

Научная статья
УДК [574.5:582.28](262.5+262.54)
doi: 10.17223/19988591/62/6

Влияние абиотических факторов на структуру комплексов грибов в пелагиали Чёрного и Азовского морей летом 2019 г.

Надежда Ивановна Копытина¹, Наталия Юрьевна Родионова²,
Елена Анатольевна Бочарова³

¹ Институт биологии внутренних вод имени И.Д. Папанина РАН,
поселок Борок, Некоузский район, Ярославская область, Россия

^{2,3} Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей
имени А.О. Ковалевского РАН», Севастополь, Россия

¹ <https://orcid.org/0000-0002-3201-9334>, kopytina_n@mail.ru

² rodionova153@rambler.ru

³ <https://orcid.org/0000-0001-6378-690X>, bea.medik@mail.ru

Аннотация. В рейсе № 108 научно-исследовательского судна «Профессор Водяницкий» (11.07–3.08.2019 г.) исследованы пелагические экосистемы Чёрного и Азовского морей в пределах экономической зоны Российской Федерации. Для комплексных микологических и гидрохимических анализов взяты 42 пробы воды на 14 станциях Чёрного моря и 20 проб на 10 станциях Азовского моря. Идентифицировано 35 видов грибов из 17 родов, 12 семейств, 11 порядков, 6 классов из отдела Ascomycota и группа неопределённых видов Fungi spp. В Чёрном море выделены 35 видов, в Азовском море – 8. Все виды микромицетов, найденные в Азовском море, обнаружены и в Чёрном. Проведен сравнительный анализ видовой структуры и количественного распределения грибов в зависимости от глубины отбора проб, температуры воды, pH, солёности, концентрации O₂, NO₂⁻, NO₃⁻, NH₄⁺, N_{орг}³⁻, PO₄³⁻, P_{орг}, Si. По станциям исследования вычислены статистически значимые коэффициенты ранговой корреляции Спирмана (ρ_{max} = 0,503–0,513), значения которых обусловили сочетания 4 абиотических переменных: глубина, содержание NO₂⁻, NO₃⁻, Si. Получена прямая пропорциональная зависимость количества видов и численности грибов от глубины и концентрации NO₃⁻ и обратная от NO₂⁻ и Si.

Ключевые слова: морские планктонные грибы, нитриты, нитраты, кремний, глубина, *Alternaria*, *Aspergillus*, *Penicillium*

Благодарности. Авторы выражают благодарность начальнику экспедиции канд. биол. наук, с.н.с. Н.В. Бурдиян и зам. начальника экспедиции д-ру геогр. наук Ю.В. Артамонову за четко налаженную работу коллектива и предоставленные базы данных Vod_91_DATA OUT, полученные с использованием гидролого-гидрохимического зондирующего комплекса Sea-Bird's «911 plus CTD», а также благодарим экипаж судна и коллег из ФГБУН Морского гидрофизического института РАН за квалифицированную помощь в отборе заборных проб.

Источник финансирования: работа выполнена в рамках государственных заданий ФГБУН «Институт биологии внутренних вод имени И.Д. Папанина РАН» № 121051100102-2, а также Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН» № 121030300149-0.

Для цитирования: Копытина Н.И., Родионова Н.Ю., Бочарова Е.А. Влияние абиотических факторов на структуру комплексов грибов в пелагиали Чёрного и Азовского морей летом 2019 г. // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2023. № 62. С. 109–128. doi: 10.17223/19988591/62/6

Original article

doi: 10.17223/19988591/62/6

Effects of abiotic factors on the structure of fungal complexes in the pelagial of the Black and Azov Seas in summer 2019

Nadezhda I. Kopytina¹, Nataliya Ju. Rodionova², Elena A. Bocharova³

¹I.D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russian Federation

^{2,3}A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, Russian Academy of Sciences, Sevastopol, Russian Federation,

¹ <https://orcid.org/0000-0002-3201-9334>, kopytina_n@mail.ru

² rodionova153@rambler.ru

³ <https://orcid.org/0000-0001-6378-690X>, bea.medik@mail.ru

Summary. In cruise 108 of R/V *Professor Vodyanitsky* (11.07-03.08.2019), comprehensive studies of pelagic ecosystems of the Black Sea and the Sea of Azov were carried out within the economic zone of the Russian Federation. The purpose of the work is to study the species composition and spatial distribution of cultivable marine microscopic fungi in relation to the physicochemical factors of seawater. In the Black Sea, 42 water samples were taken at 14 stations and in the Sea of Azov, 20 samples at 10 stations. In the Black Sea, water samples were taken in the surface layer (1 m), in thermocline (a water layer in which the temperature gradient differs sharply from the gradients above and below) and below thermocline. In the Sea of Azov, water samples were taken in the surface (0.5 m) and near-bottom (9–11 m) layers. The effects of the following environmental factors on the structure of fungal complexes were analyzed: depth, water temperature, pH, salinity, concentrations of O₂, NO₂⁻, NO₃⁻, NH₄⁺, N_{opr}⁻, PO₄³⁻, P_{opr}, Si. The data were processed using MS Excel and PRIMER[®] 5.2.8 statistical software package (the functions Similarity, BIOENV, CLUSTER, and MDS). In total, 35 species of fungi from 17 genera, 12 families, 11 orders and 6 classes of phylum Ascomycota were identified, and there was a group of Fungi spp. that were not identified. In the Black Sea, 35 species were identified, in the Sea of Azov, there were 8 species from 5 genera, 4 families, 4 orders, 3 classes, and a group of Fungi spp. All micromycete species found in the Sea of Azov were also present in the Black Sea. The highest frequency of occurrence was noted for the species *Exophiala dermatitidis* (17.0%), *Cladosporium cladosporioides* (23.1%), and *Cladosporium sphaerospermum* (35.4%). The similarity (according to the Bray-Curtis coefficient) of the mycobiota of the seas in terms of quantitative indices of species richness was 37.8%, and 40.0% in terms of the species composition. In the Black Sea, the number of fungal species varied from 25 to 27 in the water layers, with the average abundance ranging from 16643 to 17867 CFU/L. In the Sea of Azov, the number of species varied from 5 (surface layer) to 9 (bottom layer), with the average abundance being in the range of 7100–7500 CFU/L (see Table 2). For the stations of both the Black Sea and the Sea of Azov, coefficients of statistically significant Spearman's correlations were calculated. They were determined by the combinations of 4 variables: sampling

depth and concentrations of NO_2^- , NO_3^- , Si ($\rho_{\max} = 0.503-0.513$). The cluster and non-metric multidimensional scaling (MDS ordination) in two dimensions, based on similarity coefficients for 4 significant factors at the level of $\rho_{\max} = 0.503$, divided the stations into 3 groups. Group I consisted of coastal stations of the Caucasian coast and adjacent open waters, Group II included coastal and seaward marine stations of the northern and central parts of the Black Sea. Group III included all stations of the Sea of Azov. The Bray-Curtis similarity coefficients for the quantitative indicators of the fungal complexes varied from 34.1% (groups I and III) to 52.0% (groups I and II), and for the species structure they varied from 38.7 (groups I and III; 5 common species and the Fungi sp. group) to 58.8% (groups I and II; 14 common species and the Fungi sp. group). Groups I and II are in the Black Sea, their similarity coefficients are greater than 50%, and the habitat conditions are similar. Consequently, the mycocomplexes of these groups are divided conditionally. The MDS analysis yielded a graphical representation of the fungal abundance and the values of the determinant variables in the groups. The dependence of the number of species and the fungal abundance in the mycocomplexes of the groups in the Black Sea and the Sea of Azov on the values of the determinant abiotic variables was established: direct proportionality for depth and NO_3^- and inverse proportionality for NO_2^- and Si. The values of the obtained correlation coefficients are not very high, which indicates that the structure of mycocomplexes was additionally affected by the factors that were not taken into account in our study.

The paper contains 3 Figures, 3 Tables, and 45 References.

Keywords: marine planktonic fungi, nitrite, nitrate, silicate, depth, *Alternaria*, *Aspergillus*, *Penicillium*

Funding: The work was carried out as a part of the state assignment for Papanin Institute for Biology of Inland Waters of the Russian Academy of Sciences (IBIW RAS) No. 121051100102-2 and the state assignment for A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS No. 121030300149-0.

Acknowledgments: We thank the expedition leader SRA Dr. N.V. Burdiyan and the deputy expedition leader D.Sc. Yu.V. Artamonov for the well-organized work of the team and providing the dataset Vod_91_DATA OUT obtained using the Sea-Bird 911 plus CTD probe with the functions of measuring thermohaline and hydrochemical parameters. We also express our gratitude to the ship's crew and colleagues from Marine Hydrophysical Institute of the Russian Academy of Sciences for the assistance in taking outboard samples.

For citation: Копытина НИ, Родионова НЮ, Бочарова ЕА. Effects of abiotic factors on the structure of fungal complexes in the pelagial of the Black and Azov Seas in summer 2019. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2023;62:109-128. doi: 10.17223/19988591/62/6

Введение

По состоянию на 15.07.2022 г. зарегистрировано 1 857 видов морских грибов, распределенных по семи отделам (Aphelidiomycota, Ascomycota, Basidiomycota, Blastocladiomycota, Chytridiomycota, Mucoromycota и Microsporidia), 22 классам, 88 отрядам, 226 семействам и 769 родам [1]. Перекрывание видового состава грибов в наземных и морских экосистемах подчеркивает отсутствие основного эволюционного понимания, необходимого для характеристики и определения морских грибов [2]. Из морской воды часто

выделяют представителей родов *Alternaria*, *Aspergillus*, *Trichoderma*, *Arthrinium*, *Cladosporium*, *Penicillium*, *Cystobasidium*, *Exophiala*, *Graphium*, *Lecanicillium*, *Purpureocillium*, *Acremonium*, *Coniothyrium*, *Simplicillium* и *Mucor* [3, 14].

Исследователи отмечают слабую изученность морских планктонных грибов (микопланктона) в прибрежных и открытых водах Мирового океана, а именно видовое разнообразие, горизонтальное, вертикальное и временное распределение, связь с биотическими и абиотическими факторами среды, роль в трофических цепях и круговороте веществ [5–7]. Грибы образуют значительное количество биомассы в морских экосистемах, а в прибрежных водах составляет значительную часть микробной биомассы и часто того же порядка, что и морские прокариоты [8, 9]. По данным разных авторов, в одном миллилитре морской воды присутствуют от 1 до 10^7 пропагул грибов (клетки, дающие начало новому организму: споры, клетки гиф) [5, 10–12]. Исследования микопланктона проводят классическими (культивирование грибов, подсчет грибных структур на фильтрах) [12–15] и генетическими методами [6, 10, 11, 16]. Культуральные методы позволяют выявить небольшую часть видового разнообразия, которое, как правило, ограничивается мицелиальными грибами и дрожжевыми формами из отделов Ascomycota и Basidiomycota [17]. Так, на первых этапах выделения грибов в пелагиали моря большую часть видового разнообразия составляли дрожжи из родов *Rhodotorula*, *Rhodospiridium*, *Metchnikowia*, *Torulopsis*, *Kluveromyces*, *Aureobasidium* и *Cryptococcus* [13, 17, 18].

Молекулярные методы выявили высокое разнообразие микобиоты в морских экосистемах, в том числе много неклассифицированных форм, что указывает на возможное присутствие неизвестного грибкового сообщества в пелагиали океанов [5]. Авторы отмечают доминирование филотипов микромицетов, относящихся к отделам Ascomycota, Basidiomycota и Chytridiomycota, в меньшем количестве Struptomycota и Mucoromycota [2, 5–7], но только половина известных морских видов грибов имеют общедоступный локус ДНК [9]. В прибрежных водах Гавайев из 46 видов, представителей отделов Basidiomycota и Ascomycota, преобладали Basidiomycota ($n = 42$), при этом большинство ($n = 27$) представляли новые филотипы, демонстрирующие менее 98% идентичности гена 18S рРНК с любой последовательностью в GenBank [10]. Существует мнение о том, что небольшое количество проб воды, взятое в открытом океане, при котором грибы выделяют методом культивирования, отрицательно сказывается на выявлении видового разнообразия [2].

Цель – провести сравнительный анализ видовой структуры комплексов морских грибов (микокомплексов) и количественного распределения грибов в пелагиали Чёрного и Азовского морей в зависимости от различных абиотических факторов.

Материалы и методики исследования

Для комплексных микологических и гидрохимических исследований отобраны 42 пробы воды на 14 станциях Чёрного моря и 20 проб на

10 станциях Азовского моря в течение экспедиционного рейса НИС «Профессор Водяницкий» (11.07.–3.08.2019 г., владелец Федеральное бюджетное учреждение науки ФИЦ «Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН», г. Севастополь) (рис. 1). Образцы воды взяты батометрами, входящими в комплект гидрологического комплекса «Sea-Bird's 911 plus STD», производство США.

В Чёрном море исследования проводили в слоях воды: поверхностном (1 м), термоклина (слой воды, в котором градиент температуры резко отличается от градиентов выше- и нижележащих слоев) и ниже термоклина. В Азовском море – в поверхностном (0,5 м) и придонном горизонтах воды (9–11 м).

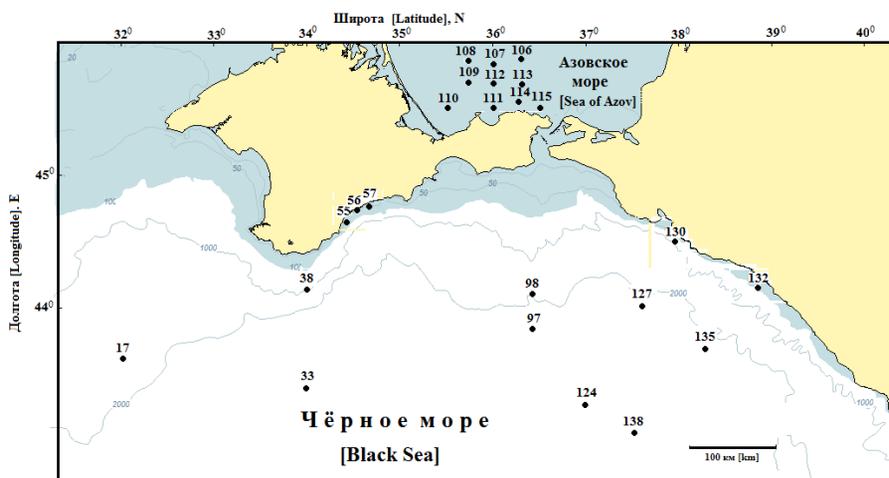


Рис. 1. Схема станций в Чёрном и Азовском морях
[Fig. 1. Scheme of stations in the Black end Azov Seas]

Грибы выделяли на среды: агар Чапека (производитель ООО «НПЦ «Биокомпас–С», г. Углич), агар Сабуро с глюкозой (производитель компания «Биотехновация», г. Электрогорск) по две повторности на каждой среде. Посев образцов воды делали в судовом микробиологическом боксе. Чашки Петри инкубировали в термостате при температуре 18–20 °С в течение 2–3 недель. Грибы идентифицировали по «морфолого-культуральным признакам», применяя работы [19–21] и др. Валидные названия и таксономическая принадлежность грибов соответствуют электронной международной базе данных Index Fungorum [22].

В микологии сообщество грибов, занимающих единое дискретное местообитание, называют микокомплексом. Экологический анализ данных включает: видовой состав, число видов, частоту встречаемости и количество колониеобразующих единиц (КОЕ/л).

Обработка данных проведена с использованием программы MS Excel и пакета статистических программ PRIMER® 5.2.8 (использовали функции Similarity, BIOENV, CLUSTER и MDS). Входным форматом пакета программ PRIMER® 5.2.8 служат матрицы типа пробы×таксоны [23].

Сходство видового состава комплексов грибов по морям, горизонтам воды, выделенным группам оценено по коэффициенту сходства Брэй-Кёртиса, который вычисляется по наличию или отсутствию организма, а численной структуры – на основе матрицы численности микромицетов (Similarity-анализ). BIOENV – результат сопоставления биотической (фиксированной, количество видов и численность грибов, КОЕ/л) и абиотической (вторичной, значения физических и химических параметров воды) матриц сходства для расчета наиболее высоких значений коэффициентов ранговой корреляции Спирмена (ρ_{\max}), которые определяют сочетание параметров воды, в наибольшей степени соответствующих изменению распределения численности и видового состава грибов. CLUSTER – графическая интерпретация кластерного анализа относительного сходства станций (по коэффициенту Брей-Кёртиса). MDS-ординация (Ordination of samples by Multi-Dimensional Scaling) – многомерное масштабирование, графическое представление степени сходства (различия) станций, определяется как расстояние между станциями в многомерном пространстве с последующим наложением их на двухмерное. Статистическая достоверность графического представления выражается показателем «Stress», высоким уровнем достоверности считаются значения в диапазоне от 0,05 до 0,2 [23, 24].

Параллельно учитывались физические и химические параметры воды: глубина, температура, pH, солёность, O_2 , NO_2^- , NO_3^- , NH_4^+ , N_{org} , PO_4^{3-} , P_{org} , Si.

Результаты исследования

Таксономическая структура. Исследованы пелагические экосистемы открытых районов Азовского и Чёрного морей, а также Чёрного моря у берегов Крыма и Кавказа в пределах экономической зоны Российской Федерации. Идентифицировано 35 видов грибов из 17 родов, 12 семейств, 11 порядков, 6 классов из отдела Ascomycota и группа неопределённых видов Fungi spp. В Чёрном море выделены 35 видов, преобладали представители родов *Aspergillus* (11) и *Penicillium* (4). В Азовском море – 8 видов из 5 родов, 4 семейств, 4 порядков, 3 классов и группа Fungi spp., доминировали представители рода *Cladosporium* (3). Все виды микромицетов, найденные в Азовском море, присутствовали и в Чёрном. Наибольшая частота встречаемости отмечена для видов *Exophiala dermatitidis* – 17,0%, *Cladosporium cladosporioides* – 23,1% и *Cladosporium sphaerospermum* – 35,4% (автор и год описания приведены в табл. 1). Сходство (коэффициент Брэй-Кёртиса) микобиоты морей по количественным показателям составляло 37,8%, по видовому составу – 40,0%.

Горизонтальная структура микокомплексов. В Чёрном море по слоям воды отмечены сходные показатели видового богатства грибов (табл. 2). Сходство структуры комплексов по горизонтам воды изменялось: по численной структуре от 46,7 (слои: термоклин и ниже термоклина) до 55,7% (слои: поверхностный и ниже термоклина); по видовой – от 66,7 (слои: поверхностный и термоклин) до 77,8% (слои: поверхностный и ниже

термоклина). В Азовском море также отмечено высокое сходство структуры комплексов грибов поверхностного и придонного горизонта воды, сходство по численной структуре – 65,4%; видовой – 71,4%.

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

Таксономический состав и средняя численность (N_{cp} , КОЕ/л) микромицетов в Чёрном и Азовском морях по горизонтам воды
[Taxonomic composition and colony forming units number (N_m , CFU/L) of micromycetes in the Black and Sea of Azov by water horizons]

Море, слой воды [Sea, layer of water] Вид [Species]	Чёрное море [Black sea]			Азовское море [Sea of Azov]	
	Поверх- ность [Surface]	Термо- клин [Thermo- cline]	Ниже тер- моклина [Below the thermocline]	Поверх- ность [Surface]	Придон- ный [Bottom]
Среднее число колониеобразующих единиц (N_{cp} , КОЕ/л) [Average number of colony forming units (N_m , CFU/L)]					
<i>Acremonium alabamense</i> Morgan-Jones 1974	0	133	78	0	0
<i>Acrostalagmus albus</i> Preuss 1851	607	667	192	0	0
<i>Alternaria alternata</i> * <i>Al. chlamydospore</i> ≈ Mouch. 1973	285	67	154	0	0
<i>Alternaria tenuissima</i> (Kunze) Wiltshire 1933	142	0	308	0	0
<i>Aspergillus candidus</i> * Link 1809	71	67	1153	0	0
<i>A. carneus</i> * Blochwitz 1933	0	200	384	0	0
<i>A. flavus</i> * Link 1809	133	267	200	700	200
<i>A. fumigatus</i> * Fresen. 1863	321	333	76	0	0
<i>A. granulosis</i> ≈ Raper and Thom 1944	142	267	0	0	0
<i>A. nidulans</i> ≈(Eidam) G. Winter 1884	286	2333	3 230	0	0
<i>A. restrictus</i> * G. Sm. 1931	267	0	1 153	0	0
<i>Aspergillus</i> spp.	357	0	1 615	1 400	1 100
<i>A. sydowii</i> * (Bainier & Sar- tory) Thom & Church 1926	0	0	770	0	0
<i>A. ustus</i> * (Bainier) Thom and Church 1926	142	1333	0	0	0
<i>A. versicolor</i> * (Vuill.) Tirab. 1908	0	733	76	0	0
<i>Cadophora malorum</i> ≈(Kidd & Beaumont) W. Gams 2000	71	133	0	0	0
<i>Candida albicans</i> (C.P. Robin) Berkhout 1923	71	200	0	0	0
<i>Cephalosporium</i> <i>sphaerospermum</i> Penz. 1882	71	0	1538	0	0
<i>Cladophialophora carrionii</i> #(Trejos) de Hoog, Kwon- Chung & McGinnis 1995	71	67	0	0	0

Море, слой воды [Sea, layer of water] Вид [Species]	Чёрное море [Black sea]			Азовское море [Sea of Azov]	
	Поверх- ность [Surface]	Термо- клин [Thermo- cline]	Ниже тер- моклина [Below the thermocline]	Поверх- ность [Surface]	Придон- ный [Bottom]
<i>Cladosporium algarum</i> ≈ Cooke et Masee 1888	2 142	0	846	0	0
<i>C. cladosporioides</i> *	2 571	2 733	615	0	700
<i>C. herbarum</i> ≈ (Pers.) Link 1816	787	0	230	0	100
<i>Cladosporium</i> sp.	2 286	3 800	1 769	4 700	3 100
<i>Exophiala dermatitidis</i> ≈ (Kano) de Hoog 1977	6 500	267	692	200	300
<i>Fusarium solani</i> (Mart.) Sacc. 1881	214	0	0	0	0
<i>Lasionectopsis spinosa</i> ≈ (Negroni) Lechat & P.-A. Moreau 2019	0	67	0	0	300
<i>Penicillium citrinum</i> *Thom 1910	357	0	1000	0	0
<i>P. decumbens</i> ≈ Thom 1910	0	467	0	0	0
<i>P. paradoxum</i> (Fennell & Raper) Samson, Houbraken, Visagie & Frisvad 2014	0	400	0	0	0
<i>Penicillium</i> sp.	0	67	845	0	800
<i>Phialemonium atrogriseum</i> ≈ (Pan.) Dania García, Per- domo, Gené, Cano and Guarro 2013	500	0	153	0	0
<i>Phialophora</i> sp.	71	67	307	0	0
<i>Trichocladium asperum</i> ≈ Harz 1871	0	0	1538	0	0
<i>Trichophyton</i> <i>mentagrophytes</i> (C.P. Robin) Sabour. 1895	0	20	153	0	0
Fungi spp.	285	400	539	100	900
Число видов	26	25	27	5	9
Средняя численность гри- бов по слоям воды (мин – max), КОЕ·дм ⁻³	17867±4792 3000–53000	16643±4118 3000– 65000	17567±4767 2000– 69000	7100±2038 1000–20000	7500±1887 3000– 22000

Примечание. ± – стандартное отклонение; * – вид гриба с генетически доказанной способностью функционировать в морской среде; ≈ – вид гриба, известный из морских экосистем [1, 12, 25, 26].

[Note. ± – standard deviation (SD); * Terrestrial micromycete species with proven ability to function in the marine environment [Jones 2015]]; ≈ – a species of fungus known from marine ecosystems [1, 12, 25, 26].

Влияние абиотических факторов. По результатам гидрохимических анализов установлено, что содержание всех биогенных элементов в поверхностном деятельном слое вод Чёрного и Азовского морей находилось ниже существующих норм предельно допустимых концентраций (ПДК) для рыбохозяйственных водоемов [27].

По горизонтам воды для рассматриваемых абиотических факторов не были рассчитаны статистически значимые коэффициенты ранговой корреляции Спирмана (ρ_{\max}), которые оказывают ключевое влияние на развитие микобиоты.

По станциям морей сочетание значений четырёх переменных: глубина отбора проб, содержание NO_2^- , NO_3^- , Si – обусловило статистически значимые коэффициенты корреляции Спирмана ($\rho_{\max} = 0,503-0,513$) (табл. 2). Поэтому дальнейший анализ влияния абиотических факторов на структуру комплексов грибов включает только эти переменные. Невысокие коэффициенты корреляции свидетельствуют о воздействии на структуру микокомплексов факторов, не учтенных в нашем исследовании.

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

Наиболее высокие значения коэффициента ранговой корреляции Спирмана (ρ_{\max}) для комбинаций из разного числа переменных
[Highest values of the Spearman rank correlation index (ρ_{\max}) for different combination of environmental variables]

Значение [Meaning] ρ_{\max}	Переменные [Variables]	Количество переменных [Number of variables]
0,513	Глубина [Depth], NO_2^-	2
0,512	Глубина [Depth], NO_2^- , NO_3^-	3
0,503	Глубина [Depth], NO_2^- , NO_3^- , Si	4

Кластерный и MDS-анализ станций, выполненные на основе коэффициентов сходства по 4 значимым факторам на уровне $\rho=0,503$, разделили станции на 3 группы. В группу I вошли прибрежные станции Кавказского побережья и прилегающих открытых вод (исключение ст. 135), в группу II – остальные станции северной и центральной части Чёрного моря, в группу III – все станции Азовского моря (рис. 2). Значения ведущих абиотических переменных и показателей видового богатства грибов для станций, объединенных в группы, представлены в табл. 3.

Средние показатели глубины, NO_2^- и Si различались по группам в 2–4,7 раза. Сходство микокомплексов по численной структуре изменялось от 34,1 (группы I и III) до 52,0% (I и II), по видовой структуре – от 38,7 (I и III; 5 общих видов и группа Fungi sp.) до 58,8% (группы I и II; 14 общих видов и группа Fungi sp.). Группы I и II находятся в Чёрном море, значения коэффициентов сходства групп по численной и видовой структуре больше 50%. Следовательно, микокомплексы этих групп разделены условно, что подтверждают значения средних абиотических параметров, показателей видового богатства микобиоты (см. табл. 3), а также MDS-анализ с графическим изображением значений рассматриваемых переменных (рис. 3). В период исследования наблюдали интенсивное перемешивание вод: скорость основного черноморского течения (ОЧТ) по вертикали изменялась от 30 до 60 м/с, а в западной центральной и восточной частях региона южнее ОЧТ отмечали

три крупномасштабные циклонические меандры [28], поэтому значения физических и химических параметров воды были близкими в разных районах Чёрного моря.

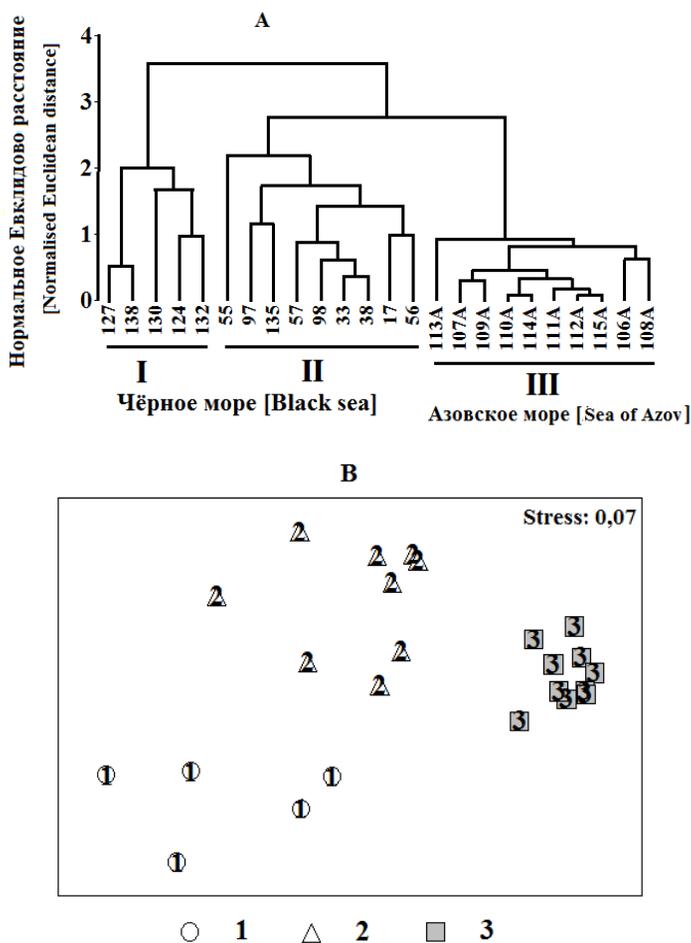


Рис. 2. Дендрограмма группирования (А) и неметрическое многомерное масштабирование в двух измерениях (МДС-ординация) (В) станций Чёрного и Азовского морей на основе относительного сходства по 4 ведущим абиотическим параметрам (глубина отбора проб, содержание NO_2^- , NO_3^- , Si), обуславливающих количественное распределение грибов в пелагиали морей ($\rho = 0,503$).

Примечание. Группа I – станции № 124, 127, 130, 132, 138 (Чёрное море);
группа II – станции № 17, 33, 38, 55–57, 97, 98, 135 (Чёрное море);
группа III – станции № 106А–115А (Азовское море)

[Fig. 2. Dendrogram of grouping (A) and non-metric multidimensional scaling (MDS ordination) in two dimensions (B) of the stations in the Black and Azov Seas based on relative similarity for the four determinant abiotic parameters (sampling depth and concentrations of NO_2^- , NO_3^- , Si) determining the quantitative distribution of fungi in the pelagial of the seas ($\rho = 0.503$).

[Note: Group I – stations № 17, 33, 38, 55–57, 98, (Black Sea); Group II – stations № 97, 127, 130, 132, 135, 138 (Black Sea); Group III – stations № 106A – 115A (Sea of Azov)]

Таблица 3 [Table 3]

Средние значения ведущих абиотических параметров и показателей видового богатства грибов для выделенных групп станций (среднее ± стандартное отклонение (медиана; минимум – максимум))
[Average values of key abiotic parameters, species richness and abundance indicts of fungi from distinguished groups of stations (mean ± standard deviation, (median; minimum – maximum))]

Море, группа [Sea, group]	Чёрное море [Black sea]		Азовское море [Sea of Azov]
	I (ст. 124, 127, 130, 132, 138)	II (ст. 17, 33, 38, 55, 56, 57, 97, 98, 135)	III (106A-115A)
Глубина [Depth], m	14,9±3,1 (15,3; 1,0–40,0)	15,01±3,9 (15,3; 1,0–41,0)	5,1±4,3 (4,0; 1,0–11,0)
NO ₂ ⁻ , mcg/L	0,67±0,20 (0,70; 0,40–0,90)	0,23±0,17 (0,17; 0,05–0,50)	1,35±0,34 (1,33; 0,85–1,85)
NO ₃ ⁻ , mcg/L	2,03±0,53 (1,80; 1,60–2,90)	1,65±1,25 (1,37; 0,43–4,12)	1,62±1,28 (1,40; 0,25–3,70)
Si, mcg/L	112,33±38,57 (95,00; 69,00–156,67)	140,89±34,25 (142,00; 75,00–185,33)	661,65±208,75 (623,00; 335,00–949,50)
Среднее количество видов грибов на станциях [Mean number of species fungi at stations]	8±2 (8; 6–12)	8±2 (9; 4–13)	3±1 (3; 2–5)
Количество видов грибов в группах [Number of species fungi in groups]	22	29	9
Численность грибов в группах, КОЕ/л [The number of fungi in groups (N _m , CFU/L)]	21134±8798 (21333; 10334–34667)	16481±14343 (11000; 3333–47000)	7300±5633 (5000; 2500–21000)

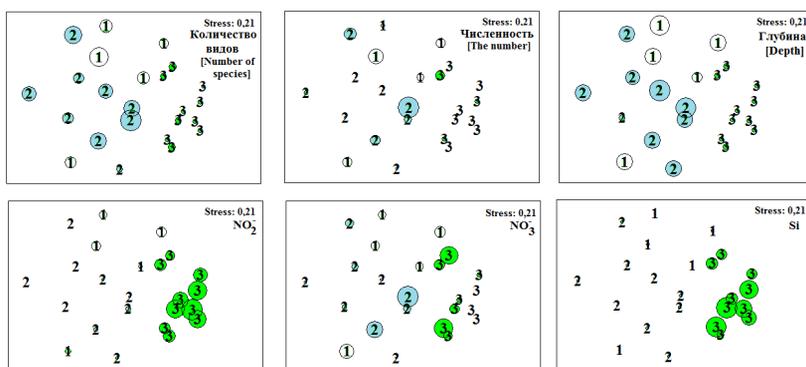


Рис. 3. Неметрическое многомерное масштабирование в двух измерениях (MDS-ординация) численности грибов и концентраций ведущих абиотических переменных в группах станций I–III.

Примечание. 1 – группа станций I; 2 – группа станций II; 3 – группа станций III
[Fig. 3. Non-metric multidimensional scaling (MDS ordination) in two dimensions of the fungal abundance and levels of the most influential abiotic variables in station groups I-III]
[Note. 1 – group of stations I; 2 – group of stations II; 3 – group of stations III]

Обсуждение

Список видов грибов, выделенных в пелагиали Чёрного и Азовского морей представлен широко распространенными терригенными видами грибов, которые относятся к факультативно-морским. Однако многочисленные исследования показывают, что разделение грибов на группы облигатно- и факультативно-морских организмов – формально. В наших исследованиях 22 вида микромицетов (62,68%) ранее были обнаружены в море [1, 12, 25, 26], из них 11 (31,42%) с генетически доказанной способностью функционировать в морской среде [25] (см. табл. 1). Идентифицированные виды микромицетов и представители выделенных родов, известны в Чёрном море: в секторе полуострова Крым, северо-западной части, прибрежных районах Румынии, [12, 29–31], в районе г. Геленджика [32], открытом море [18], исключение – род *Exophiala*. Следовательно, видовой состав грибов, установленный в нашем исследовании, характерен и для других районов моря. Вид *E. dermatitidis* ранее неоднократно выделяли из морских экосистем, он указан в списке морских видов в монографии E.B. Gareth Jones et al. «Classification of marine Ascomycota, Basidiomycota, Blastocladiomycota and Chytridiomycota» [25].

Микобиота Азовского моря эпизодично была исследована Е.А. Кузнецовым, из воды, грунта и прибрежно-водных растений выявлены облигатно-морские представители классов Labyrinthulea (отдел Bigyra), Chytridiomycetes (Chytridiomycota), а также 9 видов из класса Peronosporae (Oomycota), паразитирующих на зелёных нитчатых и диатомовых водорослях, всего 29 видов [33]. В Азовском море мы впервые обнаружили *Aspergillus flavus*, *Cladosporium cladosporioides*, *C. herbarum*, *Exophiala dermatitidis*, *Lasionectopsis spinosa*, эти виды отмечены для пресных и солёных водоемов Понто-Каспийского бассейна [34–36].

Разнообразие и распространение биоты определяют физико-химические свойства конкретной морской экосистемы [37]. Исследования микопланктона, выполненные молекулярными методами, показали, что видовое богатство грибов зависит от температуры воды, инсоляции, солёности, pH, концентрации кислорода, органического и неорганического углерода, неорганических форм азота, фосфора, SiO₄, химического потребления кислорода (ХПК), стока речных вод, близости берега [6, 11, 16, 38], глубины, морских течений и апвеллинга [39]. Температура, pH и нитраты считаются основными факторами, так как установлено их влияние на формирование сообществ микопланктона независимо от места отбора проб [6, 11, 16, 38]. Также выявлено, что механизмы, регулирующие разнообразие микопланктона, могут различаться в прибрежных и открытых водах океана [10]. Из биотических факторов отмечают биомассу фитопланктона, преимущественно диатомовых водорослей, концентрацию хлорофилла-а [11, 38, 39].

В многочисленных работах доказано, что почвенные микромицеты сохраняют жизнеспособность в воде разной солёности и температуры от 8 недель до года [40–43]. В наших исследованиях солёность изменялась от

14,24 до 18,96‰ (17,88±1,23), температура – от 10,14 до 26,59 °С (16,90±5,95), содержание всех биогенных элементов находилось ниже существующих норм ПДК, следовательно, экологическая ситуация не относится к экстремальной.

Установив влияние глубины отбора проб, концентраций NO_2^- , NO_3^- , Si на структуру комплексов микобиоты в исследуемых районах, мы пришли к выводу, что наши данные согласуются с результатами, полученными другими авторами. Глубина – это комплекс взаимосвязанных условий среды, например, с увеличением глубины уменьшаются температура, концентрация O_2 , прозрачность, увеличиваются плотность воды, солёность, поглощение и рассеивание света, поэтому глубина влияет на структуру микокомплексов, а также видовое разнообразие всех организмов.

Грибы используют азот из органических соединений (аминокислоты, белки, пептоны, пептиды), а также соли аммония, аммиак, нитраты, нитриты и атмосферный азот. Большинство грибов используют нитраты, нитриты или азотнокислый аммоний [44, 45]. В Григорьевском лимане и авандельте р. Дунай (северо-западная часть Чёрного моря) установлена прямая пропорциональная зависимость численности пропагул грибов от концентрации NO_3^- и NO_2^- [14]. В Бохайском море найдена прямая зависимость количества оперативно таксономических единиц (ОТЕ или OTU на английском языке) и их численности от концентраций общего и растворимого фосфора, неорганических форм азота и Si, которые также являются ключевыми питательными веществами для роста фитопланктона [7]. В нашем случае получена прямая пропорциональная зависимость количества видов и численности грибов от глубины и NO_3^- , обратная – от NO_2^- и Si.

В Азовском море в период отбора проб наблюдали цветение диатомовых водорослей родов *Skeletonema*, *Cylindrotheca*, *Rhizosoleniineae* и низкую прозрачность воды (до 2,0 м).

Заключение

В микопланктоне морей идентифицировано 35 видов микромицетов: в Чёрном море – 35, преобладали представители родов *Aspergillus* (11) и *Penicillium* (4); в Азовском – 8 видов грибов, доминировали представители рода *Cladosporium* (3). Впервые для Чёрного моря указан вид *Exophiala dermatitidis*. В Азовском море все виды выделены впервые. Условия среды обитания для развития микобиоты были наиболее благоприятны в Чёрном море, об этом свидетельствуют показатели видового богатства грибов. В Чёрном море по горизонтам воды сходство структуры микокомплексов изменялось: по численной структуре от 46,7 до 55,7%; по видовой – от 66,7 до 77,8%. Видовой состав грибов, установленный в нашем исследовании, характерен и для других районов моря. В Азовском море сходство структуры комплексов грибов поверхностного и придонного горизонта воды по численной структуре – 65,4%; видовой – 71,4%. Наиболее выраженное

влияние на структуру микокомплексов Чёрного и Азовского морей оказывало сочетание четырёх абиотических переменных: глубина отбора проб, содержание NO_2^- , NO_3^- , Si (коэффициент корреляции Спирмена $\rho_{\text{max}} = 0,503$). Получена прямая зависимость количества видов и численности грибов от глубины и NO_3^- , обратная – от NO_2^- и Si. Кластерный и MDS-анализ станций, выполненные на основе коэффициентов сходства по 4 значимым факторам на уровне $\rho = 0,503$, разделили станции на 3 группы. В группу I вошли прибрежные станции Кавказского побережья и прилегающих открытых вод (исключение ст. 135), в группу II – остальные станции северной и центральной части Чёрного моря, в группу III – все станции Азовского моря. Выявлено, что микокомплексы групп Чёрного моря разделены условно, это подтверждают значения средних абиотических параметров и показателей видового богатства микобиоты.

Список источников

1. About Marine Fungi. URL: <https://marinefungi.org/> (accessed: 09.01.2023).
2. Brandon T.H., Vonnahme T.R., Peng X., Jones E.B. G., Heuzé C. Global diversity and geography of planktonic marine fungi // *Botanica Marina*. 2019. Vol. 63, № 2. PP. 121–139. doi: [10.1515/bot-2018-0113](https://doi.org/10.1515/bot-2018-0113)
3. Vera J., Gutiérrez M.H., Palfner G., Pantoja S. Diversity of culturable filamentous Ascomycetes in the eastern South Pacific Ocean off Chile // *World Journal of Microbiology & Biotechnology*. 2017. Vol. 33, № 8. P. 157. doi: [10.1007/s11274-017-2321-7](https://doi.org/10.1007/s11274-017-2321-7)
4. Pham T.T., Dinh K.V., Nguyen V.D. Biodiversity and enzyme activity of marine fungi with 28 new records from the tropical coastal ecosystems in Vietnam // *Mycobiology*. 2021. Vol. 49, № 6. PP. 559–581. doi: [10.1080/12298093.2021.2008103](https://doi.org/10.1080/12298093.2021.2008103)
5. Wang X., Singh P., Gao Z., Zhang X., Johnson Z.I., Wang G. Distribution and diversity of planktonic fungi in the west Pacific warm pool // *PLoS One*. 2014. Vol. 9, № 7. P. e101523. doi: [10.1371/journal.pone.0101523](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0101523)
6. Taylor J.D., Cunliffe M. Multi-year assessment of coastal planktonic fungi reveals environmental drivers of diversity and abundance // *The ISME Journal*. 2016. Vol. 10, № 9. PP. 2118–2128. doi: [10.1038/ismej.2016.24](https://doi.org/10.1038/ismej.2016.24)
7. Wang Y., Sen B., He Y., Xie N., Wang G. Spatiotemporal distribution and assemblages of planktonic fungi in the coastal waters of the Bohai sea // *Frontiers in Microbiology*. 2018. Vol. 9. P. 584. doi: [10.3389/fmicb.2018.00584](https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.00584)
8. Gutiérrez M.H., Pantoja S., Tejos E., Quiñones R.A. The role of fungi in processing marine organic matter in the upwelling ecosystem off Chile // *Marine Biology*. 2010. Vol. 158, № 1. PP. 205–219. doi: [10.1007/s00227-010-1552-z](https://doi.org/10.1007/s00227-010-1552-z)
9. Hassett B.T., Borrego E.J., Vonnahme T.R., Rämä T., Kolomiets M.V., Gradinger R. Arctic marine fungi: biomass, functional genes, and putative ecological roles // *The ISME Journal*. 2019. Vol. 13. PP. 1484–1496. doi: [10.1038/s41396-019-0368-1](https://doi.org/10.1038/s41396-019-0368-1)
10. Gao Z., Johnson Z.I., Wang G. Molecular characterization of the spatial diversity and novel lineages of mycoplankton in Hawaiian coastal waters // *The ISME Journal*. 2010. Vol. 4, № 1. PP. 111–120. doi: [10.1038/ismej.2009.87](https://doi.org/10.1038/ismej.2009.87)
11. Wang Y., Sen K., He Y., Xie Y., Wang G. Impact of environmental gradients on the abundance and diversity of planktonic fungi across coastal habitats of contrasting trophic status // *Science of the Total Environment*. 2019. Vol. 683. PP. 822–833. doi: [10.1016/j.scitotenv.2019.05.204](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.05.204)
12. Копытина Н.И. Микобиота пелагиали Одесского региона северо-западной части Чёрного моря // *Вестник Томского государственного университета. Биология*. 2020. № 52. С. 140–163. doi: [10.17223/19988591/52/8](https://doi.org/10.17223/19988591/52/8)

13. Крисс А.Е. Морская микробиология (глубоководная). М. : Изд-во АН СССР, 1959. 455 с.
14. Копытина Н.И. Абиотические условия распределения propagул высших морских грибов в разных водных массах северо-западной части Черного моря // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. 2007. № 15. С. 459–464.
15. Копытина Н.И., Тарасюк И.В. Водные грибы пелагиали авандельты реки Дунай // Микробиология і біотехнологія. 2010. № 1. С. 37–43.
16. Banos S., Gysi D.M., Richter-Heitmann T., Glöckner F.O., Boersma M., Wiltshire K.H., Gerdt G., Wichels A., Reich M. Seasonal dynamics of pelagic mycoplanktonic communities: interplay of taxon abundance, temporal occurrence, and biotic interactions // *Frontiers in microbiology*. 2020. Vol. 11. P. 1305. doi: [10.3389/fmicb.2020.01305](https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.01305)
17. Sen K., Sen B., Wang G. Diversity, abundance, and ecological roles of planktonic fungi in marine environments // *Journal of fungi* (Basel, Switzerland). 2022. Vol. 8, № 5. P. 491. doi: [10.3390/jof8050491](https://doi.org/10.3390/jof8050491)
18. Meyers S.P., Ahearn D.G., Roth F.J. Mycological investigations of the Black Sea // *Bulletin of Marine Science*. 1967. Vol. 17, № 3. PP. 576–596.
19. Билай В.И., Коваль Э.З. Аспергиллы : Определитель. Киев : Наукова думка, 1988. 202 с.
20. *Clinical fungi atlas of clinical fungi* / ed. by G.S. De Hoog, J. Guarro, J. Gené, M.J. Figueras. Utrecht : CBS; Spain : Reus, 2000. 1126 p.
21. Refai M., Abo H. El-Yazid, Tawakkol W. Monograph on the genus *Penicillium*. 2015. 157 p.
22. Index Fungorum. URL: <http://www.indexfungorum.org/names/Names.asp> (accessed: 01.10.-09.02.2023).
23. Clarke K.R., Gorley R.N., Somerfield P.J., Warwick R.M. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. 3rd ed. PRIMER-E : Plymouth, 2014. 262 p.
24. Петров А.Н., Неврова Е.Л., Малахова Л.В. Многомерный анализ распределения бентосных диатомовых (*Bacillariophyta*) в поле градиентов абиотических факторов в Севастопольской бухте (Чёрное море, Крым) // *Морской экологический журнал*. 2005. Т. 4, № 3. С. 65–77.
25. Jones E.B.G., Suetrong S., Sakayaroj J., Bahkali A.H., Abdel-Wahab M.A., Boekhout T., Pang K.-L. Classification of marine Ascomycota, Basidiomycota, Blastocladiomycota and Chytridiomycota // *Fungal Diversity*. 2015. Vol. 73. PP. 1–72. doi: [10.1007/s13225-015-0339-42](https://doi.org/10.1007/s13225-015-0339-42)
26. Копытина Н.И., Бочарова Е.А. Fouling communities of microscopic fungi on various substrates of the Black Sea // *Biosystems Diversity*. 2022. Vol. 29, № 4. PP. 345–353. doi: [10.15421/012144](https://doi.org/10.15421/012144)
27. Приказ Минсельхоза России от 13 декабря 2016 г. № 552 «Об утверждении нормативов качества воды водных объектов рыбохозяйственного значения, в том числе нормативов предельно допустимых концентраций вредных веществ в водах водных объектов рыбохозяйственного значения» (с изменениями на 10.03.2020).
28. Федирко А.В., Артамонов Ю.В., Скрипалева Е.А., Никольский Н.В. Пространственные особенности гидрологической структуры вод северной части Черного моря по данным измерений в 108-м рейсе НИС «Профессор Водяницкий» // *Моря России: исследования береговой и шельфовой зон : тезисы докладов Всероссийской научной конференции (XXVIII Береговая конференция)*. Севастополь, 2020. С. 192–194.
29. Артемчук Н.Я. Микофлора морей СССР. М. : Наука, 1981. 190 с.
30. Áras M., Hulea A. *Mycromyceta* // *Analele universitatii “Ovidius” Constanta. Seria Biologie–Ecologie*. 1998. Vol. 2. PP. 7–9.
31. Копытина Н.И., Дудка И.А. Таксономическое разнообразие микобиоты прибрежных вод Крыма (Чёрное море) // *Морской биологический журнал*. 2016. Т. 1, № 2. С. 27–38. doi: [10.21072/mbj.2016.01.2.03](https://doi.org/10.21072/mbj.2016.01.2.03)

32. Бубнова Е.Н. Грибы прибрежной зоны Чёрного моря в районе Голубой бухты (восточное побережье, окрестности г. Геленджика) // Микология и фитопатология. 2014. Т. 48, вып. 1. С. 20–30.
33. Кузнецов Е.А. Грибы Азовского моря // Проблемы литодинамики и экосистем Азовского моря и Керченского пролива : тезисы докладов международной научно-практической конференции / под ред. Г.Г. Матишова. Ростов н/Д, 2004. С. 47–49.
34. Семёнова Т.А. Микобиота водоемов среднего Поволжья : дис. ... канд. биол. наук. М. : Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, 1994. 145 с.
35. Ghorbani-Choboghlo H., Khosravi A.R., Sharifzadeh A., Taghavi M., Darvishi S., Ashrafi Tamami I., Erfanmanesh A. Gastrointestinal microflora of captured stellate sturgeon (*Acipenser stellatus*, Pallas, 1771) from Southeast Caspian Sea, Iran // Iranian Journal of Fisheries Sciences. 2014. Vol. 13, № 2. PP. 319–329. doi: [10.22092/IJFS.2018.114359](https://doi.org/10.22092/IJFS.2018.114359)
36. Копытина Н.И. Водные микроскопические грибы Понто-Каспийского бассейна (чек-лист, синонимика) / под ред. Л.И. Рябушко. Воронеж : Ковчег, 2018. 292 с. doi: [10.21072/978-5-6042082-0-5](https://doi.org/10.21072/978-5-6042082-0-5)
37. Mitchell J.I., Zuccaro A. Sequences, the environment and fungi // Mycologist. 2006. Vol. 20, № 2. PP. 62–74. doi: [10.1016/j.mycol.2005.11.004](https://doi.org/10.1016/j.mycol.2005.11.004)
38. Duan Y., Xie N., Song Z., Ward C.S., Yung C.-M., Hunt D.E., Johnson Z.I., Wang G. A High-resolution time series reveals distinct seasonal patterns of planktonic fungi at a temperate coastal ocean site (Beaufort, North Carolina, USA) // Applied and Environmental Microbiology. 2018. Vol. 84, № 21. PP. e00967–18. doi: [10.1128/AEM.00967-18](https://doi.org/10.1128/AEM.00967-18)
39. Priest T., Fuchs B., Amann R., Reich M. Diversity and biomass dynamics of unicellular marine fungi during a spring phytoplankton bloom // Environmental Microbiology. 2021. Vol. 23, № 1. PP. 448–463. doi: [10.1111/1462-2920.15331](https://doi.org/10.1111/1462-2920.15331)
40. Алтон Л.В. Выживаемость некоторых видов рода *Fusarium* в морской и речной воде // Микология и фитопатология. 1985. Т. 19, вып. 3. С. 193–199.
41. Алтон Л.В. Жизнеспособность различных культур микроскопических грибов дерново-подзолистой почвы при различных температурах морской и речной воды // Микробиология. 1983. Т. 52, № 3. С. 482–486.
42. Kis-Papo T., Oren A., Wasser S.P., Nevo E. Survival of filamentous fungi in hypersaline Dead Sea water // Microbial Ecology. 2003 Vol. 45, № 2. PP. 183–190. doi: [10.1007/s00248-002-3006-8](https://doi.org/10.1007/s00248-002-3006-8)
43. El-Meleigy M.A., Hoseiny E.N., Ahmed S.A., Al-Hoseiny A.M. Isolation, identification, morphogenesis and ultrastructure // Journal of Applied Sciences in Environmental Sanitation. 2010. Vol. 5, № 2. PP. 201–212.
44. Беккер З.Э. Физиология и биохимия грибов. М. : Изд-во Моск. ун-та, 1988. 230 с.
45. Wegley L., Edwards R., Rodriguez-Brito B., Liu H., Rohwer F. Metagenomic analysis of the microbial community associated with the coral *Porites astreoides* // Environmental Microbiology. 2007. Vol. 9, № 11. PP. 2707–2719. doi: [10.1111/j.1462-2920.2007.01383.x](https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2007.01383.x)

References

1. About Marine Fungi. [Electronic resource]. Available at: <https://marinefungi.org/> (accessed 09.01.2023)
2. Brandon T.H., Vonnahme T.R., Peng X., Jones E.B. G., Heuzé C. Global diversity and geography of planktonic marine fungi. *Botanica Marina*. 2019; 63(2): 121-139. doi: [10.1515/bot-2018-0113](https://doi.org/10.1515/bot-2018-0113)
3. Vera J, Gutiérrez MH, Palfner G, Pantoja S. Diversity of culturable filamentous Ascomycetes in the eastern South Pacific Ocean off Chile. *World Journal Microbiol Biotechnol*. 2017;33(8):157. doi: [10.1007/s11274-017-2321-7](https://doi.org/10.1007/s11274-017-2321-7)
4. Pham TT, Dinh KV, Nguyen VD. Biodiversity and Enzyme Activity of Marine Fungi with 28 New Records from the Tropical Coastal Ecosystems in Vietnam. *Mycobiology*. 2021;49(6):559-581. doi: [10.1080/12298093.2021.2008103](https://doi.org/10.1080/12298093.2021.2008103)

5. Wang X, Singh P, Gao Z, Zhang X, Johnson ZI, Wang G. Distribution and diversity of planktonic fungi in the West Pacific Warm Pool. *PLoS One*. 2014;9(7):e101523. doi: [10.1371/journal.pone.0101523](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0101523)
6. Taylor JD, Cunliffe M. Multi-year assessment of coastal planktonic fungi reveals environmental drivers of diversity and abundance. *The ISME Journal*. 2016;10(9):2118-2128. doi: [10.1038/ismej.2016.24](https://doi.org/10.1038/ismej.2016.24)
7. Wang Y, Sen B, He Y, Xie N, Wang G. Spatiotemporal Distribution and Assemblages of Planktonic Fungi in the Coastal Waters of the Bohai Sea. *Frontiers in Microbiology*. 2018;9:584. doi: [10.3389/fmicb.2018.00584](https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.00584)
8. Gutiérrez MH, Pantoja S, Tejos E, Quiñones RA. The role of fungi in processing marine organic matter in the upwelling ecosystem off Chile. *Marine Biology*. 2010;158 (1): 205-219. doi: [10.1007/s00227-010-1552-z](https://doi.org/10.1007/s00227-010-1552-z)
9. Hassett B.T., Borrego E.J., Vonnahme T.R., Rämä T., Kolomiets M.V., Gradinger R. Arctic marine fungi: biomass, functional genes, and putative ecological roles. *The ISME Journal*. 2019;13:1484–1496. doi: [10.1038/s41396-019-0368-1](https://doi.org/10.1038/s41396-019-0368-1)
10. Gao Z, Johnson ZI, Wang G. Molecular characterization of the spatial diversity and novel lineages of mycoplankton in Hawaiian coastal waters. *The ISME Journal*. 2010;4(1):111-120. doi: [10.1038/ismej.2009.87](https://doi.org/10.1038/ismej.2009.87)
11. Wang Y, Sen K, He Y, Xie Y, Wang G. Impact of environmental gradients on the abundance and diversity of planktonic fungi across coastal habitats of contrasting trophic status. *Science of the Total Environment*. 2019;683:822-833. doi: [10.1016/j.scitotenv.2019.05.204](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.05.204)
12. Kopytina NI. Mycobiota of the pelagic zone of Odessa region in the northwestern Black Sea. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2020;52:14-163. In Russian, English summary. doi: [10.17223/19988591/52/8](https://doi.org/10.17223/19988591/52/8)
13. Kriss AE. Morskaya mikrobiologiya (glubokovodnaya) [Marine Microbiology (deep-sea)]. Moscow: Izdatel'stvo AN USSR; 1959. 455 p. In Russian.
14. Kopytina NI. Abioticheskie usloviya raspredeleniya propagul vysshikh morskikh gribov v raznykh vodnykh massakh severo-zapadnoy chasti Chernogo morya [Abiotic conditions of distribution of propagules of higher marine fungi in different water masses of the northwestern part of the Black Sea]. *Ekologicheskaya bezopasnost' pribrezhnoy i shel'fovoy zon i kompleksnoe ispol'zovanie resursov shel'fa*. 2007;15:459-464. In Russian.
15. Kopytina NI, Tarasyuk IV. Vodnye griby pelagiali avandel'ty reki Dunay [Aquatic fungi pelagiales avandelts of the Danube river]. *Mikrobiologiya i biotekhnologiya*. 2010;1:37-43. In Russian.
16. Banos S., Gysi DM, Richter-Heitmann T, Glöckner FO, Boersma M, Wiltshire KH, Gerdt G, Wichels A, Reich M. Seasonal Dynamics of Pelagic Mycoplanktonic Communities: Interplay of Taxon Abundance, Temporal Occurrence, and Biotic Interactions. *Frontiers in microbiology*. 2020;11:1305. doi: [10.3389/fmicb.2020.01305](https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.01305)
17. Sen K, Sen B, Wang G. Diversity, Abundance, and Ecological Roles of Planktonic Fungi in Marine Environments. *Journal of fungi (Basel, Switzerland)*. 2022;8(5):491. doi: [10.3390/jof8050491](https://doi.org/10.3390/jof8050491)
18. Meyers SP, Ahearn DG, Roth FJ. Mycological investigations of the Black Sea. *Bulletin of Marine Science*. 1967;17(3):576-596.
19. Bilay VI, Koval' EZ. Aspergilly : Opredelitel' [Aspergillus : The Determinant]. Kyiv: Naukova dumka; 1988. 202 p. In Russian.
20. Clinical fungi Atlas of clinical fungi / De Hoog GS, Guarro J, Gené J, Figueras MJ editors. Utrecht: CBS; Spain: Reus; 2000. 1126 p.
21. Refai M, Abo H El-Yazid, Tawakkol W. Monograph On The genus Penicillium. 2015. 157 p.
22. Index Fungorum. [Electronic resource]. Available at: <http://www.indexfungorum.org/names/Names.asp> (accessed 01.10.-09.02.2023)

23. Clarke KR, Gorley RN, Somerfield PJ, Warwick RM. Change In Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation, 3rd edition PRIMER-E : Plymouth; 2014. 262 p.
24. Petrov AN, Nevrova EL, Malakhova LV. Mnogomernyy analiz raspredeleniya bentosnykh diatomovykh (Bacillariophyta) v pole gradientov abioticheskikh faktorov v Sevastopol'skoy bukhte (Chernoe more, Krym) [Multivariate analysis of benthic diatoms distribution across the multidimensional space of the environmental factors gradient in Sevastopol Bay (the Black Sea, Crimea)]. *Marine ecological journal*. 2005;4(3):65-77. In Russian.
25. Jones EBG, Suetrong S, Sakayaroj J, Bahkali AH, Abdel-Wahab MA, Boekhout T, Pang K-L. Classification of marine Ascomycota, Basidiomycota, Blastocladiomycota and Chytridiomycota. *Fungal Diversity*. 2015;73:1-72. doi: [10.1007/s13225-015-0339-4](https://doi.org/10.1007/s13225-015-0339-4)
26. Kopytina NI, Bocharova EA. Fouling communities of microscopic fungi on various substrates of the Black Sea. *Biosystems Diversity*. 2022;29(4): 345-353. doi: [10.15421/012144](https://doi.org/10.15421/012144)
27. Prikaz Minsel'khoza Rossii ot 13 dekabrya 2016 g. № 552 "Ob utverzhdenii normativov kachestva vody vodnykh ob"ektov rybokhozyaystvennogo znacheniya, v tom chisle normativov predel'no dopustimyykh kontsentratsiy vrednykh veshchestv v vodakh vodnykh ob"ektov rybokhozyaystvennogo znacheniya" (s izmeneniyami na 10.03.2020) [Order of the Ministry of Agriculture of the Russian Federation No. 552 dated December 13, 2016 "On Approval of water Quality Standards for water bodies of Fishery Significance, including standards for maximum permissible concentrations of harmful substances in the waters of water bodies of fishery significance" (as amended on 03/10/2020)]. In Russian.
28. Fedirko AV, Artamonov YuV, Skripaleva EA, Nikol'skiy NV. Prostranstvennyye osobennosti gidrologicheskoy struktury vod severnoy chasti chernogo morya po dannym izmereniy v 108-m reyse NIS "Professor Vodyanitskiy" V knige: *Morya Rossii: issledovaniya beregovoy i shel'fovoy zon*. Tezisy dokladov Vserossiyskoy nauchnoy konferentsii (XXVIII beregovaya konferentsiya). Sevastopol'2020. pp. 192-194. In Russian.
29. Artemchuk NYa. Mikoflora morey SSSR [Mycoflora of the seas of the USSR]. Moscow : Nauka Publ.; 1981. 190 p. In Russian.
30. Âpas M, Hulea A. Mycomyceta. *Analele Universitatii "Ovidius" Constanta – Seria Biologie – Ecologie*. 1998;2:7-9.
31. Kopytina NI, Dudka IA. The taxonomic diversity of mycobiota in the coastal waters of Crimea (the Black Sea). *Marine Biological Journal*. 2016;1(2):27-38. doi: [10.21072/mbj.2016.01.2.03](https://doi.org/10.21072/mbj.2016.01.2.03). In Russian.
32. Bubnova EN. Griby pribrezhnoy zony Chernogo morya v rayone Goluboy bukhty (vostochnoe poberezh'e, okrestnosti g. Gelendzhika) [Fungi of Blue Bay (Black sea, eastern coast near town Gelendzhik)]. *Mikologiya i fitopatologiya*. 2014;48(1):20-30. In Russian.
33. Kuznetsov EA. Griby Azovskogo moray [Kuznetsov EA. Mushrooms of the Sea of Azov]. In: "*Problems of lithodynamics and ecosystems of the Azov sea and Kerch strait*". Tezisy dokladov mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii [Problems of lithodynamics and ecosystems of the Sea of Azov and the Kerch Strait / Matishova GG editor. (Rostov-on-Don, Russia, 8-9 June, 2004)]. Rostov-on-Don : CBBP; 2004. pp. 47-49. In Russian
34. Semenova TA. *Mikrobiota vodoemov srednego Povolzh'ya* [Mycobiota of reservoirs of the Middle Volga region. CandSci. Dissertation, Mycology]. Moscow : MV Lomonosov Moscow State University Publ., 1994. 145 p. In Russian.
35. Ghorbani-Choboghlo H, Khosravi AR, Sharifzadeh A, Taghavi M, Darvishi S, Ashrafi Tamami I, Erfanmanesh A. Gastrointestinal microflora of captured stellate sturgeon (*Acipenser stellatus*, Pallas, 1771) from southeast Caspian sea, Iran. *Iranian Journal of Fisheries Sciences*. 2014;13(2):319-329. doi: [10.22092/IJFS.2018.114359](https://doi.org/10.22092/IJFS.2018.114359)
36. Kopytina NI. Vodnye mikroskopicheskie griby Ponto-Kaspiyskogo basseyna (chek-list, sinonimika) [Aquatic microscopic fungi of the Ponto-Caspian basin (checklist,

- synonymy)]. Ryabushko LI editor. Voronezh : Kovcheg Publ.; 2018. 292 p. In Russian. English summary. doi: [10.21072/978-5-6042082-0-5](https://doi.org/10.21072/978-5-6042082-0-5)
37. Mitchell JI, Zuccaro A. Sequences, the environment and fungi. *Mycologist*. 2006;20(2):62-74. doi: [10.1016/j.mycol.2005.11.004](https://doi.org/10.1016/j.mycol.2005.11.004)
 38. Duan Y, Xie N, Song Z, Ward CS, Yung C-M, Hunt DE, Johnson ZI, Wang G. A High-Resolution Time Series Reveals Distinct Seasonal Patterns of Planktonic Fungi at a Temperate Coastal Ocean Site (Beaufort, North Carolina, USA). *Applied and Environmental Microbiology*. 2018;84(21):e00967–18. doi: [10.1128/AEM.00967-18](https://doi.org/10.1128/AEM.00967-18)
 39. Priest T, Fuchs B, Amann R, Reich M. Diversity and biomass dynamics of unicellular marine fungi during a spring phytoplankton bloom. *Environmental Microbiology*. 2021;23(1):448-463. doi: [10.1111/1462-2920.15331](https://doi.org/10.1111/1462-2920.15331)
 40. Alton LV. Survival of some *Fusarium* species in sea and river water. *Mycology and Phytopathology*. 1985;19(3):193-199. In Russian.
 41. Alton LV. The viability of microscopic fungal cultures from soddy-podzolic soil at different temperatures of sea and river water. *Microbiology*. 1983;3: 482-486. In Russian.
 42. Kis-Papo T, Oren A, Wasser SP, Nevo E. Survival of filamentous fungi in hypersaline Dead Sea water. *Microbial Ecology*. 2003;45(2):183-190. doi: [10.1007/s00248-002-3006-8](https://doi.org/10.1007/s00248-002-3006-8)
 43. El-Meleigy MA, Hoseiny EN, Ahmed SA, Al-Hoseiny AM. Isolation, identification, morphogenesis and ultrastructure. *Journal of Applied Sciences in Environmental Sanitation*, 2010;5(2):201-212.
 44. Bekker ZE. Физиология и биохимия грибов [Physiology and biochemistry of fungi]. Moscow : Moscow University Press; 1988. 230 p. In Russian.
 45. Wegley L, Edwards R, Rodriguez-Brito B, Liu H, Rohwer F. Metagenomic analysis of the microbial community associated with the coral *Porites astreoides*. *Environmental Microbiology*. 2007;9(11):2707-2719. doi: [10.1111/j.1462-2920.2007.01383.x](https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2007.01383.x)

Информация об авторах:

Копытина Надежда Ивановна – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории микробиологии, Институт биологии внутренних вод имени И.Д. Папанина РАН (Россия, 152742, поселок Борок, 109, Некоузский район, Ярославская область).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-3201-9334>

E-mail: kopytina_n@mail.ru

Родионова Наталия Юрьевна – м.н.с. отдела аквакультуры и морской фармакологии, Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН (Севастополь, Россия).

E-mail: rodionova153@rambler.ru

Бочарова Елена Анатольевна – канд. мед. наук, доцент, н.с. отдела биотехнологии и фиторесурсов, Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН (Севастополь, Россия).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-6378-690X>

E-mail: bea.medik@mail.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Nadezhda I. Kopytina, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher microbiology laboratory, Papanin Institute for Biology of Inland Waters of Russian Academy of Sciences (IBIW RAS) (Yaroslavl, Russia).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-3201-9334>

E-mail: kopytina_n@mail.ru

Nataliya Ju. Rodionova, Junior Researcher of Department of Aquaculture and Marine Pharmacology Kovalevsky Institute of Biology of Southern Seas of Russian Academy of Sciences (IBSS) (Sevastopol, Russia).

E-mail: rodionova153@rambler.ru

Elena A. Bocharova, Cand. Sci. (Med.) docent, Researcher of Department of Biotechnology and Phytoresources, Kovalevsky Institute of Biology of Southern Seas of Russian Academy of Sciences (IBSS) (Sevastopol, Russia).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-6378-690X>

E-mail: eabocharova.inbum@gmail.com

The authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 30.11.2022;
одобрена после рецензирования 15.02.2023; принята к публикации 03.10.2023.*

*The article was submitted 30.11.2022;
approved after reviewing 15.02.2023; accepted for publication 03.10.2023.*