Сибирский экологический журнал, *4* (*2023*) *504–522*

УДК 582.28:574.5
DOI 10.15372/SEJ20230409

Микобиота донных грунтов прибрежной зоны озера Байкал

М. Д. ФЕДОРОВА, А. В. КУРАКОВ

[1]*Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова*
119991, Москва, Ленинские горы, 1
E-mail: kurakov57@mail.ru

Статья поступила 10.02.2023

После доработки 13.02.2023

Принята к печати 17.02.2023

АННОТАЦИЯ

На основе культурального метода и высокопроизводительного секвенирования ITS2 участка рДНК определена численность колониеобразующих единиц (КОЕ), таксономическая структура и видовое богатство грибных сообществ в донных грунтах озера Байкал с глубин от 9 до 178 м. Выявлено 215 видов, 138 родов, 50 порядков, 22 класса, 6 отделов – Ascomycota, Basidiomycota, Mucoromycota, Mortierellomycota, Chytridiomycota, Glomeromycota. Только ДНК-баркодинг позволил обнаружить представителей отделов Chytridiomycota, Glomeromycota и Rozellomycota. Культуральными методами и высокопроизводительным секвенированием ITS2 участка рДНК в грунтах выявлено 77 и 146 видов соответственно, и только восемь видов установлено обоими подходами. Большая часть нуклеотидных последовательностей не была идентифицирована до уровня семейств и видов. В составе микобиоты грунтов есть представители различных эколого-трофических групп – сапротрофов, патогенов, симбиотрофов. Это преимущественно психротолерантные организмы, среди них есть факультативно-анаэробные виды. Установлены изменения таксономической структуры грибных сообществ в зависимости от глубины и виды, способные функционировать в грунтах. Это, в частности, *Pseudeurotium bakeri*, *Pseudeurotium hygrophilum*, *Pseudogymnoascus pannorum*, *Pseudogymnoascus roseus*, *Trichoderma hamatum*, *Trichoderma harzianum*, *Trichoderma lixii*, *Trichoderma polysporum*, *Penicillium glandicola*, *Penicillium swiecickii*, виды родов *Rhizophydium*, *Fusarium*, *Daldinia, Mortierella*, *Coniochaeta*, *Cystobasidium*, *Mrakia*, *Rhodothorula*, *Solicoccozyma* и ряд других. Создана коллекция штаммов грибов, изолированных из донных грунтов Байкала.

Ключевые слова: грибы, Байкал, донный грунт, таксономическая структура, видовое разнообразие, метод посева, высокопроизводительное секвенирование ITS2 участка рДНК.

ВВЕДЕНИЕ

Микобиоте пресных водоемов посвящено значительно меньше исследований, чем таковой морей и океанов. Причем сведения о грибах в пресноводных экотопах были получены преимущественно для рек и ручьев, а исследование озер оставалось без должного внимания [Jones et al., 2014; Lepere et al., 2019]. Изучали, как правило, встречаемость грибов только конкретного таксона или экологической группы, что не давало полной картины структуры и функций грибного сообщества в этих экосистемах [Кузнецов, 2003; Kai, Zhiwei, 2006; Воронин, 2010]. Только в последние годы проведено несколько исследований состава грибов в озерах метода-

© Федорова М. Д., Кураков А. В., 2023

ми высокопроизводительного секвенирования ДНК [Wurzbacher et al., 2016; Tian et al., 2018; Lepere et al., 2019]. Они свидетельствуют, что обнаружена лишь небольшая часть видового разнообразия грибов, обитающих в озерах [Wahl et al., 2018].

В подавляющем числе работ изучали микобиоту озерной воды, а исследований донных отложений крайне мало [Vijaykrishna et al., 2006; Wurzbacher et al., 2016; Tian et al., 2018; Wahl et al., 2018]. Это относится и к донным грунтам Байкала, его прибрежной зоны (от побережья до глубин около 200 м), микобиоте которых посвящены единичные работы [Куликова и др., 2009; Yi et al., 2017; Polyakova et al., 2020].

В настоящее время активизируются исследования по выяснению роли микобиоты в водных экосистемах, взаимодействиям с другими организмами, выявлению патогенов и симбионтов животных, высших растений и водорослей, определению вклада в разложение органических субстратов [Jobard et al., 2010; Krauss et al., 2011; Gleason et al., 2017]. Важным этапом этих работ является выяснение таксономической структуры и видового разнообразия грибного сообщества.

При исследовании озер важно учитывать их сильную структурированность по физико-химическим условиям в зависимости от глубины и расстояния от берега. Прибрежная зона тесно связана с наземными поступлениями субстратов, в ней обильнее представлены макрофиты и перифитон. Поступление грибов в водоем с растительным, животным субстратом, почвой, водой происходит максимально интенсивно. В пресных водоемах (озерах умеренных широт) хорошо прослеживаются три слоя прибрежной зоны: эпилимнион (до 8 м), металимнион (8–14 м) и гиполимнион (глубже 14–20 м). Дно Байкала имеет ярко выраженный рельеф, вдоль всего побережья есть как подводные склоны, так и прибрежные мелководья, а в целом озеро имеет обширную прибрежную область до глубин в одну-две сотни метров [Беркин и др., 2009]. Она, видимо, должна представлять собой местообитание, благоприятное для многих видов грибов, адаптированных к этим экотопам.

Целью настоящей работы была характеристика структуры и видового разнообразия грибного сообщества донных грунтов прибрежной зоны озера Байкал (от глубин 9–10 до около 200 м).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Образцы донных грунтов

Образцы донных грунтов отбирали на глубинах от 9–10 до 178 м, координаты которых приведены в табл. 1. Озеро расположено в пределах 51°29′ – 55°46′ с. ш. и 103°43′ – 109°58′ в. д., так что образцы были взяты в разных частях водоема. Ширина неглубокой прибрежной зоны у озера преимущественно небольшая, до 10 м, вблизи русел больших рек достигает сотен метров. Средняя глубина озера 730 м, а максимальная – 1637 м, что делает его самым глубоким в мире [Беркин и др., 2009]. Байкал является ультраолиготрофным, с насыщением кислородом выше 80 %

Таблица 1

Координаты мест и глубин отбора образцов донных грунтов в оз. Байкал

№ места отбора	Географическое название	Глубина, м	Координаты
1-ГК-9	губа Кедровая	9	54°23,201′ с. ш., 108°31,234′ в. д.
2-ПОВ-10	пролив Ольхонские Ворота	10	52°59,658′ с. ш., 106°55,441′ в. д.
3-ПС-25	Посольский сор	25	51°53,750′ с. ш., 106°02,883′ в. д.
5-МК-28	мыс Коврижка	28	54°54,135′ с. ш., 108°55,404′ в. д.
6-ПБГ-63	пос. Большое Голоустное	63	52°03,683′ с. ш., 105°29,017′ в. д.
7-БЕ-75	4 км от бухты Елгай	75	53°11,446′ с. ш., 107°10,836′ в. д.
8-ПБГ-130	пос. Большое Голоустное	130	52°01,417′ с. ш., 105°26,583′ в. д.
9-МК-178	мыс Кулгана	178	53°32,783′ с. ш., 107°36,015′ в. д.

всей толщи воды. Два раза в год – весной и осенью, происходит перемешивание воды, благодаря чему даже придонные слои воды и донные отложения остаются насыщенными кислородом, который проникает в грунт до 0,6–6 мм в мелководных участках и до 10,5–23 мм на больших глубинах [Намсараев и др., 2008]. Температура воды в поверхностном слое варьирует от 0,2–0,5 °С зимой и до 8–16 °С летом [Беркин и др., 2009]. Для глубоководных донных осадков характерен диапазон температур примерно от 3 до 6,5 °С, для мелководных отложений этот диапазон шире: 2–13 °С [Намсараев и др., 2015].

Образцы донных грунтов (слой 0 – 3–5 см) отбирали дночерпателем и помещали в стерильные флаконы (50 мл) в 3-кратной повторности (июль и август 2019 и 2020 гг. в ходе экспедиций Лимнологического института СО РАН). Анализ проводили из свежих образцов и после хранения в течение нескольких недель при +5 °С.

Химические свойства грунтов определяли по следующим методикам в МГУЛАБ. Элементный состав в образцах определяли методом ИСП-ОЭС на спектрометре 5110 ICP-OES Agilent. Предварительно пробы подвергали разложению в микроволновой печи Вольта МС-10. Высушенные при 105 °С навески (0,25 г) помещали в автоклав микроволновой печи, к ним приливали 8 мл концентрированной азотной кислоты и 2 мл перекиси водорода, после чего запускали стандартную программу для разложения органогенных образцов. После окончания программы и охлаждения пробы переносили в мерную колбу на 25 мл и доводили объем до метки дистиллированной водой. Далее проба поступала на определение массовой доли элементов по методике М-МВИ-80-2008 [Методика..., 2008].

Оценку pH в образцах грунтов проводили в водной вытяжке по ГОСТ 11623-89 на pH-метре pH-150-МИ производства “Измерительная техника”. Электропроводность измеряли в той же вытяжке на кондуктометре HI 2300, Hanna Instruments. Определение органического вещества проводилось классическим гравиметрическим методом при 525 °С по ГОСТ 26213.

По механическому составу образцы представляли собой смеси с разной пропорцией илистой, супесчаной и песчаной фракции, без включения камней.

Выделение чистых культур и оценка относительного обилия видов

Для определения состава культивируемых видов грибов использовали три приема: метод посева мелкоземом на питательные среды и инкубации чашек Петри в аэробных и анаэробных условиях и выделение грибов, которые начинали расти на субстратах-приманках, помещенных в донные грунты.

Небольшие количества мелкозема грунтов (0,05–0,15 мг на чашку) раскладывали на поверхность сусла-агара (СА) с добавлением цефалоспорина (цефтриаксона или цефотаксима). Антибиотик в виде порошка наносили также на комочки грунта. Повторность чашек Петри для каждого образца 4–9-кратная. Посевы инкубировали при +7 °С в термостате и периодически просматривали и отсевали разные морфотипы колоний грибов для получения чистых культур и их идентификации.

Изоляцию грибов в анаэробных условиях проводили аналогичным образом – посевом комочков грунта на СА с внесением цефалоспорина в среду и на поверхность мелкозема грунта. Повторность чашек Петри для каждого образца 4-кратная. Для создания анаэробных условий чашки Петри помещали в пластиковые боксы (BioMerieux Co, Франция) с газовыми анаэробными пакетами GENbox anaer (BioMerieux Co, Франция) и инкубировали в течение 25–30 дней при + 7 °С. Полученные изоляты повторно проверяли на способность роста в анаэробных условиях [Kurakov et al., 2011].

Для выявления грибов, способных к развитию непосредственно в донных грунтах, использовали субстраты-приманки: стерильные опилки, полоски фильтровальной бумаги, крахмал и агар-агар. Образцы грунтов помещали в стерильные чашки Петри диаметром 35 мм. На поверхность грунта в виде полоски наносили субстраты-приманки с добавлением антибиотика (цефалоспорина). Чашки инкубировали во влажной камере при +7 °С и периодически просматривали с помощью стереоскопического микроскопа. Появившийся и активно развивающийся мицелий отсеивали на СА стерильной препаровальной иглой под контролем бинокулярной лупы.

Относительное обилие видов (в %) считали как отношение числа колоний определен-

ного вида к числу всех колоний, выросших на грунте с данной глубины.

Идентификация и хранение штаммов

Идентификацию изолятов проводили по морфолого-культуральным признакам по рекомендуемым определителям для каждой таксономической группы грибов [Raper, Fennell, 1965; Raper et al., 1968; Rifai, 1969; Ellis, 1971; Booth, 1977; Schipper, 1978; Arx, 1981; Klich, 2002; Crous et al., 2007; Domsch et al., 2007; Kirk et al., 2008; de Hoog et al., 2011; Samson, Haubraken, 2011; Seifert et al., 2011] и молекулярно-генетическим методом (секвенированием региона ITS рибосомальной ДНК). Выделение ДНК проводили с помощью набора "Проба-Экспресс" (СИНТОЛ, кат. номер EX-517). Качественную и количественную оценку результатов ПЦР выполняли с помощью электрофореза в агарозном геле. Очистку реакционной смеси от остатков праймеров и свободных трифосфатов производили смесью ферментов ExoI и FastSAP (Fermentas). Секвенирование по Сенгеру выполняли на генетическом анализаторе ABI 3130xl с использованием набора BigDye v3.1 (ThermoFisher) согласно руководству пользователя и инструкции к набору. Видовую принадлежность полученных последовательностей определяли в сервисе BLAST на сайте NCBI [https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi]. Современное таксономическое положение видов дано по [http://www.indexfungorum.org/Names/Names.asp]. Чистые культуры хранили в эппендорфах при +7 °С.

Высокопроизводительное NGS секвенирование ITS2 рДНК грибов и биоинформатическая обработка данных

Геномную ДНК из образцов донных грунтов выделяли с применением DNeasy PowerSoil Kit в соответствии с рекомендациями производителя [https://www.bio.vu.nl/~microb/Protocols/Manuals/PowerSoil_DNA.pdf].

Использовали смешанные образцы (из трех отдельно отобранных), анализы проведены в двухкратной повторности в компании Биоспарк. Для амплификации гипервариабельного ITS2 участка гена *18S* рРНК использовали праймеры: прямой NR_5.8SR – TCGTCGGCAGCGTCAGATGTGTATAAGAGACAGATCTCGATGAAGAACGCAGCG, обратный NR_ITS4R – GTCTCGTGGGCTCGGAGATGTGTATAAGAGACAGGCATCCTCCGCTTATTGATATGC в концентрации 5мкМ.

Амплификацию ПЦР-продукта с целью баркодирования библиотек проводили в объеме 25 мкл в смеси, содержащей 5× KTN-mix (Evrogen) 5 мкл, смесь праймеров 2 мкл, 50× SYBR(Evrogen) 0,5 мкл, в амплификаторе в реальном времени CFX96 Touch (Bio-Rad). Для амплификации использовали индексы, рекомендованные производителем: Nextera Index Kit (Illumina).

Ампликоны после второго этапа очищали с использованием магнитных частиц AMPure XP (KAPABiosystems) в следующих соотношениях: 1 : 0,6, где вторая цифра – доля AMPure для очистки продуктов ПЦР-амплификации гипервариабельного ITS2 участка гена *18S* рРНК. Данные очищенные ампликоны являются готовыми библиотеками для мультиплексного секвенирования на платформе Illumina. Библиотеки смешивали между собой и доводили до общей концентрации 2 nM. К отобранным 5 мкл смеси добавляли 5 мкл 0,2 М NaOH и инкубировали в течение 5 мин. К денатурированной ДНК добавляли 990 мкл HTI и 1 мкл 12,5 мМ заранее денатурированного Phy X. Анализ библиотек проводили на секвенаторе нового поколения Illumina MiSeq методом парноконцевого чтения генерацией не менее 10 000 парных прочтений на каждый образец с использованием следующих реактивов: MiSeq Reagent Kit v2 nano и MiSeq v2 Reagent Kit (500 Cycles PE).

Данные секвенирования обрабатывали в программе, написанной с использованием алгоритма QIIME 1.9.1, включающего объединение прямых и обратных прочтений, удаление технических последовательностей, фильтрацию последовательностей с низкими показателями достоверности прочтения отдельных нуклеотидов (качество менее Q30), фильтрацию химерных последовательностей, выравнивание прочтений на референсную последовательность, распределение последовательностей по таксономическим единицам с использованием базы данных Silva версии 132 и Unite v8. Использовали алгоритм классификации операционных таксономических единиц (OTE) с открытым референсом (Open-reference OTU), порог классификации 97 %.

Относительное обилие таксонов (в %) считали как отношение числа ОТЕ данного таксона к общему числу грибных ОТЕ в образце.

Статистическая обработка данных проведена с применением программы Excel 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Химический состав донных грунтов

Содержание органического вещества в образцах донных грунтов варьировало от 0,44 до 2,80 % (табл. 2). Причем высокое или низкое содержание органического вещества можно обнаружить в зависимости от места отбора образцов на разных глубинах. Видимо, это связано с локальными особенностями рельефа дна, накоплением в понижениях и с низкой скоростью подводного течения органических остатков. Значение pH в большинстве образцов донных грунтов нейтральное, что согласуется с данными в литературе [Галазий, 1987]. Электропроводность, которая отражает содержание минеральных соединений, варьирует от 19 до 50 мкСм/см, имела большие значения в грунтах с высоким содержанием органических веществ (см. табл. 2).

Донные грунты из разных мест и глубин отличаются по содержанию макроэлементов: фосфора, серы, кальция, калия, магния, натрия. Оно для фосфора варьировалось от 302 до 564 мг/кг, серы – от 60 до 208 мг/кг, кальция – от 2641 до 5262 мг/кг, калия – от 733 до 2649 мг/кг, магния – от 1466 до 3960 мг/кг, натрия – от 238 до 505 мг/кг (табл. 3). Содержание фосфора в грунтах снижалось с глубиной их расположения, в отличие от других макроэлементов.

Органическое вещество в донных грунтах сходно с таковым в почвах, преимущественно в минеральных горизонтах, но и в верхних гумусовых. Но в них на порядок и более ниже показатели электропроводности, содержание большинства макроэлементов, за исключением кальция и магния. Такой уровень питательных веществ можно полагать вполне достаточным для поддержания жизнедеятельности грибов.

Численность и структура грибных сообществ в донных грунтах по данным культуральных методов

Численность грибов в донных грунтах по данным аэробных посевов варьировала в диапазоне от нескольких десятков до сотен КОЕ/г и была в среднем 100–300 КОЕ/г. Количество грибов в грунтах, выявляемых в посевах инкубировавшихся в анаэробных условиях, меньше и в большинстве образцов – 50–100 КОЕ/г. Корреляций в разнице численности

Таблица 2

Физико-химические характеристики донных грунтов Байкала

№ места отбора	Глубина, м	Органическое вещество, %	pH	Электропроводность, мкСм/см
5-МК-28	28	0,44	7,04	30
6-ПБГ-63	63	2,54	7,1	50
7-БЕ-75	75	0,67	7,29	19
8-ПБГ-130	130	2,80	6,24	44
9-МК-178	178	1,25	7,16	24

Примечание. Грунты с глубин 9, 10 и 25 м не анализировали.

Таблица 3

Содержание макроэлементов в донных грунтах Байкала

№ места отбора	Глубина, м	мг/кг					
		P	S	Ca	K	Mg	Na
5-МК-28	28	563,58	59,64	5261,85	732,88	1466,26	365,71
6-ПБГ-63	63	561,68	208,35	2640,72	2130,24	3568,49	237,65
7-БЕ-75	75	302,30	76,07	3819,48	1211,99	1856,48	504,55
8-ПБГ-130	130	431,16	183,79	2950,64	2648,94	3960,28	297,40
9-МК-178	178	302,13	103,29	3776,57	2316,20	2676,62	332,18

Примечание. Грунты с глубин 9, 10 и 25 м не анализировали.

КОЕ грибов по данным обоих посевов в зависимости от глубины расположения грунтов и содержания в них органического вещества и макроэлементов не обнаружено.

В составе грибных сообществ донных грунтов прибрежной зоны Байкала на питательную среду СА при инкубации посевов в атмосфере воздуха выделен 61 вид, в анаэробных условиях и на субстратах, помещенных в грунт, – по 14 видов (табл. 4). С учетом, что часть одних и тех же видов выявлена несколькими методами, всего идентифицировано 77 видов в этих экотопах.

Для большинства выделенных культур была установлена филогенетическая принадлежность, и они были депонированы в Генбанке с номерами MT781963-MT781976, MT781982-MT781990, MT782009, MT782015, MT782016, OQ216409-OQ216488.

Выделенные из донных грунтов грибы принадлежали к трем отделам – Ascomycota, Basidiomycota, Mucoromycota, а с применением субстратов-приманок выявлены и представители отдела Mortierellomycota (табл. 4, 5).

Виды отдела Ascomycota доминируют в грунтах с глубин до 178 м, за исключением самой малой – 9 м. У самого побережья их относительное обилие составляло 50 %, как и у представителей Basidiomycota. Количество базидиомицетов при движении в более глубокие грунты сначала снижалось, но затем в образцах с глубины 63 м вновь возросло. Относительное обилие представителей отдела Mucoromycota было высоким (12 %) в грунтах с глубины 178 м, в донных отложениях на меньших глубинах их не выявляли. Виды отдела Mortierellomycota выделены только

Таблица 4

Состав и относительное обилие видов грибов, изолированных из донных грунтов прибрежной зоны Байкала

Вид	Относительное обилие (%) на глубине (м)							
	9	10	25	28	63	75	130	178
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Alternaria atra							10	
Arthrinium arundinis						Ан		
Aspergillus ochraceus								1
Bjerkandera adusta								1
Botrytis cinerea						20		
Ciliciopodium hyalinum		Б						
Cladosporium cladosporioides							5	1
C. herbarum	2,5					1		1
C. perangustum					10			
C. subinflatum					10			
Coniochaeta cipronana						41		2
C. hoffmannii	Ан	Ан				Ан		1 Ан
C. ligniaria								1
C. luteoviridis								1
C. mutabilis		10						
Cystobasidium laryngis					10			
C. slooffiae					10		1	
Daldinia loculata		Ан	6				23	1 Ан
Didymella macrostoma		70						
Fimetariella rabenhorstii								23
Fusarium acuminatum						О		
F. avenaceum					10		8	
F. redolens						Ан		
F. tricinctum				16				
Fusicolla aquaeductuum						1		
Ilyonectria crassa						Ан		
Ischnoderma benzoinum		О						
Leuconeurospora capsici							О	2

Окончание табл. 4

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Mortierella antarctica						О		
M. verticillata				О				
Mrakia frigida	8,5					2		
Mucor hiemalis								А
M. zonatus								12
Mycothermus thermophilus				Б				
Nectria ramulariae				Ан		10		
Neonectria lugdunensis						15 Ан		Ан
Neurospora terricola	1			8				22
Paraphaeosphaeria sporulosa						1		
Penicillium bialowiezense					10		5	
P. camemberti				2				
P. commune						1		
P. flavigenum							2,5	
P. glandicola			5					
P. griseofulvum					О			
P. javanicum			13					
P. roseopurpureum						1		
P. rubens					О			
P. swiecickii					10		2,5	
Pholiota adiposa			1					
P. gummosa			1					
Phoma herbarum						3		10
Pseudeurotium bakeri			2			Ан	1	4 Ан
P. hygrophilum			2					
Pseudogymnoascus pannorum	5,5	2,5			10 О		О	6
P. roseus	2,5	К						К, О
Rhodotorula mucilaginosa				2				4
Solicoccozyma aeria	42							
Sporormiella intermedia	5,5							
Stagonosporopsis cucurbitacearum		5						
Talaromyces verruculosus						Ан		
Teunomyces cretensis		О						
Tolypocladium cylindrosporum		2,5						
T. inflatum							1	
Trichoderma atroviride	28			19				
T. citrinoviride	Ан			Ан		Ан	41	1
T. gamsii		2,5						
T. hamatum			10					
T. harzianum			50	Ан	10 Ан			
T. lixii		5						
T. oblongisporum		2,5	10					
T. paraviridescens				20				
T. polysporum	5,5			29 Ан	Ан	3		6
T. virens				Ан	10 Ан			
T. viride				4				
Truncatella angustata						1		
Wardomyces inflatus		Б						
Xerombrophila crystallifera	Ан							

Примечание. Ан – вид выделен в анаэробных условиях. Вид выделен с субстратов в грунте О – с опилок, Б – фильтровальной бумаги, К – зерен крахмала, А – агар-агара (для этих видов относительное обилие рассчитывали в случае их выявлении в аэробных посевах). Грунты с глубин 9 и 25 м не анализировали с использованием субстратов-приманок, грунты с глубин 25 и 130 м не анализировали в анаэробном посеве. Коэффициент вариации относительного обилия видов в посевах среднем составил 22 %.

Таблица 5

Структура грибных сообществ на уровне порядков в донных грунтах Байкала прибрежной зоны по данным метода посева

Отдел	Класс	Порядок	Относительное обилие (%) на глубине, м							
			9	10	25	28	63	75	130	178
Ascomycota	Sordariomycetes	Hypocreales	34	13	70	88	30	29	50	7
		Coniochaetales	0	10	0	0	0	41	0	5
		Xylariales	0	0	6	0	0	0	23	1
		Sordariales	0	0	0	8	0	0	0	45
		Amphisphaeriales	0	0	0	0	0	1	0	0
	Dothideomycetes	Pleosporales	6	75	0	0	0	4	10	10
		Capnodiales	3	0	0	0	20	1	5	2
	Eurotiomycetes	Eurotiales	0	0	18	2	20	2	10	1
	Leotiomycetes	Thelebolales	8	3	4	0	10	0	1	12
		Helotiales	0	0	0	0	0	20	0	0
Basidiomycota	Tremellomycetes	Cystofilobasidiales	9	0	0	0	0	2	0	0
		Filobasidiales	42	0	0	0	0	0	0	0
	Microbotryomycetes	Sporidiobolales	0	0	0	2	0	0	0	4
	Cystobasidiomycetes	Cystobasidiales	0	0	0	0	20	0	1	0
	Agaricomycetes	Agaricales	0	0	2	0	0	0	0	0
		Polyporales	0	0	0	0	0	0	0	1
Mucoromycota	Mucoromycetes	Mucorales	0	0	0	0	0	0	0	12

Примечание. Данные посева в аэробных условиях. Методом приманок выявлены также виды отдела Mortierellomycota.

с использованием субстратов, помещенных на образцы грунтов с глубин 28 и 75 м.

Среди аскомицетов преобладали виды класса Sordariomycetes, особенно порядка Hypocreales, в грунтах с большинства глубин, за исключением 178 м. Сордариомицеты других порядков – Coniochaetales, Xylariales, Sordariales, Amphisphaeriales, не обнаруживали в донных грунтах с малой глубины. Высокое относительное обилие установлено для видов порядка Coniochaetales (41 %) в грунтах с глубины 75 м, Xylariales (23 %) – с 130 м, Sordariales (45 %) – с 178 м. Следующими по представленности в грибном сообществе грунтов от побережья до глубины 178 м были виды класса Dothideomycetes порядков Pleosporales, Capnodiales, класса Leotiomycetes порядка Thelebolales. Виды класса Eurotiomycetes порядка Eurotiales не были обнаружены на малых глубинах – 9–10 м, а порядка Helotiales класса Leotiomycetes в большом количестве выделяли только из грунтов с глубины 75 м (см. табл. 5).

Виды отдела Basidiomycota класса Tremellomycetes порядков Filobasidiales (42 %) и Cystofilobasidiales (9 %) были обильно представлены в донных грунтов с глубины 9 м, и однократно (в образцах с 75 м) обнаружены снова Cystofilobasidiales. Представители класса Microbotryomycetes порядка Sporidiobolales и класса Cystobasidiomycetes порядка Cystobasidiales, напротив, выявляли в значительном количестве только на больших глубинах. Редко и с малым относительным обилием выделяли из грунтов представителей агарикомицетов порядков Agaricales и Polyporales (см. табл. 4).

Грибы отдела Muroromycota порядка Mucorales и отдела Mortierellomycota (Mortirellales) изолировали только из грунтов с больших глубин (см. табл. 5).

Из образцов грунта с одной глубины с использованием трех приемов выделяли от 10 до 22 видов. Разнообразие грибов, выявленных в грунтах с близких глубин – 9 и 10 м, составило 24 вида, с 25 и 28 м – 23 вида, с 63 и 75 м – 33 вида, 130 и 178 м – 28 видов. С глубин 75, 130 и 178 м разнообразие

выделенных грибов было большим – 20, 20 и 22 вида соответственно, чем на небольших глубинах. Как и на уровне таксонов высокого уровня, наблюдали существенные различия в составе видов в зависимости от глубины расположения грунта. Наиболее рельефно они выражены при сравнении грибных сообществ грунтов с глубины 9–10 м и грунтов с нескольких десятков метров, 130 м и особенно 178 м, которые уже можно считать глубоководными экотопами. Установлено, что виды родов *Pseudogymnoascus*, *Trichoderma*, *Neurospora terricola* выделяли с относительно высоким относительным обилием из грунтов в широком диапазоне глубин (с 9–10 до 178 м), а рода *Penicillium* – до глубин 75 м. Грибы родов *Cladosporium*, *Coniochaeta* выявляли из грунтов с малой глубины, но более обильны они были в грунтах с глубин 63–75 м, а рода *Fusarium*, *Daldinia loculata* чаще обнаруживали на глубинах, вплоть до 130 м. Сордариомицет *Fimetariella rabenhorstii* доминировал в грунтах с глубины 178 м, дотидиомицет *Phoma herbarum* – 75 и 178 м. Филобазидиальные дрожжи *Solicoccozyma aeria*, сордариомицет порядка Pleosporales – *Didymella macrostoma* выделяли только из грунтов с глубины 9–10 м, причем в большом количестве (см. табл. 4).

Использование нескольких методов позволило заметно (на 25 %) увеличить разнообразие выявляемых грибов в донных грунтах. Наибольшее число видов выделено из грунтов при инкубации посевов в атмосфере воздуха – 61, при создании анаэробных условий – 14 видов аскомицетов, 5 из которых (*Arthrinium arundinis*, *Fusarium redolens*, *Ilyonectria crassa*, *Talaromyces verruculosus*, *Xerombrophila crystallifera*) не изолировали в аэробных условиях (см. табл. 5). *Coniochaeta hoffmannii*, *Daldinia loculata*, *Nectria ramulariae*, *Neonectria lugdunensis*, *Pseudeurotium bakeri*, *Trichoderma citrinoviride*, *T. harzianum*, *T. polysporum*, *T. virens* выявлены и в аэробных посевах.

Применение подхода, заключающегося в инкубации в грунте субстратов, характерных для этого местообитания, и выделение мицелия, развивающегося на них, выявили 14 видов (см. табл. 4). 10 из 14 видов изолировали с древесных опилок, 4 – с фильтровальной бумаги (целлюлозы), по одному – с поверхности порошка крахмала и агар-агара. Подавляющее большинство из них – 11 видов отделов Ascomycota, Mortierellomycota, Mucoromycota и Basidiomycota (*Ciliciopodium hyalinum*, *Fusarium acuminatum*, *Ischnoderma benzoinum*, *Mortierella antarctica*, *Mortierella verticillata*, *Mucor hiemalis*, *Mycothermus thermophilus*, *Penicillium griseofulvum*, *P. rubens*, *Teunomyces cretensis*, *Wardomyces inflatus*) не было выделено из грунтов методами посева. Чаще других с использованием этого подхода, а также методом посева выявляли *Pseudogymnoascus roseus* и *P. pannorum*, причем в грунтах на разных глубинах, и обоими методами в грунтах с больших глубин – *Leuconeurospora capsici*.

Итак, на основе культуральных подходов установлены численность КОЕ, состав и структура грибных сообществ в донных грунтах прибрежной зоны Байкала, их сходство и различие, относительное обилие представителей отделов Ascomycota, Basidiomycota, Mucoromycota и Mortierellomycota.

Структура грибных сообществ в донных грунтах по данным высокопроизводительного секвенирования ITS рДНК

Методом ДНК-баркодинга в грунтах с глубин 10, 25, 28, 63, 130 и 178 м обнаружено 39 385 грибных ОТЕ, относящихся к 50 порядкам, 21 классу и 7 отделам. Неидентифицированных до отдела было 1,8 % ОТЕ от их общего количества, до класса – 0,5 %, до порядка – 0,1 %, до семейства – 88,1 %. Число ОТЕ, идентифицированных до вида, – 2481, что составило 6,3 % от всех грибных последовательностей. Наибольшее число не идентифицированных до вида последовательностей относится к отделу Ascomycota классу Sordariomycetes и отделу Chytridiomycota классу Rhizophydiomycetes, и все – к отделу Rozellomycota.

В грибных сообществах донных грунтов доминировали ОТЕ отдела Ascomycota (доля ОТЕ 51–98 %), затем следуют Chytridiomycota (0,6–25 %) и Basidiomycota (1–18 %), не идентифицированные до отдела ОТЕ (0,1–14 %), и представители отделов Mucoromycota, Glomeromycota, Mortierellomycota, Rozellomycota с относительным обилием ОТЕ в диапазоне 0,1–2 % (табл. 6).

Таблица 6

Таксономическая структура грибных сообществ в донных грунтах прибрежной зоны оз. Байкал по данным высокопроизводительного секвенирования ITS рДНК

Отдел	Класс	Порядок	Относительное обилие (%) на глубине, м					
			10	25	28	63	130	178
Ascomycota	Sordariomycetes	Hypocreales	37	88	28	95	96	90
		Coniochaetales	0	0	0,3	0	0,1	0
		Xylariales	0	0	0	0,1	0,2	0
		Sordariales	0	0,4	3	0	0	0
		Glomerellales	0	0,2	0,5	0,1	0	1
		Microascales	0	0,1	0	0	0	0
		Magnaporthales	0	0,2	0	0	0	0
		Неидентифицированные	0	0	0,1	0	0	0
	Dothideomycetes	Pleosporales	8	2	6	1	0,3	0,1
		Dothideales	3	0	0,3	0	0	2
		Valsariales	0	0	1	0	0	0
		Tubeufiales	0	0	0	0	0,1	0
		Capnodiales	0	0	0	0	0	0,1
	Eurotiomycetes	Eurotiales	7	0,3	2	0,3	0,1	0,2
		Onygenales	0	0,2	0	0,1	0	0
		Chaetothyriales	0	0	1	0	0	0
	Leotiomycetes	Thelebolales	0	0,1	0,1	0	0,2	0,1
		Helotiales	1	0,2	3	0,1	0,1	0,2
		Erysiphales	0	0	0	0	0	0,2
		Неидентифицированные	0	0	1	0	0	0
	Saccharomycetes	Saccharomycetales	0	0,2	3	0,1	0,1	0
	Pezizomycetes	Pezizales	0	0,1	0,5	0	0	0
	Lecanoromycetes	Teloschistales	0	0	0	0	0,1	0
	Неидентифицированные		1	0,2	1	0	0,1	0,1
Basidiomycota	Tremellomycetes	Tremellales	3	0	0,2	0	0	0
		Cystofilobasidiales	0	0,1	0,2	0,1	0,1	0
		Filobasidiales	1	0	0,4	0,3	0	0
	Microbotryomycetes	Sporidiobolales	0	0,1	0,3	0,1	0	0,1
		Kriegeriales	0	0,5	1	0	0,1	0
		Incertae sedis	0	0,1	0,1	0	0	0,2
		Leucosporidiales	0	0	2	0	0	0
		Неидентифицированные	0	0	0,3	0	0	0
	Cystobasidiomycetes	Cystobasidiales	0	0	0	0,1	0	0
	Agaricomycetes	Agaricales	0	0,3	1	0,2	0,2	0,1
		Polyporales	0,3	0,1	0,3	0,1	0,4	0,3
		Atheliales	2	0,2	10	0,2	0,1	2
		Hymenochaetales	0,3	0	0	0	0	0
		Cantharellales	0	0	0,1	0	0	0
		Thelephorales	0	0	1	0	0,1	0
		Boletales	0	0	0	0,1	0	0,1
		Trechisporales	0	0	0	0,1	0	0
		Auriculariales	0	0	0	0	0	0,1
	Malasseziomycetes	Malasseziales	3	0,3	1	0,2	0,1	0,2
	Wallemiomycetes	Wallemiales	0	0,1	0	0	0,1	0
	Dacrymycetes	Dacrymycetales	0	0	0	0	0	0,3
	Неидентифицированные		0	0,1	0	0	0	0
Chytridiomycota	Rhizophydiomycetes	Rhizophydiales	22	3	11	1	0,3	0,4
	Chytridiomycetes	Chytridiales	0,4	0,5	1	0	0,1	1
	Lobulomycetes	Lobulomycetales	1	0,1	1	0,1	0,1	0
	Неидентифицированные		2	1	2	0	0,1	0
Glomeromycota	Glomeromycetes	Diversisporales	2	0,1	1	0	0	0
Mucoromycota	Umbelopsidomycetes	Umbelopsidales	0	0	0,3	0,1	0,5	0,2
Mortierellomycota	Mortierellomycetes	Mortierellales	0	0,1	0,5	0	0,1	0
Rozellomycota	Incertae sedis	GS08	0	0,1	0	0	0	0
	Неидентифицированные		0	0,1	0,5	0	0,1	0
Неидентифицированные			6	1	14	0,5	0,1	1

Во всех грунтах преобладали неопределенные до вида или рода нуклеотидные последовательности аскомицетов класса Sordariomycetes порядка Hypocreales (28–96 %). Кроме гипокрейных, в грунтах на небольших глубинах преобладали хитридиомицеты класса Chytridiomycetes порядка Rhizophydiales (22 %), аскомицеты порядков Pleosporales (8 %), Eurotiales (7 %), Dothideales (3 %), базидиомицеты порядка Tremellales (3 %) и гломеромицеты порядка Diversisporales (2 %). ОТЕ аскомицетов порядков Hypocreales, Pleosporales, Eurotiales, Helotiales, хитридиевых порядка Rhizophydiales и базидиомицетов порядков Agaricales и Polyporales встречали в грунтах почти со всех изученных глубин, гломеромицеты – только на глубинах до 28 м, а порядков Xylariales и Cystobasidiales – напротив, не менее 63 м (см. табл. 6).

Важно акцентировать, что относительное обилие идентифицированных до рода или вида грибов не превышало 9,6 %, а для многих было менее 1 %. Но даже при такой глубине биоинформатической расшифровки нуклеотидных последовательностей в донных грунтах выявлено больше видов грибов (146), чем культуральными методами (77 видов) (см. табл. 5, 6).

На основе ДНК-баркодинга в грунтах в широком диапазоне глубин (10–25 – 130–178 м) выявлены *Alternaria* (*A. iridiaustralis*, *A. metachromatica*), *Aquamyces chlorogonii*, *Colletotrichum gloeosporioides*, *Didymella aurea*, *Entophlyctis* sp., *Glaciozyma antarctica*, *Malassezia* (*M. globosa*, *M. restricta*, *Malassezia* sp.), *Mortierella* (*M. amoeboidea*, *M. basiparvispora*, *M. sclerotiella*, *Mortierella* sp.), *Paludomyces mangrovei*, *Penicillium* (*P. aethiopicum*, *P. jensenii*, *P. lanosum*, *P. malacosphaerulum*, *P. spinulosum*, *P. thomii*), *Pholiota* (*P. brunnescens*, *P. carbonaria*), *Rhizophydium* (*R. globosum*, *Rhizophydium* sp.), *Rhodotorula mucilaginosa*, *Tomentella* sp., *Tylospora* sp., *Umbelopsis* (*Umbelopsis* sp., *U. swartii*) (табл. 7).

Таблица 7

Видовой состав и структура грибных сообществ донных грунтов прибрежной зоны оз. Байкал по данным высокопроизводительного секвенирования ITS рДНК

Вид	Относительное обилие (%) на глубине, м					
	10	25	28	63	130	178
1	2	3	4	5	6	7
Acaulospra (*A. colombiana*, *A. koskei*, *Acaulospra* sp.)	2,5		1,2			
Alternaria (*A. iridiaustralis*, *A. metachromatica*)	6,7	1,5	1,3	0,7	0,1	
Aquamyces chlorogonii	1,5				0,1	
Asprgillus wentii	0,4	0,1	0,2	0,1		
Aureobasidium pullulans			0,3			0,1
Barnettozyma populi			0,1			
Betamyces sp.	8,3					
Botryotrichum atrogriseum			2,0			
Bovistella utriformis		0,2				
Candida sp.		0,2	2,8			
Cercophora sp.			0,3			
Cerinosterus luteoalbus						0,3
Chrysosprium carmichaelii		0,2				
Clydaea vesicula	0,6					
Colletotrichum gloeosprioides		0,2	0,5			0,7
Coniochaeta rosae			0,3			
Coralloidiomyces digitatus	1,0		0,1			
Daedaleopsis sinensis					0,2	
Daldinia (*D. hausknechtii*, *D. loculata*, *D. vernicosa*)				0,1	0,2	
Didymella aurea	0,2	0,2	3,6	0,1		0,1
Dothiora rhamni-alpinae						1,5
Entophlyctis sp.	0,4		0,8			0,8
Erysiphe hypophylla						0,2
Exophiala sp.			0,3			
Filobasidium stepposum			0,3			
Flagellospra (*F. curvula*, *Flagellospra* sp.)			0,3			

Окончание табл. 7

1	2	3	4	5	6	7
Fomitopsis pinicola			0,1			
Fusarium (*F. concentricum*, *F. keratoplasticum*)	0,4	0,2	0,5	0,1		
Ganoderma sichuanense			0,2			
Glaciozyma antarctica		0,6			0,1	
Glarea lozoyensis						0,2
Globomyces pollinis-pini			2,7			
Hormonema macrosprum	3,5					
Hymenoscyphus (*H. kathiae*, *H. tetracladius*)			0,3			
Itersonilia pannonica			0,2			
Kuraishia piskuri			0,1			
Leohumicola verrucosa			0,6			
Leptospaeria sclerotioides			0,2			
Leucospridium escuderoi			0,5			
Lobulomyces angularis			0,8			
Malassezia (*M. globosa*, *M. restricta*, *Malassezia* sp.)	2,9	0,4	1,3	0,3	0,1	0,1
Memnoniella humicola						0,2
Mortierella (*M. amoeboidea*, *M. basiparvispra*, *M. sclerotiella*, *Mortierella* sp.)			0,5		0,1	
Myxarium sp.						0,1
Naganishia (*N. albida*, *N. vaughanmartiniae*)			0,2	0,3		
Neonectria lugdunensis			0,9			
Neurospra (*N. saitoi*, *N. terricola*)		0,5				
Oidiodendron (*O. chlamydospricum*, *O. flavum*)			1,2			
Paludomyces mangrovei	0,6	1,0	6,5		0,1	
Penicillium (*P. aethiopicum*, *P. jensenii*, *P. lanosum*, *P. malacospaerulum*, *P. spinulosum*, *P. thomii*)	4,6		1,6	0,2	0,1	0,2
Phanerochaete sp.						0,2
Phenoliferia psychrophila			0,8			
Pholiota (*P. brunnescens*, *P. carbonaria*)			1,1	0,1	0,1	
Preussia flanaganii			0,5		0,1	
Rhizoctonia alpina			0,1			
Rhizophydium (*R. globosum*, *Rhizophydium* sp.)		2,1	1,1	1,0	0,1	0,3
Rhodospridiobolus sp.			0,3			
Rhodotorula mucilaginosa		0,1				0,1
Saccharomyces paradoxus			0,5	0,1		
Sampaiozyma ingeniosa						0,3
Sawadaea tulasnei						0,3
Scutellinia vitreola			0,3			
Solicoccozyma terricola	1,0					
Steccherinum ochraceum						0,2
Stagonospropsis valerianellae			0,4			
Talaromyces sayulitensis	2,1	0,2				
Tomentella sp.			1,5		0,1	
Trichaptum abietinum	0,4					
Trichophaea woolhopeia			0,3			
Tylospra sp.	1,7	0,2	9,6	0,4		1,7
Uebelmesseromyces harderi	0,4		0,1			
Umbelopsis (*Umbelopsis* sp., *U. swartii*)			0,3		0,6	0,2
Valsaria lopadostomoides			0,6			
Vishniacozyma (*V. carnescens*, *V. dimennae*)	2,7		0,2			
Wallemia (*W. sebi*, *Wallemia* sp.)		0,1				
Zygophlyctis melosirae		0,7				

Примечание. В таблице не приведены рода и виды, чье относительное обилие ОТЕ от их общего числа < 0,1 %: *Ascobolus* sp., *Ascospaera solina*, *Bjerkandera adusta*, *Bovista promontorii*, *Cladosprium austrohemispaericum*, *Claviceps sprtinae*, *Coprinellus sclerocystidiosus*, *Cortinarius porphyropus*, *Cystobasidium pinicola*, *Cystofilobasidium infirmominiatum*, *Deconica montana*, *Emericellopsis glabra*, *Endoconidioma populi*, *Fomes fomentarius*, *Golubkovia trachyphylla*, *Gymnostellatospra canadensis*, *Helicodendron westerdijkiae*, *Hyphoderma setigerum*, *Hypholoma capnoides*, *Kalmusia longispra*, *Lecanicillium flavidum*, *Leccinum scabrum*, *Leptodontidium trabinellum*, *Marasmius rotula*, *Mrakia frigida*, *Mucronella calva*, *Pluteus atropungens*, *Pseudallescheria boydii*, *Pseudeurotium bakeri*, *Pseudogymnoascus* sp., *Pseudopyrenochaeta lycopersici*, *Scedosprium dehoogii*, *Sistotremastrum guttuliferum*, *Spongiporus gloeoporus*, *Strobilurus esculentus*, *Sugiyamaella bullrunensis*, *Suillus subluteus*, *Tetracladium* sp., *Thelebolus spngiae*, *Trametes versicolor*, *Trichoderma fertile*, *T. viride*, *Trigonospromyces hylophilus*, *Xenopyrenochaetopsis pratorum*.

Установлены виды, относительное обилие ОТЕ которых росло в грунтах на больших глубинах (130 и 178 м): *Colletotrichum gloeosporioides*, *Daldinia* (*D. hausknechtii*, *D. loculata*, *D. vernicosa*), *Entophlyctis* sp., или обнаруженные только на этих глубинах – *Cerinosterus luteoalbus*, *Daedaleopsis sinensis*, *Dothiora rhamnialpinae*, *Erysiphe hypophylla*, *Glarea lozoyensis*, *Memnoniella humicola*, *Myxarium* sp., *Phanerochaete* sp., *Sampaiozyma ingeniosa*, *Sawadaea tulasnei*, *Steccherinum ochraceum*.

Большую группу составляют виды, выявленные, напротив, в грунтах до глубин 63 м – *Acaulospora* (*A. colombiana*, *A. koskei*, *Acaulospora* sp.), *Aspergillus wentii*, *Barnettozyma populi*, *Betamyces* sp., *Botryotrichum atrogriseum*, *Candida* sp., *Cercophora* sp., *Chrysosporium carmichaelii*, *Clydaea vesicula*, *Coniochaeta rosae*, *Coralloidiomyces digitatus*, *Exophiala* sp., *Filobasidium stepposum*, *Flagellospora* (*F. curvula*, *Flagellospora* sp.), *Fomitopsis pinicola*, *Fusarium* (*F. concentricum*, *F. keratoplasticum*), *Ganoderma sichuanense*, *Globomyces pollinis-pini*, *Hormonema macrosporum*, *Hymenoscyphus* (*H. kathiae*, *H. tetracladius*), *Itersonilia pannonica*, *Kuraishia piskuri*, *Leohumicola verrucosa*, *Leptosphaeria sclerotioides*, *Leucosporidium escuderoi*, *Lobulomyces angularis*, *Naganishia* (*N. albida*, *N. vaughanmartiniae*), *Neonectria lugdunensis*, *Neurospora* (*N. saitoi*, *N. terricola*), *Oidiodendron* (*O. chlamydosporicum*, *O. flavum*), *Phenoliferia psychrophila*, *Rhizoctonia alpina*, *Rhodosporidiobolus* sp., *Saccharomyces paradoxus*, *Scutellinia vitreola*, *Solicoccozyma terricola*, *Stagonosporopsis valerianellae*, *Talaromyces sayulitensis*, *Trichaptum abietinum*, *Trichophaea woolhopeia*, *Uebelmesseromyces harderi*, *Valsaria lopadostomoides*, *Vishniacozyma* (*V. carnescens*, *V. dimennae*), *Wallemia* (*W. sebi*, *Wallemia* sp.), *Zygophlyctis melosirae* (см. табл. 7).

Число идентифицированных видов, а также число ОТЕ на уровне вида в грибных сообществах снижалось в грунтах от глубин 10 м к 178 м. Наиболее заметные изменения в составе и структуре биоты грибов наблюдали при переходе от грунтов 10 м к большим глубинам и к глубинам в сотни метров.

ОБСУЖДЕНИЕ

До настоящего времени проведено всего несколько работ по изучению состава грибов в оз. Байкал [Кузнецов, 2003; Куликова и др., 2009; Yi et al., 2017; Mincheva et al., 2019; Polyakova et al., 2020; Кураков, Федорова, 2021]. В непродолжительных исследованиях хитридиевых и грибоподобных организмов (оомицетов) были обнаружены космополитные моноцентрические хитридиомицеты во всех пробах воды и грунта [Кузнецов, 2003]. На эндемичных водорослях, особенно рода *Draparnaldia*, найдены виды, сходные с известными, но, возможно, как полагал автор, и новые виды, так как они обнаружены на байкальских эндемиках. Сделано заключение, что для работ по выявлению этих грибов и грибоподобных организмов необходимы длительные исследования с применением микроскопии непосредственно на озере [Кузнецов, 2003]. Это актуально и сейчас, несмотря на то, что прогресс в молекулярно-генетических подходах дает новые возможности для выяснения разнообразия этих организмов. Изучение подводной лихенобиоты Байкала показало, что она представлена эпилитными видами, которые имеют обширные ареалы, охватывающие бореальную часть Евразии [Куликова и др., 2009; Тулохонов, 2009]. Высокая прозрачность и слабая минерализация вод озера позволяют лихенизированным грибам развиваться на существенно большей глубине, чем в других водоемах. Водных лишайников *Collema ramenskii*, *Staurothele fissa*, *S. frustulenta*, *Verrucaria aethiobola*, *V. hydrella* и *V. maura* встречали на камнях в разных частях озера на глубинах от 1,5 м (виды рода *Staurothele*) до 15 м (виды рода *Verrucaria*) [Тулохонов, 2009]. Они участвуют в разрушении горных пород и минералов [Куликова и др., 2009; Тулохонов, 2009]. Получены сведения об аккумуляции катионов металлов в накипных лишайниках *Verrucaria scabra*, *V. rheitrophyla*, *V. maura*, *V. hydrela* и листоватых *C. ramenskii* каменистой литорали оз. Байкал. Наибольшая плотность их развития установлена на глубине 1,5–2 м. Содержание Ti, La, Ce, Y, Mn, Th в их талломе было выше, чем в воде, а в сравнении с донными отложениями в представителях рода *Verrucaria* выше концентрация Zn, а в *C. ramenskii* – Zn и Mo [Куликова и др., 2009]. В нашей работе не обнаружено представителей лихенизированных грибов, что связано, видимо, с тем, что не отбирали образцы камней на небольшой глубине. Но поскольку ка-

менистая литораль обширна, ее дальнейшее изучение может дополнить список подводных лишайников озера.

В донных грунтах прибрежной зоны (на глубинах 9–178 м) Байкала с использованием нами культурального метода и высокопроизводительного секвенирования ITS ДНК выявлено 215 видов из 138 родов, 50 порядков, 22 класса и 6 отделов Ascomycota, Basidiomycota, Mucoromycota, Mortierellomycota, Chytridiomycota, Glomeromycota. Только при применении последнего метода обнаружены представители отделов Chytridiomycota, Glomeromycota и Rozellomycota, Aphelidiomycota, которые не выделяются в обычных посевах. ОТЕ, относящиеся к отделу Rozellomycota, не были идентифицированы до рода и вида. Есть данные о Blastocladiomycota, Zoopagomycota и грибоподобных организмах отдела Oomycota в донных грунтах Байкала [Yi et al., 2017; Polyakova et al., 2020]. В воде озера также обнаружены Ascomycota, Basidiomycota, Chytridiomycota и Zoopagomycota [Mincheva et al., 2019].

Использование двух подходов позволило дать детальную характеристику таксономической структуры и видового богатства грибных сообществ, определить число КОЕ грибов в донных грунтах Байкала и получить чистые культуры 155 штаммов 77 различных видов. Численность грибов, выделяемых в посевах, варьировала в среднем от 103 ± 52 до 300 ± ± 150 КОЕ/г грунта вне зависимости от глубины озера их отбора.

Таксономическая структура грибной биоты в донных грунтах Байкала имеет как сходства, так и отличия от таковой в других пресноводных водоемах. Они связаны со спецификой физико-химических и биотических условий конкретных озер, глубины отбора образцов, методических приемов [Воронин, 2010; Wurzbacher et al., 2016; Tian et al., 2018; Wahl et al., 2018; Lepere et al., 2019]. В донных грунтах Байкала, как и других крупных озер, широко представлены сордариомицеты, грибы порядков Pleosporales, Helotiales, Eurotiales, Tremellales, Sporidiobiales, Rhizophydiales [Jones et al., 2014; Wurzbacher et al., 2016; Tian et al., 2018; Lepere et al., 2019]. Так, в донных грунтах оз. Мичиган с глубин 30–272 м и оз. Верхнее с глубин 68–263 м на основе ДНК-баркодинга (ITS2 региона ДНК) идентифицировано 64 вида грибов 5 отделов, из которых 83 % видов принадлежали классам Agaricomycetes, Chytridiomycetes, Dothideomycetes и Sordariomycetes [Wahl et al., 2018]. Подавляющее большинство (84 %) грибных изолятов из грунтов были классов Dothideomycetes, Eurotiomycetes, Leotiomycetes и Sordariomycetes. Доминирующая группа грибов в донных грунтах (с глубин 25–69 м) мезоолиготрофного оз. Штехлин (Германия) по данным высокопроизводительного секвенирования D1/D2 региона рДНК включала виды порядка Rhizophydiales отдела Chytridiomycota, затем следовали отделы Rozellomycota и Mortierellomycota (род *Mortierella*) (по 10 % от всех видов) и далее – аскомицеты и базидиомицеты, в основном порядка Helotiales и класса Agaricomycetes соответственно [Wurzbacher et al., 2016].

Из 215 видов культуральными методами в грунтах обнаружено 77 видов, ДНК-баркодингом – 176 видов. Обоими подходами выявлены представители 20 родов (*Alternaria*, *Aspergillus*, *Coniochaeta*, *Cladosporium*, *Daldinia*, *Didymella*, *Fusarium*, *Neonectria*, *Neurospora*, *Penicillium*, *Pseudeurotium*, *Pseudogymnoascus*, *Trichoderma*, *Bjerkandera*, *Cystobasidium*, *Mrakia*, *Pholiota*, *Rhodotorula*, *Mortierella*, *Umbelopsis*) и 8 видов (*Daldinia loculata*, *Neonectria lugdunensis*, *Neurospora terricola*, *Pseudeurotium bakeri*, *Trichoderma viride*, *Bjerkandera adusta*, *Mrakia frigida*, *Rhodotorula mucilaginosa*).

Наибольшим видовым богатством в донных грунтах представлены рода *Penicillium* (17 видов), *Trichoderma* (12), *Coniochaeta* (6), *Fusarium* (6), *Cladosporium* (5), *Mortierella* (5), *Cystobasidium* (4), и по 2–3 вида в родах *Alternaria*, *Daldinia*, *Malassezia*, *Pseudogymnoascus*, *Acaulospora*, *Pholiota*, *Didymella*, *Hymenoscyphus*, *Naganishia*, *Nectria*, *Oidiodendron*, *Pseudeurotium*, *Tolypocladium*, *Didymella*, *Aspergillus*. *Flagellospora*, *Stagonosporopsis*, *Talaromyces*, *Vishniacozyma*, *Rhizophydium*, *Solicoccozyma*, *Wallemia*, *Mucor*, *Umbelopsis*. Большая часть из них представители Ascomycota, затем следуют Basidiomycota, Chytridiomycota, Mortierellomycota, Mucoromycota.

Установлены значительные различия в таксономической структуре и видовом составе грибов в зависимости от глубины отбора донных грунтов в оз. Байкал. Если, согласно культуральным методам, в донных

грунтах при движении с 9–10 м к глубинам 75, 130 и 178 м число видов несколько возросло, то с учетом данных ДНК-баркодинга показано снижение видового разнообразия и упрощение таксономической структуры. Так, наряду с увеличением в сообществах базидиомицетных дрожжей порядков Filobasidiales, Cystofilobasidiales, Sporidiobolales уменьшалось относительное обилие представителей родов *Acaulospora*, *Daldinia*, *Oidiodendron* порядка Rhizophydiales.

Многие виды, которые выявлены в наших исследованиях, обнаружены в донных отложениях других озер [Vijaykrishna et al., 2006; Воронин, 2010; Jones et al., 2014; Wurzbacher et al., 2016; Wahl et al, 2018]: *Arthrinium arundinis*, *Bjerkandera adusta*, *Botrytis cinerea*, *Cladosporium cladosporioides*, *Cladosporium herbarum*, *Coniochaeta hoffmannii*, *Coniochaeta ligniaria*, *Coniochaeta mutabilis*, *Daldinia loculata*, *Fimetariella rabenhorstii*, *Hormonema macrosporum*, *Hypholoma capnoides*, *Leohumicola verrucosa*, *Malassezia restricta*, *Mortierella sclerotiella*, *Mortierella verticillata*, *Mucor hiemalis*, *Neonectria lugdunensis*, *Neurospora terricola*, *Paraphaeosphaeria sporulosa*, *Penicillium glandicola*, *Penicillium swiecickii*, *Pholiota adiposa*, *Pholiota gummosa*, *Phoma herbarum*, *Pseudallescheria boydii*, *Pseudeurotium bakeri*, *Pseudeurotium hygrophilum*, *Pseudogymnoascus pannorum*, *Pseudogymnoascus roseus*, *Rhodotorula mucilaginosa*, *Solicoccozyma aeria*, *Solicoccozyma terricola*, *Stagonosporopsis valerianellae*, *Talaromyces verruculosus*, *Tolypocladium cylindrosporum*, *Trichoderma atroviride*, *Trichoderma gamsii*, *Trichoderma hamatum*, *Trichoderma harzianum*, *Trichoderma lixii*, *Trichoderma oblongisporum*, *Trichoderma polysporum*, *Trichoderma viride*, *Wardomyces inflatus*.

Вместе с тем для большого числа других видов (*Alternaria atra*, *Aspergillus ochraceus*, *Ciliciopodium hyalinum*, *Cladosporium perangustum*, *Cladosporium subinflatum*, *Coniochaeta cipronana*, *Coniochaeta luteoviridis*, *Cystobasidium laryngis*, *Cystobasidium slooffiae*, *Didymella macrostoma*, *Fusarium acuminatum*, *Fusarium avenaceum*, *Fusarium redolens*, *Fusarium tricinctum*, *Fusicolla aquaeductuum*, *Ilyonectria crassa*, *Ischnoderma benzoinum*, *Leuconeurospora capsici*, *Mortierella antarctica*, *Mrakia frigida*, *Mucor zonatus*, *Mycothermus thermophilus*, *Nectria ramulariae*, *Penicillium bialowiezense*, *Penicillium camemberti*, *Penicillium commune*, *Penicillium flavigenum*, *Penicillium griseofulvum*, *Penicillium javanicum*, *Penicillium roseopurpureum*, *Penicillium rubens*, *Sporormiella intermedia*, *Stagonosporopsis cucurbitacearum*, *Teunomyces cretensis*, *Tolypocladium inflatum*, *Trichoderma citrinoviride*, *Trichoderma paraviridescens*, *Trichoderma virens*, *Truncatella angustata*, *Xerombrophila crystallifera*) нет сведений об обнаружении в донных грунтах озер, причем ряд из вышеперечисленных видов широко представлен в байкальских грунтах.

Впервые на основе ДНК-баркодинга в донных грунтах Байкала на глубинах 10–28 м выявлены гломеромицеты рода *Acaulospora* (*A. colombiana*, *A. koskei*, *Acaulospora* sp.), виды первично водных грибов – хитридиомицетов *Aquamyces chlorogonii*, *Betamyces* sp., *Clydaea vesicular*, *Coralloidiomyces digitatus*, *Entophlyctis* sp., *Globomyces pollinis-pini*, *Lobulomyces angularis*, *Paludomyces mangrovei*, *Rhizophydium globosum*, *Rhizophydium* sp., *Uebelmesseromyces harderi*, *Zygophlyctis melosirae*. Известно, что виды *Acaulospora* образуют везикулярно-арбускулярную микоризу с водными растениями, и поэтому неудивительно, что с их остатками они попадают на небольших глубинах в донные грунты [Kai, Zhiwei, 2006]. Зооспоровые грибы в пресноводных экосистемах представляют группу паразитов фитопланктонных и зоопланктонных организмов, они – первичные деструкторы мелких фрагментов органических субстратов, пыльцы. Листья, насекомые и ракообразные, живые организмы прекрасный субстрат для многих видов хитридиевых [Gleason et al., 2017].

Для определения экологической роли аскомицетов, базидиомицетов и зигомицетов в донных грунтах необходимы знания об их обитателях, активно функционирующих в этом экотопе, а не находящихся постоянно в форме покоящихся структур. Такой анализ позволил нам применить нескольких подходов для выявления состава грибов в грунтах.

При инкубации посевов в анаэробных условиях рост и формирование колоний на средах происходят из фрагметов мицелия, а не спор, поэтому можно полагать, что изолированные таким способом виды активны в донных грунтах, причем не только в их верхнем аэробном

слое. В эту группу входили *Arthrinium arundinis*, *Daldinia loculata*, *Coniochaeta hoffmannii*, *Ilyonectria crassa*, *Neonectria lugdunensis*, *Pseudeurotium bakeri*, *Xerombrophila crystallifera*, *Fusarium redolens*, *Nectria ramulariae*, *Talaromyces verruculosus*, *Trichoderma citrinoviride*, *T. harzianum*, *T. polysporum*, *T. virens*. Для первых семи видов способность к анаэробному росту была ранее неизвестна.

Критерием принадлежности видов к функционирующим в этих экотопах может служить и их способность развиваться на органических субстратах, внесенных в грунты. Такой подход выявил *Pseudogymnoascus roseus*, *P. pannorum*, *Ciliciopodium hyalinum*, *Fusarium acuminatum*, *Ischnoderma benzoinum*, *Leuconeurospora capsici*, *Mortierella antarctica*, *Mortierella verticillata*, *Mucor hiemalis*, *Mycothermus thermophilus*, *Penicillium griseofulvum*, *P. rubens*, *Teunomyces cretensis*, *Wardomyces inflatus*.

К активным обитателям донных грунтов можно отнести и виды с высоким относительным обилием по данным посевов и ДНК-баркодинга (см. табл. 4, 7), которые также обнаруживали в других пресноводных озерах. Учитывали также физиолого-биохимические свойства выявленных нами таксонов, что важно для определения функций грибов в донных грунтах.

В донных грунтах Байкала довольно широко представлены ксилотрофные базидиомицеты. *Bjerkandera adusta*, *Hypholoma capnoides*, *Pholiota* spp. и ряд других, а также аскомицет *Xerombrophila crystallifera* [Baral et al., 2012] были также встречены и в других озерах и, скорее всего, попадают в данный биотоп с древесными остатками или в виде спор и мицелия. Возможно, они могут сохранять активность и продолжают в верхнем, аэробном слое грунта разлагать лигноцеллюлозу.

Большое разнообразие в грунтах имеют сапротрофные микроскопические грибы, способные к деструкции различных полисахаридов, белков, включая кератин, и других полимерных соединений. Микромицеты рода *Penicillium*, в частности *P. glandicola* и *P. swiecickii*, и рода *Trichoderma* (*T. harzianum*, *T. hamatum*, *T. polysporum*, *T. lixii*) характерны для донных грунтов Байкала. Их встречали в грунтах других озер [Vijaykrishna et al., 2006; Jones et al., 2014]. *Trichoderma citrinoviride* известен как эндофит морских водорослей [Liang et al., 2016]. Виды семейства Pseudeurotiaceae (родов *Pseudogymnoascus*, *Pseudeurotium*) следует считать типичными резидентами грунтов, они выявлены в посевах ДНК-баркодингом, их выделяли на субстратах-приманках (на опилках, крахмале и целлюлозе). *Pseudeurotium hygrophilum*, *Pseudogymnoascus pannorum* и *P. roseus* являются психротолерантами [Хуснуллина и др., 2018; Misiak et al., 2020]. Среди выявленных видов много психрофилов и психротолерантов (*Mrakia frigida*, *Solicoccozyma aeria*, *Cystobasidium laryngis*, *Leuconeurospora capsici*, рода *Mortierella*, *Umbellopsis*), поэтому для них температура донных грунтов Байкала является оптимальной для роста [de García et al., 2007; Branda et al., 2010; Hua et al., 2010; Laich et al., 2013; Malloch et al., 2016].

Базидиальные дрожжи из родов *Cystobasidium*, *Mrakia*, *Rhodothorula*, *Solicoccozyma*, *Leuconeurospora*, *Naganishia*, *Wardomyces* можно отнести к обитателям рассматриваемого биотопа. Эти таксоны обнаружены нами при использовании обоих методов, их также выделяли из холодных местообитаний, донных грунтов озер и морей, ледников, почв Антарктики [Branda et al., 2010; Malloch et al., 2016].

A. arundinis встречается как в наземных, так и в морских местообитаниях. Он может развиваться как эндофит в симбиотических взаимоотношениях с макроводорослями [Kwon et al., 2021]. Представители семейства Didymellaceae (*Epicoccum*, *Didymella*, *Phoma*, *Stagonosporopsis*) чаще всего являются паразитами высших растений, поражая листья и стебли [Chen et al., 2017]. Виды рода *Coniochaeta* обитают в почве, воде, на древесине, есть патогены растений [Weber, 2002]. Среди видов рода *Cladosporium* много сапротрофов, они обнаружены в почве, воде, воздухе, филоплане, есть паразиты растений [Domsch et al., 2007; Воронин, 2010; Хуснуллина и др., 2018]. *Fusarium* spp. широко распространены в почве, водоемах, растут на поверхности и внутри живых и мертвых растений, на животных [Domsch et al., 2007]. *Sporormiella intermedia*, *Mycothermus thermophilus* – виды, обитающие преимущественно на помете травоядных животных [Mungai et al., 2012]. *Neonectria ramulariae* является почвенным микромицетом, также может паразитировать на высших растениях [Hirooka et al.,

2012]. Эти грибы в большом количестве попадают в донные грунты с почвой, растительными и животными остатками или водой. Однако их высокое относительное обилие, а также показанная для некоторых видов способность развиваться на приманках (*Fusarium acuminatum*) и в анаэробных условиях (*Coniochaeta hoffmannii*, *Daldinia loculata*, *Fusarium redolens*, *Trichoderma citrinoviride*, *Trichoderma virens*) говорит о том, что, возможно, экология этих родов и видов изучена недостаточно, и они действительно активны в донных грунтах.

Есть виды, выявленные в донных грунтах и часто обильно представленные, свойства которых необходимо дополнительно изучать для отнесения к характерным для этого экотопа.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Установлено, что донные грунты Байкала (с глубин 9–178 м) характеризуются довольно высоким видовым богатством микобиоты. На основе культурального подхода и высокопроизводительного секвенирования ITS2 ДНК выявлено 215 видов, 77 и 146 видов соответственно, которые принадлежали к 138 родам 50 порядкам 22 классам и отделам Ascomycota, Basidiomycota, Mucoromycota, Mortierellomycota, Chytridiomycota, Glomeromycota. ДНК-баркодинг позволил обнаружить представителей отделов Chytridiomycota, Glomeromycota и Rozellomycota. От общего числа нуклеотидных последовательностей (39 385) не индетифицировано до отдела 1,8 %, класса – 0,5 %, порядка – 0,1 %, семейства – 88,1 %, вида – 93,7 %. В составе грибных сообществ грунтов есть представители различных эколого-трофических групп – сапротрофов, патогенов, симбиотрофов. Это преимущественно психротолерантные организмы, среди них есть факультативно-анаэробные виды. Установлены изменения таксономической структуры грибных сообществ в зависимости от глубины и виды, способные в них функционировать. Это, в частности, *Pseudeurotium bakeri*, *Pseudeurotium hygrophilum*, *Pseudogymnoascus pannorum*, *Pseudogymnoascus roseus*, *Trichoderma hamatum*, *Trichoderma harzianum*, *Trichoderma lixii*, *Trichoderma polysporum*, *Penicillium glandicola*, *Penicillium swiecickii*, виды родов *Rhizophydium*, *Fusarium*, *Daldinia Mortierella*, *Coniochaeta*, *Cystobasidium*, *Mrakia*, *Rhodothorula*, *Solicoccozyma* и ряд других. Создана коллекция штаммов грибов из донных грунтов Байкала для изучения их физиолого-биохимических свойств и поиска продуцентов биологически активных соединений. Необходимы дальнейшие исследования грибов Байкала, определение их роли в экосистеме этого уникального озера, деструкции органических веществ и взаимоотношений с его обитателями.

Авторы выражают благодарность руководству и сотрудникам Лимнологического института и музея, командам кораблей, в первую очередь, д. б. н. Д. Ю. Щербакову, к. б. н. Е. В. Минчевой, всем участникам байкальских экспедиций за возможность принять в них участие и провести отбор образцов.

Работа выполнена при финансовой поддержке бюджетной темы “Экофизиология, цитология и генетика грибов как основа рационального природопользования и биотехнологий” № госрегистрации (ЕГИСУ НИОКТР) 121032300079-4, гранта РФФИ (проект № 18-29-25073) и Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (соглашение 075-15-2021-1396).

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

ЛИТЕРАТУРА

Беркин Н. С., Макаров А. А., Русинек О. Т. Байкаловедение: учеб. пособие. Иркутск: Изд-во Ирк. гос. ун-та, 2009. 291 с.

Воронин Л. В. Микобиота малых озер тундровой и лесной зон: монография. Ярославль: Изд-во ЯГПУ, 2010. 156 с.

Галазий Г. И. Байкал в вопросах и ответах. Иркутск: Вост.-Сиб. кн. изд-во, 1987. 383 с.

Кузнецов Е. А. Грибы водных экосистем: дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.18, 03.00.24. М., 2003. 865 с.

Куликова Н. Н., Сутурин А. Н., Бойко С. М., Парадина Л. Ф., Тимошкин О. А., Потемкина Т. Г., Сайбаталова Е. В. Роль водных лишайников в биогеохимических процессах каменистой литорали озера байкал // Биология внутр. вод. 2009. № 2. С. 41–46.

Кураков А. В., Федорова М. Д. Микобиота донных грунтов озера Байкал // Материалы 3-го Рос. микробиол. конгр. (ред. Т. К. Антал, Е. А. Бонч-Осмоловская, Н. В. Пименов). г. Псков, 26 сентября – 1 октября 2021 г., Псков: ООО “Конкорд”, 2021. С. 214–215. (290 с. ISBN 978-5-6046553-7-5).

М-МВИ-80-2008. Методика выполнения измерений массовой доли элементов в пробах почв, грунтов и донных отложений методами атомно-эмиссионной и атомно-абсорбционной спектрометрии. 000 Мониторинг. СПб., 2008. С. 27.

Намсараев Б. Б., Абидуева Е. Ю., Лаврентьева Е. В., Банзаракцаева Т. Г., Бархутова Д. Д., Буянтуева Л. Б. Экология микроорганизмов экстремальных водных систем: учеб. пособие. Улан-Удэ: Изд-во Бурят. гос. ун-та, 2008. 94 с.

Намсараев Б. Б., Дагурова О. П., Гаранкина В. П. Влияние температуры на активность микробного сообщества озера Байкал // Вестн. Бурят. гос. ун-та. 2015. № 3. Химия, физика. С. 63–67.

Тулохонов А. К. Байкал: природа и люди: энциклопедический справочник / Байкальский институт природопользования СО РАН; отв. ред. чл.-корр. РАН А. К. Тулохонов. Улан-Удэ: ЭКОС; Изда-во БНЦ СО РАН, 2009. С. 81–82.

Хуснуллина А. И., Биланенко Е. Н., Кураков А. В. Микроскопические грибы донных грунтов Белого моря // Сиб. экол. журн. 2018. Т. 11, № 5. С. 584–598.

Arx von J. A. The Genera of fungi sporulating in pure culture. 3rd edn. J. Cramer. Vaduz. 1981. 424 p.

Baral H. O., Marson G., Bogale M., Untereiner W. A. *Xerombrophila crystallifera*, a new genus and species in the Helotiales // Mycol. Progr. August 2012. doi: 10.1007/s11557-012-0854-6

BLAST: Basic Local Alignment Search Tool. URL: https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi.

Booth C. Fusarium. Laboratory guide to the identification of the major species. C. M. I. 1977. 57 p.

Branda E., Turchetti B., Diolaiuti G., Pecci M., Smiraglia C., Buzzini P. Yeast and yeast-like diversity in the southernmost glacier of Europe (Calderone Glacier, Apennines, Italy) // FEMS Microbiol Ecol. 2010. Vol. 72, N 3. P. 354–369.

Chen Q., Hou L. W., Duan W. J., Crous P. W., Cai L. Didymellaceae revisited // Stud. Mycol. 2017. Vol. 87. P. 105–159.

Crous P. W., Braun U., Schubert K., Groenewald J. Z. The genus Cladosporium and similar dematiaceous hyphomycetes // Stud. Mycol. 2007. V. 58. P. 1–253.

de García V., Brizzio S., Libkind D., Buzzini P., van Broock M. Biodiversity of cold-adapted yeasts from glacial meltwater rivers in Patagonia, Argentina // FEMS Microbiol. Ecol. 2007. Vol. 59, N 2. P. 331–341.

de Hoog G. S., Guarro J., Gené J., Figueras M. J. Atlas of Clinical Fungi. 3rd ed. Utrecht. CBS-KNAW. Fungal Biodiversity Centre, 2011. 1126 p.

Domsch K. H., Gams W., Anderson T.-H. Compendium of Soil Fungi. Second ed. Revised by W. Gams. 2007. Eching: IHW-Verlag et Verlagsbuchhandlung, 672 p.

Ellis M. B. Dematiaceous Hyphomycetes. Commonwealth Mycological Institute, Kew, 390 Surrey. England. 1971. 608 p.

Gleason F. H., Scholz B., Jephcott T. G., van Ogtrop F. F., Henderson L., Lilje O., Kittelmann S., Macarthur D. J. Key ecological roles for zoosporic true fungi in aquatic habitats // Microbiol. Spectrum. 2017. Vol. 5 (2). FUNK-0038-2016. doi: 10.1128/microbiolspec. FUNK-0038-2016

Hirooka Y., Ichihara Y., Masuya H., Kubono T. Seed Rot, a New Disease of Beech Tree Caused by *Neonectria ramulariae* (anamorph: *Cylindrocarpon obtusiusculum*) // J. Phytopathol. 2012. Vol. 160, N 9. P. 504–506.

https://www.bio.vu.nl/~microb/Protocols/Manuals/PowerSoil_DNA.pdf

Hua M. X., Chi Z., Liu G. L., Buzdar M. A., Chi Z. M. Production of a novel and cold-active killer toxin by *Mrakia frigida* 2E00797 isolated from sea sediment in Antarctica // Extremophiles. 2010. Vol. 14, N 6. P. 515–521.

Index Fungorum, the global fungal nomenclator. URL: http://www.indexfungorum.org/names/names.asp

Jobard M., Rasconi S., Sime-Ngando T. Diversity and functions of microscopic fungi: a missing component in pelagic food webs // Aquat. Sci. 2010. Vol. 72. P. 255–268. doi: 10.1007/s00027-010-0133-z

Jones E. B. G., Hyde K. D., Pang K. L. Freshwater Fungi and Fungal-like Organisms. Berlin/Boston: Walter de Gruyter GmbH, 2014. 496 p.

Kai W., Zhiwei Z. Occurrence of Arbuscular Mycorrhizas and Dark Septate Endophytes in Hydrophytes from Lakes and Streams in Southwest China // Internal. Rev. Hydrobiol. 2006. Vol. 91, N 1. P. 29–37.

Kirk P. M., Cannon P. F., Minter D. W., Stalpers J. A. Dictionary of the Fungi (10th edition). Wallingford. UK: CAB International, 2008. 2600 p.

Klich M. A. Identification of Common Aspergillus Species. Utrecht: Centraalbureau voor Schimmelcultures, 2002. 528 p.

Krauss G. J., Solé M., Krauss G., Schlosser D., Wesenberg D., Bärlocher F. Fungi in freshwaters: ecology, physiology and biochemical potential // FEMS Microbiol. Rev. 2011. Vol. 35 (4). P. 620–651. doi: 10.1111/j.1574-6976.2011.00266.x

Kurakov A. V., Khidirov K. S., Sadykova V. S., Zvyagintsev D. G. Anaerobic growth ability and alcohol fermentation activity of microscopic fungi // Appl. Biochem. Microbiol. 2011. Vol. 47, N 2. P. 169–175.

Kwon S. L., Park M. S., Jang S. et al. The genus *Arthrinium* (Ascomycota, Sordariomycetes, Apiosporaceae) from marine habitats from Korea, with eight new species// IMA Fungus. 2021. Vol. 12. P. 13. https://doi.org/10.1186/s43008-021-00065-z

Laich F., Vaca I., Chávez R. *Rhodotorula portillonensis* sp. nov., a basidiomycetous yeast isolated from Antarctic shallow-water marine sediment // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 2013. Vol. 63, N 10. P. 3884–3891.

Lepere C., Domaizon I., Humbert J.-F., Jardillier L., Hugoni M., Debroas D. Diversity, spatial distribution and activity of fungi in freshwater ecosystems // PeerJ. 2019. Vol. 7: e6247. http://doi.org/10.7717/peerj.6247

Liang X.-R., Miao F.-P., Song Y.-P., Liu X.-H., Ji N.-Y. Citrinovirin with a new norditerpene skeleton from the marine algicolous fungus *Trichoderma citrinoviride* // Bioorganic & Med. Chem. Lett. 2016. Vol. 26, N 20. P. 5029–5031.

Malloch D., Sigler L., Hambleton S., Vanderwolf K. J., Gibas C. F. C., McAlpine D. F. Fungi associated with hibernating bats in New Brunswick caves: the genus *Leuconeurospora* // Botany. 2016. Vol. 94. P. 1171–1181.

Mincheva E. V., Peretolchina T. E., Kravtsova L. S. et al. Hidden diversity of microeukaryotes in Lake Baikal: a metagenomic approach // Limnol. Freshwater Biol. 2019. Vol. 1. P. 150–154. doi: 10.31951/2658-3518-2019-A-1-150

Misiak M., Goodall-Copestake W., Sparks T., Worland M., Boddy L., Magan N., Convey P., Hopkins D., Newsham K. Inhibitory effects of climate change on the growth and extracellular enzyme activities of a widespread Antarctic soil fungus // Global Change Biol. 2020. Vol. 27. P. 1111–1125.

Mungai P. G., Njogu J. G., Chukeatirote E., Hyde K. D. Coprophilous ascomycetes in Kenya: *Sporormiella* from wildlife dung // Mycology. 2012. Vol. 3. P. 234–251.

Polyakova M. S., Mincheva E. V., Pudovkina T. A., Kabilov M. R., Tupikin A. E., Ishchenko A. A., Kurakov A. V., Sherbakov D. Yu. The first data on fungi and fungus-like organisms in Lake Baikal // Limnol. Fresh. Biol. 2020. Vol. 3, N 4. P. 741–742.

Raper K. B., Fennell D. I. The Genus Aspergillus. Baltimore: The Williams and Wilkins Company, 1965. 686 p.

Raper K. B., Thom C., Fennell D. I. A Manual of the Penicillia. New York; London: Hafner Publishing Company, 1968. 875 p.

Rifai M. A. A revision on the genus Trichoderma // Mycol. Pap. 1969. Vol. 116. P. 1–56.

Samson R. A., Houbraken J. Phylogenetic and taxonomic studies on the genera Penicillium and Talaromyces // Stud. Mycol. 2011. Vol. 70. P. 1–183.

Schipper M. A. On certain species of Mucor with a key to all accepted species: 2. On the genera Rhizomucor and Parasitella // Stud. Mycol. 1978. Vol. 17. P. 1–71.

Seifert K., Morgan-Jones G., Gams W., Kendrick B. The Genera of Hyphomycetes. Utrecht: CBS-KNAW Fungal Biodiversity Centre, 2011. 997 p.

Tian J. Q., Zhu D., Wang J. Z., Wu B., Hussain M., Liu X. Z. Environmental factors driving fungal distribution in freshwater lake sediments across the Headwater Region of the Yellow River, China // Sci. Rep. 2018. Vol. 8, N 1. P. 1–8.

Vijaykrishna D., Jeewon R., Hyde K. D. Molecular taxonomy, origins and evolution of freshwater ascomycetes // Fungal Diversity. 2006. Vol. 23. P. 351–390.

Wahl H. E., Raudabaugh D. B., Bach E. M., Bone T. S., Luttenton M. R., Cichewicz R. H., Miller A. N. What lies beneath? Fungal diversity at the bottom of Lake Michigan and Lake Superior // J. Great Lakes Res. 2018. Vol. 44, N 2. P. 263–270.

Weber E. The *Lecythophora-Coniochaeta* complex I. Morphological studies on *Lecythophora* species isolated from Picea abies // Nova Hedwigia. 2002. Vol. 74. P. 159–185.

Wurzbacher C., Warthmann N., Bourne E. C., Attermeyer K., Allgaier M., Powell J. R., Detering H., Mbedi S., Grossart H. P., Monaghan M. T. High habitat-specificity in fungal communities of an oligo-mesotrophic, temperate Lake Stechlin (North-East Germany) // MycoKeys. 2016. Vol. 16. P. 17–44.

Yi Z., Berney C., Hartikainen H., Mahamdallie S., Gardner M., Boenigk J., Cavalier-Smith T., Bass D. High-throughput sequencing of microbial eukaryotes in Lake Baikal reveals ecologically differentiated communities and novel evolutionary radiations // FEMS Microbiol. Ecol. 2017. Vol. 93, № 8: fix073.

Microbiota of bottom ground of the coastal zone of Lake Baikal

M. D. FEDOROVA, A. V. KURAKOV

Lomonosov Moscow State University, Faculty of Biology
119991, Moscow, Leninskie Gory, 1
E-mail: kurakov57@mail.ru

Based on the culture method and high-performance sequencing of the ITS2 rDNA site, the number of colony-forming units (CFU), taxonomic structure and species richness of fungal communities in the bottom ground of Lake Baikal from depths from 9 to 178 m were determined. 215 species of 138 genera of 50 orders of 22 classes of 6 divisions – Ascomycota, Basidiomycota, Mucoromycota, Mortierellomycota, Chytridiomycota, Glomeromycota have been identified. Only DNA barcoding allowed to detect representatives of the Phyla of Chytridiomycota, Glomeromycota and Rozellomycota. The cultural method and high-performance sequencing of the ITS2 rDNA site in the soil revealed 77 and 146 species, respectively, and only 8 species were established by both approaches. Most of the nucleotide sequences have not been identified to the level of families and species. There are representatives of various ecological and trophic groups – saprotrophs, pathogens, symbiotrophs in the mycobiota of the bottom grounds. These are mainly psychrotolerant organisms, among them there are facultative anaerobic species. Changes in the taxonomic structure of fungal communities depending on the depth and species, and able to function in soils, have been established. These are, in particular, *Pseudeurotium bakeri*, *Pseudeurotium hygrophilum*, *Pseudogymnoascus pannorum*, *Pseudogymnoascus roseus*, *Trichoderma hamatum*, *Trichoderma harzianum*, *Trichoderma lixii*, *Trichoderma polysporum*, *Penicillium glandicola*, *Penicillium swiecickii*, species of the genera *Rhizophydium*, *Fusarium*, *Daldinia Mortierella*, *Coniochaeta*, *Cystobasidium*, *Mrakia*, *Rhodothorula*, *Solicoccozyma* and a number of others. A collection of fungal strains isolated from the bottom soils of Lake Baikal has been created.

Key words: fungi, Baikal, bottom soil, taxonomic structure, ecological and trophic groups, species diversity, seeding method, high-performance sequencing of the ITS2 rDNA site.