных водоемах развитие водных гифомицетов лимитируется, по-видимому, разными факторами: обилием водорослей, выделения которых токсичны, ухудшением аэрации и газового режима, к которым требовательны водные гифомицеты (Дудка, 1985). В этих озерах максимальное развитие получают наземные виды, особенно со слизистыми спорами (представители родов *Fusarium*, *Acremonium*).

Таким образом, на отмерших макрофитах выявлены пионерные комплексы грибов-деструкторов, структура которых зависит от трофического статуса, минерализации озер, особенностей субстрата и т. д. Формирование комплексов грибов, их сукцессия и роль в трансформации органического вещества отмерших растений требуют дальнейших углубленных исследований.

ЛИТЕРАТУРА

- Алтон Л. В. 1985а. Жизнеспособность некоторых видов почвенных грибов при разных температурах морской и речной воды. — Микробиол. ж., 47, 6, 56—61.
- Алтон Л. В. 1985б. Выживаемость некоторых видов рода *Fusarium* в морской и речной воде. — Микол. и фитопатол., 19, вып. 3, 193—199.
- Борисова В. Н. 1988. Гифомицеты лесной подстилки в различных экосистемах. Киев.
- Воронин Л. В. 1989. Сапротрофные грибы озер Эстонии. — Микол. и фитопатол., 23, вып. 3, 197—202.
- Воронин Л. В. 1990. Грибы на отмерших гидрофильных растениях озер Эстонии. — Биология внутр. вод. Информ. бюл., Ленинград, 86, 17—20.
- Воронин Л. В. 1991. Сапротрофные грибы озер Эстонии. 2. Численность и распространение грибов в галотрофных, гиперэвтрофных и мезотрофных озерах. — Биология внутр. вод. Информ. бюл., Ленинград, 90, 11—15.
- Дудка И. А. 1985. Водные несовершенные грибы СССР. Киев.
- Дунаев А. С. 1985. Некоторые пикнидиальные грибы на отмерших высших водных растениях водоемов бассейна Верхней Волги. — Биология внутр. вод. Информ. бюл., Ленинград, 67, 5—8.
- Одум Ю. 1975. Основы экологии. Москва.
- Солнцева И., Виноградова Г., Воронин Л. 1990. Микобиота гуминовых озер Эстонии. — Изв. АН Эстонии. Биол., 39, 3, 227—231.
- Apinis, A. E., Chesters, C. G. S., Taligola, H. K. 1972. Colonization of *Phragmites communis* by fungi. — Nova Hedwigia, 23, 1, 113—124.
- Mäemets, A. 1977. Eesti NSV järved ja nende kaitse. Tallinn.
- Pugh, G. J. F. 1958. Leaf litter fungi found on *Carex paniculata* L. — Trans. Brit. Mycol. Soc., 45, 185—195.
- Suberkopp, K., Klug, M. J. 1976. Fungi and bacteria associated with leaves during processing in a woodland stream. — Ecology, 57, 4, 707—719.

Представил Э. Пармасто

Поступила в редакцию
14/X 1991

EESTI JÄRVEDES HÄABUNUD MAKROFÜÜTIDEL ESINEVAD SEENTE KOMPLEKSID

Septembris 1986 ja 1988 uuriti 14 järves (kuuluvad A. Mäemetsa (1977) järgi kaheksasse tüüpi) hääbunud makrofüütidel esinevaid seeni erinevates ökoloogilistes gruppides: täielikult vee all olevatel, ujuvatel ja veest väljaulatuvatel leheosadel. Taimede lehti inkubeeriti Petri tassides steriilses järvevees. Selle tulemusel eraldusid seened puhas-kultuuri otse substraatidelt. Kasutati ka jäljendite meetodit 1 cm² virdeagaril. Määrati substraadite asustamisprotsent, seeneliikide tihedus ja arvutati domineerimisindeks. Hääbunud makrofüütidel selgitati välja esmasseente kompleksid, mille struktuur on leht- troofse staatusest, järvede mineraliseeritusest ja substraadi erilisusest. Oligotroofsetes, mesotroofsetes ja düstroofsetes järvedes domineerivad teisseened ujuvate lehtedega taimedel. Eutroofsetes ja rohke mineraalainetega järvedes on saanud maksimaalse arengu maapealsed liigid. On arutletud võimalikke teid formeerida esmasseente komplekse hääbunud makrofüütidel.

Leonid VORONIN

FUNGAL COMPLEXES ON DEAD MACROPHYTES IN ESTONIAN LAKES

In September 1986 and 1988 fungi occurring on dead parts of different ecological groups of macrophytes were studied in 14 lakes belonging to eight types (according to A. Mäemets, 1977). Leaves were incubated in Petri dishes with sterilized lake water. The method of leaf imprint on 1 cm² malt extract agar was also used. The rate of occupation, frequency of occurrence, density, and importance index were calculated. The results of research showed the existence of ecological groups of fungi forming pioneer complexes on dead plants. The composition of these complexes depends on the trophic status, water mineralization, and substrate specificity. Analyses of species composition showed that aquatic hyphomycetes are found on the examined substrates only in oligotrophic, mesotrophic, and dystrophic lakes. Aquatic hyphomycetes disappear in more mineralized and eutrophic lakes, where terrestrial species replace them. Possible ways of the formation of pioneer complexes on dead macrophytes are discussed.