

УДК 582.28(262.5)

МИКРОСКОПИЧЕСКИЕ ГРИБЫ БАССЕЙНА ЧЁРНОГО МОРЯ: НАПРАВЛЕНИЯ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

© 2019 г. Н. И. Копытина

Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,
Севастополь, Российская Федерация
E-mail: kopytina_n@mail.ru

Поступила в редакцию 09.04.2019; после доработки 22.08.2019;
принята к публикации 25.12.2019; опубликована онлайн 30.12.2019.

Проанализирован 71 литературный источник, посвящённый изучению микроскопических грибов (микромикетов) Чёрного моря, за период с 1867 по 2018 г. В 1860-е и 1930-е гг. зафиксированы эпидемии морской травы *Zostera marina*, вызванные грибоподобными организмами рода *Labyrinthula*. В конце XIX — начале XX века также выявлено несколько случаев локального микоза морской травы. В 1960–2000-е гг. зарегистрированы эпизоотии беспозвоночных животных, вызванные грибами: *Hyphochytrium peniliae* поражал ветвистоусого рачка *Penilia avirostris* и вызывал его массовую гибель; гриб *Leptolegnia pontica* паразитировал на яйцах ускононого рачка *Balanus improvisus* и существенно сократил плодовитость популяции; вселение *Ostracoblabe implexa* привело к уничтожению популяций устрицы *Ostrea edulis*. В настоящее время отмечены единичные случаи поражения грибом *O. edulis* культивируемой устрицы *Crassostrea gigas*, спат которой привозят из других стран. На створках *C. gigas* и *Mytilus galloprovincialis* выделены грибы-эпибионты. В зрелых ооцитах *M. galloprovincialis* найдена микроспоридия *Steinhausia mytilovum*. На рыбах и в их внутренних органах обнаружены гифальные грибы и внутриклеточные паразиты — микроспоридии. На покровах бутылконосых дельфинов выявлены грибы. Проведены работы по изучению микобиоты пелагиали, бентали, целлюлозосодержащих субстратов, пены, перифитона, микро- и макроводорослей, морских трав. В настоящее время в бассейне Чёрного моря известно 435 видов грибов из 212 родов, 84 семейств, 50 порядков, 19 классов, 3 царств. В морской среде зафиксировано 372 вида, в пресной — 196, в гиперсолёных водоёмах — 31. В водной толще обнаружено 230 видов микромикетов (в сероводородной зоне — 21); в донных отложениях — 202 (в сероводородной зоне — 31); на древесине — 70; в перифитоне на стёклах и искусственной каменной супралиторали (причалы, траверсы) — 30; в морской пене — 46; на/в моллюсках — 50; на коже дельфинов — 18; на макроводорослях — 116; на микроводорослях — 2; на морских травах — 38; на/в рыбах — 69; на/в ракообразных — 14. Количество видов, обнаруженных в прибрежных водах разных районов, составило: Грузии — 8 видов; г. Геленджика (Россия) — 56; полуострова Крым — 276; северо-западной части Чёрного моря — 177; Румынии — 112; Болгарии — 44; Турции — 9; р. Дунай — 238; о-ва Змеиный — 30. В настоящем обзоре рассмотрены работы по оценке способности грибов утилизировать целлюлозу, нефть, нефтепродукты, фенол, серу и вызывать коррозию металлов; проанализированы первые результаты исследований антимикробной активности факультативно и облигатно морских грибов Чёрного моря, а также способности микромикетов к люминесценции. Определены перспективные направления морских микологических исследований.

Ключевые слова: Чёрное море, морские грибы, эпизоотия, моллюски, рыбы, ракообразные, сероводородная зона, вода, донные отложения, древесина

Грибы — филогенетически разнородная группа гетеротрофных организмов, которые обладают некоторыми признаками растений и животных. С эколого-трофической точки зрения к грибам относят гетеротрофные эукариотные организмы с исключительно осмотротрофным типом питания. Организмы, ранее относившиеся к царству *Mycota* (грибы в традиционном понимании), входят в состав

трёх царств: Fungi (собственно грибы); грибоподобные организмы, включённые в царство Chromista, или хромисты (куда входят и многие водоросли); Protozoa (простейшие животные), к которым многие исследователи относят организмы с неясным систематическим положением — Microsporidia, все представители которой являются облигатными внутриклеточными паразитами эукариотических организмов [46, 59].

Грибы способствуют биологическому очищению среды. Некоторые виды патогенны и вызывают микозы и микотоксикозы растений и животных [2, 4, 9, 12, 13, 14, 28, 32, 38, 39, 41, 42, 43, 44, 45, 47, 48, 49, 50, 56, 57].

Из морской среды выделено около 1500 видов грибов. Их разделяют на две группы — облигатные и факультативные. Облигатные — постоянные обитатели морских водоёмов. Факультативные — это эвритопные виды, которые заносятся в море с суши и, как показывает практика, доминируют как в видовом составе, так и по численности и частоте встречаемости. На VII Международном симпозиуме по морской и пресноводной микологии в Гонконге предложено в качестве главного критерия при определении морских грибов использовать их способность прорасти и формировать мицелий в естественных морских условиях [63].

Цель работы — обобщить литературные и собственные данные, посвящённые исследованию водных грибов в бассейне Чёрного моря; оценить биоразнообразие грибов на гидробионтах и различных субстратах, в биотопах и регионах; изложить результаты исследований жизнедеятельности грибов (антибактериальная активность, способность к деструкции некоторых материалов и к биолюминесценции); выделить направления перспективных исследований.

Паразиты и эпибионты растений. В 1860-е гг. на одесском побережье произошла массовая гибель морской травы *Zostera marina* Linnaeus, 1753. Возбудителями эпидемии оказались организмы из новой для науки группы — лабиринтуловых: *Labyrinthula macrocystis* Cienk., 1867 и *L. vitellina* Cienk., 1867 [по: 4]. Известны и другие случаи паразитирования грибоподобных организмов из рода *Labyrinthula* на морской траве в Чёрном море. В 1930-е гг. зафиксировали гибель зостеры от гриба *L. macrocystis*; эпидемию отметили в бухтах Керченская и Новороссийская, в Керченском проливе, на побережье городов Севастополя и Одессы. В тот же период подобная эпидемия охватила все моря планеты, причём для многих стран она носила характер экономического бедствия. Заболевание получило название wasting disease («хроническое истощение водорослей») [41].

В 1998 г. в Каркинитском заливе отмечена массовая гибель *Z. marina*, вызванная *Labyrinthula zosterae* D. Porter & Muehlst., 1991 [50].

От сильного шторма 11 ноября 2007 г. в Керченском проливе пострадало 11 судов, 5 из них затонуло. Спустя несколько месяцев после разлива мазута (в результате кораблекрушений) российские альгологи в Таманском заливе отметили признаки wasting disease у некоторых особей *Z. marina*. Возможно, повышенное содержание нефтепродуктов увеличило чувствительность морской травы к инфекции. С другой стороны, способствовать развитию этого заболевания могло и постоянное антропогенное воздействие на акваторию Таманского залива [45].

В бухтах Казачья и Камышовая (г. Севастополь, Крым) на поверхности листьев морских трав выявлено 38 видов микромицетов (на *Z. marina* — 35, на *Z. noltii* Homermann, 1832 — 9, на *Ruppia* sp. — 6); на водорослях-макрофитах — 116 видов грибов [4].

В 1903 г. на цианобактерии *Calothrix* sp. описан хитридиомицет *Coenomyces consuens* K. N. Deckenb., 1901 (= *Deckenbachia consuens* (K. N. Deckenb.) Jacz., 1931) [по: 37].

Ракообразные. В 1899 г. на морских беспозвоночных обнаружен новый для науки вид дрожжеподобного гриба *Metschnikowia artemiae* Т. Kamieński, 1899 из нового для науки рода [37]. В 1970-е гг. в солёных прудах Румынии в непосредственной близости от берега Чёрного моря выделили дрожжевые грибы *M. bicuspidata* (Metschn.) Т. Kamieński, 1900 и *M. artemiae*, паразитирующие на ветвистоусом рачке *Daphnia magna* Straus, 1820 и жаброногом рачке *Artemia salina* (Linnaeus, 1758) Leach, 1819 [64].

В 1963–1969 гг. в северо-западной части Чёрного моря (далее — СЗЧМ) исследователи отмечали летальную грибковую эпизоотию ветвистоусого рачка *Penilia avirostris* Dana, 1852 [4], которая развивалась очень быстро и достигала максимума при температуре воды +20...+22 °С; за 2–3 недели численность популяции рачка снижалась до 2,3 % от первоначальной. Заболевание *P. avirostris* также регистрировали в районе прибрежных вод городов Батуми, Новороссийска, Севастополя. Возбудитель заболевания, *Hypochytrium peniliae* N. J. Artemczuk et Zelez., 1969, — вид, оказавшийся новым для науки [4].

В 1965–1967 гг. в бух. Севастопольская на яйцах усонного рачка *Balanus improvisus* Darwin, 1854 паразитировал сапролегневый гриб *Leptolegnia pontica* N. J. Artemczuk, 1968 [49]. Заражение началось в июне, достигало максимума в августе, заканчивалось в сентябре — ноябре. Исследователи высказали предположение, что инвазия, снижающая плодовитость популяции баянусов, может стать зоогеографическим фактором, препятствующим расширению ареала этого вида [49].

В мускулатуре, сердечной мышце и яичниках ракообразных *Astacus leptodactylus* Eschscholtz, 1823; *Orchestia bottae* Milne-Edwards, 1840; *Dikerogammarus villosus* Sowinsky, 1894; *Pontogammarus crassus* Sovinsky, 1904 и *Palaemon elegans* Rathke, 1837, обитающих в дельте р. Днепр, водохранилищах Днепровского каскада ГЭС, лиманах Днепровский и Днепро-Бугский, а также в прибрежье Кинбурнской косы, обнаружили микроспоридии *Gurleya orchestiae* M. O. Ovcharenko et Kurandina, 1987; *G. pontica* Ovcharenko, 1984; *Nosema dikerogammari* Ovcharenko et Kurandina, 1987; *N. pontogammari* M. O. Ovcharenko et Kurandina, 1987; *Thelohania muelleri* (Pfeiffer) Stempel, 1902; *T. contejeani* Henneguy, 1892 [9, 42, 43, 44].

Моллюски. В 1975–1977 гг. в Ягорлыцком заливе неизвестное ранее в Чёрном море заболевание вызвало массовую смертность устрицы *Ostrea edulis* Linne, 1758. Болезнь распространилась на все крупнейшие устричники северо-западной части Чёрного моря, Кавказа и Крымского полуострова (Ягорлыцкий, Джарылгачский и Каркинитский заливы, бухты г. Севастополя, прибрежную зону Карадагского заповедника, оз. Донузлав). Установлено, что моллюски были поражены раковинной болезнью, которую ранее отмечали только у берегов Нидерландов и Франции. Возбудителем эпизоотии оказался гриб-вселенец *Ostracoblabe implexa* Vornet et Flahault, 1891 [13]. Гриб развивается в наростах на створках устриц, но в мягкие ткани моллюска не проникает; болезнь протекает в хронической форме. Смертность устриц, особенно молодежи, значительно возрастает при понижении концентрации растворённого в воде кислорода и солёности, а также при увеличении температуры воды до значений выше +22 °С. Заболеванию подвержены устрицы всех возрастов [13]. В начале 2000-х гг. также регистрировали случаи заболевания устриц в оз. Донузлав и бухтах г. Севастополя [39, 47, 48].

Акклиматизация гигантской (тихоокеанской, японской) устрицы *Crassostrea gigas* Thunberg, 1793 началась в 1980-е гг. В Чёрном море выявлены единичные случаи раковинной болезни у *C. gigas*. Известно, что гриб *O. implexa* поражает все виды устриц. Помимо моллюсков, гриб живёт в кораллах и в скалах и имеет широкий ареал [47].

В бухте Казачья (г. Севастополь) из внутренних органов моллюсков *C. gigas*, раковины которых были повреждены сверлящей губкой *Pione vastifica* Hapsock, 1849, высевались только дрожжевые (76 %) и мицелиальные (24 %) грибы; масса тела больных устриц значительно снижалась [38]. На раковинах здоровых устриц выделено 3 вида грибов: *Pseudallescheria boydii* (Shear) McGinnis, A. A. Padhye et Ajello, 1982; *Cirrenalia macrocephala* (Kohlm) Meyers, R. T. Moore, 1960; *Rhizopus arrhizus* A. Fisch., 1892. На устрицах, поражённых губкой, число видов грибов было больше в 3 раза: *Chaetomium globosum* Kunze, 1817; *C. cochliodes* Palliser, 1910; *Pseudallescheria boydii*; *Remispora quadriremis* (Hohnk) Kohlm., 1960; *Alternaria alternata* (Fr.) Keissl., 1912; *Piricauda pelagica* T. Johnson, 1958; *C. macrocephala*; *Cunninghamella elegans* Lendn., 1907; *Mortierella* sp. [32].

В конце 1980-х гг. обнаружено грибковое поражение раковин черноморской мидии *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819, возбудитель которого не был идентифицирован [по: 12].

В 2000-е гг. в акватории Одесского морского торгового порта на створках мидий идентифицировано 22 вида грибов [8].

В 1980-е гг. в зрелых ооцитах *M. galloprovincialis* выявили микроспоридию *Steinhausia mytilovum* (I. A. Field) R. Sprague, Ormières et Manier, 1972 [12, 56]. Паразита впервые обнаруживают у мидий, достигших половой зрелости. Экстенсивность инвазии максимальна у особей длиной 60–70 мм. Массовое созревание спор *S. mytilovum* начинается после прогрева воды выше +14 °С. Вдоль побережья от Одессы до Карадага паразит был выявлен у 0,8–13,1 % мидий; в некоторых районах экстенсивность инвазии достигала 76 % [12, 56].

Эпизодические исследования грибов на створках двустворчатых моллюсков *M. galloprovincialis*, *C. gigas* и *O. edulis* позволили обнаружить 49 видов грибов из отделов Ascomycota (45 видов), Zygomycota (2), Oomycota (1), Microsporidia (1) [8, 12, 13, 32, 47, 55].

Рыбы. В 1982 г. в дельте р. Дунай и оз. Сасык при исследовании микобиоты воды, кожи, жабр и пищевода леща *Abramis brama* Linnaeus, 1758; карася *Cyprinus carassius* Linnaeus, 1758 и судака *Sander lucioperca* Linnaeus, 1758 на коже и внутренних органах рыб выделено 60 видов микромицетов. Установлено, что видовой состав грибов на коже рыб зависит от состава микобиоты воды, а различия в качественном составе и степени обсеменённости грибами кожи и внутренних органов рыб между отдельными видами не существенны [11].

В дельтах рек северо-западной части моря и в прибрежных водах полуострова Крым изучена заражённость микроспоридиями бычков: чёрного *Gobius niger* Linnaeus, 1758; кнута *Mesogobius batrachocephalus* Pallas, 1814; каспийского *Neogobius caspius* Eichwald, 1831; рыжика *Ponticola eurycephalus* Kessler, 1874; песочника *N. fluviatilis* Pallas, 1814; кругляка *N. melanostomus* Pallas, 1814; кругляка каспийского *N. melanostomus affinis* Since, 1990; головача *N. kessleri* Günther, 1861; губана *N. platyrostris* Pallas, 1814; ратана *N. ratan* Nordmann, 1840; мраморного *Pomatoschistus marmoratus* Risso, 1810; травяника *Zosterisessor ophiocephalus* Pallas, 1814; а также атерины *Atherina boyeri* Risso, 1810; глазчатого губана *Symphodus ocellatus* Linnaeus, 1758; барабули *Mullus barbatus ponticus* Essipov, 1927. В рыбах обнаружены микроспоридии *Glugea anomala* (Moniez) Gurley, 1893; *G. destruens* Thélohan, 1891; *G. gigantea* Thélohan, 1895; *G. melanostomi* Ovcharenko, 1985; *G. shulmani* Gasimagomedov et I. V. Issi, 1970; *Glugea* spp.; *Loma acerinae* (Jírovec) Lom et Pekkar, 1999; *Loma* sp.; *Pleistophora tuberifera* Gasimagomedov et I. V. Issi, 1970 [43, 57, 69]. Интенсивность заражения микроспоридиями у рыб возрастает с увеличением длины тела и достигает максимума в экземплярах старших возрастных групп и у нерестующих самцов (бычки). Инвазированные взрослые рыбы характеризуются меньшим соотношением длины тела и массы. Очевидно, наличие паразитов обуславливает хронический характер заболевания, не приводящий к гибели половозрелых рыб [43].

На/в рыбах бассейна Чёрного моря выделено 69 видов грибов.

Дельфины и места их обитания. Развитие сети дельфинариев, востребованность дельфинотерапии и рост популярности услуги «плавание с дельфинами» определили необходимость ветеринарного контроля животных и мест их обитания. В океанариуме, расположенном в бух. Казачья, в воде вольеров с дельфинами выделено 17 видов грибов, в донных отложениях — 21, на деревянных частях вольеров — 5 [54, 55]. На коже черноморских афалин *Tursiops truncatus ponticus* Barabash, 1940 обнаружены 18 видов грибов: *Candida dubliniensis* D. J. Sullivan, Western., K. A. Haynes, Dés. E. Benn. et D. C. Coleman, 1995; *Diutina rugosa* (H. W. Anderson) Khunnamw., Jindam., Limtong et Lachance, 2015; *Torula herbarum* (Pers.) Link, 1809; *Aspergillus carneus* Blochwitz, 1933; *A. clavatonanicus* Bat., H. Maia et Alecrim, 1955; *A. flavus* Link, 1809; *Cladosporium cladosporioides* (Fresen.) G. A. de Vries, 1952; *C. herbarum* (Pers.) Link, 1816; *Neurospora sitophila* Shear et B. O. Dodge, 1927; *Cirrenalia macrocephala* (Kohlm.) Meyers et R. T. Moore, 1960; *Drechslera andersenii* A. Lam, 1986; *Emericellopsis kiliense* (Grütz) Summerbell, 2011; *Moheitospora* sp.; *Penicillium aurantiogriseum* Dierckx, 1901;

Phialemonium atrogriseum (Panas.) Dania García, Perdomo, Gené, Cano et Guarro, 2013; *P. expansum* Link, 1809; *Pichia fermentans* Lodder, 1932; *Talaromyces duclauxii* (Delacr.) Samson, N. Yilmaz, Frisvad et Seifert, 2011 [55].

В 2012–2013 гг. в бух. Казачья изучены микроскопические водоросли и грибы в сообществах обрастания стеклянных пластин [1]. В сообществах перифитона идентифицировано 46 родов микроводорослей (16 родов — из отдела Cyanobacteria, 17 — Bacillariophyta, 5 — Dinophyta, 8 родов — из других отделов) и 23 вида грибов (20 видов — из отдела Ascomycota, 1 вид — Blastocladiomycota, 2 вида — Zygomycota). В вольерах с дельфинами обнаружено 40 родов водорослей и 18 видов микромицетов, а на открытом участке бухты — 36 родов водорослей и 17 видов грибов. В вольерах количество видов грибов по сезонам изменялось от 5 до 13, в открытой части бухты — от 3 до 9. Наиболее часто встречались конидии грибов *Alternaria alternata*, *Stachybotrys chartarum* (Ehrenb.) S. Hughes, 1958, *Absidia* sp. (по 35,2 %), *Fungi* sp. [1].

Микобиота отдельных районов Чёрного моря.

Открытая часть моря. В 1946–1955 гг. проведены первые исследования бактерий и дрожжевых грибов в пелагиали прибрежных и открытых районов Чёрного моря, в том числе в сероводородной зоне, на глубинах более 2000 м [35, 36].

Методом посева дрожжи обнаружены в кислородной (0–2081 КОЕ·л⁻¹) и сероводородной (0–2000 КОЕ·л⁻¹) зонах. Выделены дрожжевые грибы из родов *Candida*, *Cystofilobasidium*, *Debaryomyces*, *Torulopsis*, *Cryptococcus*, *Rhodotorula*, *Sporobolomyces* [35, 36]. Методом прямой микроскопии выявлено, что в горизонтах воды, содержащих кислород, численность грибов изменялась от 0 до 2150 кл.·л⁻¹, а в сероводородной зоне — от 0 до 550 кл.·л⁻¹. Методом счёта выросших на средах колоний дрожжи обнаружены в 40 % проб, а методом прямой микроскопии — в 56 % [35].

Авторы установили следующее:

- дрожжевые грибы распространены в прибрежных и открытых районах моря во всей толще воды, но преобладают в прибрежной зоне;
- солёность морской воды не лимитирует развитие дрожжей;
- дрожжи не обладают сульфатвосстанавливающей способностью;
- дрожжевые организмы являются обитателями морских водоёмов;
- дрожжи участвуют в пищевых цепях гидробионтов.

Также доказана денитрифицирующая способность дрожжей (восстановление нитратов до нитритов) и высказано предположение, что распределение дрожжей в море связано с концентрацией легко усвояемого органического вещества [35, 36].

Летом 1965 г., в научной экспедиции на судне Pillsbury, для микологических исследований взяты 174 пробы воды с 21 станции от поверхности до 2000 м [68]. Каждую пробу воды объёмом 250–500 мл процеживали через целлюлозные фильтры, которые затем помещали на среду с агаром для проращивания. Выделили грибы из родов *Debaryomyces*, *Hansenula*, *Rhodotorula*, *Candida*, *Cryptococcus*, *Torulopsis*, *Sporobolomyces*, *Taphrina*, *Alternaria*, *Aspergillus*, *Aureobasidium*, *Cephalosporium*, *Cladosporium*, *Fusarium*, *Nigrospora*, *Penicillium*, *Stemphylium*, *Trichoderma*, *Phoma*, *Bipolaris*, *Epicocclm*, *Hyalodendron*, *Geotrichum*, *Syncephalastrum* и *Circinella*. В кислородной зоне моря обнаружено 45 видов грибов. Доминировали дрожжи *Debaryomyces hansenii* (Zopf) Lodder et Kreger-van Rij, 1984; *Candida diddensiae* (Phaff, Mrak & O. B. Williams) Fell et S. A. Mey, 1967; *Rhodotorula rubra* (Schimon) F. C. Harrison 1928; *Rhodotorula glutinis* (Fresen.) F. C. Harrison, 1928; а также аскомицеты *Cladosporium* spp. и *Aureobasidium pullulans* (de Bary & Löwenthal) G. Arnaud, 1918. Часто встречались *Alternaria tenuissima* (Kunze) Wiltshire, 1933 и *A. alternata*. Встречаемость, количество видов и численность грибов заметно сокращались с увеличением глубины. До глубины 100 м примерно 60 % проб содержали грибы; ниже встречаемость уменьшалась до 25 %. Средняя численность грибов составляла 5–10 КОЕ·л⁻¹, максимальная — 150.

Пробы с численностью более 20 КОЕ·л⁻¹ выделяли на глубине до 100 м. В среднем в образце воды было 1–2 вида грибов [68].

В 1940–1960-е гг. из воды сероводородной зоны Чёрного моря выделен 21 вид грибов. Сделано заключение о сравнительно низкой численности грибов в морских водах, а также об уменьшении видового разнообразия и численности микромицетов с увеличением глубины и удалённости от берега [36, 68].

Данные, которые характеризуют закономерности количественного распределения микробных форм в морской воде, полученные методом счёта колоний на сложных органических средах, выражают в какой-то мере число клеток тех гетеротрофных организмов, которые способны развиваться на искусственных субстратах в лабораторной обстановке [36]. Метод прямого микроскопирования в исследовании грибов также имеет недостатки: можно идентифицировать ряд видов грибов, споры которых характеризуются выраженными морфологическими особенностями, однако при этом не будут учтены виды из родов *Aspergillus*, *Penicillium* и некоторых других, имеющие мелкие споры в форме прозрачных шариков (а по клеткам мицелия морфологическую идентификацию микромицетов не проводят). Именно поэтому учитывают только часть видов и клетки мицелия. На основе этих данных можно рассчитать численность и биомассу пропагул (общее название спор и вегетативных клеток мицелия) грибов.

В рейсе № 89 НИС «Профессор Водяницкий» (октябрь 2016 г.) исследована 81 проба нативной воды на 32 станциях, расположенных на границе шельфа и материкового склона черноморского сектора полуострова Крым [25]. Пробы взяты в слоях воды, соответствующих термоклину (глубина 12–25 м) и началу сероводородной зоны (105–166 м), а также в сероводородной зоне (339–1000 м). Объём воды 1,5–2,0 л сгущали в воронке обратной фильтрации, используя нуклеопоровые фильтры с диаметром пор 1 мкм. Фильтрат фиксировали раствором Люголя, затем просматривали в камере Нажотта. Грибы обнаружены в 80 % проб. Выявлены споры представителей родов *Alternaria*, *Cladosporium*, *Drechslera*, *Epicoccum*, *Leptosphaeria*, *Pleospora*, *Stemphylium*; споры Fungi sp.; клетки мицелия; хламидоспоры. По частоте встречаемости доминировали хламидоспоры (49,0 %), клетки мицелия (36,5 %) и споры грибов рода *Alternaria* (31,3 %). Численность пропагул грибов во всех слоях воды изменялась от нуля до нескольких тысяч в литре. С увеличением глубины средняя численность возрастала в 1,6–1,9 раза. Так, в слое термоклина она составила (567 ± 175) (0–2555) пропагул·л⁻¹, а в сероводородной зоне — (1064 ± 337) (0–7333) пропагул·л⁻¹. В исследуемых слоях воды доля биомассы мицелия колебалась от 0 до 100 %. Максимальное среднее значение выявлено для сероводородной зоны [(33,9 ± 5,7) %], поэтому можно предположить, что часть мицелия находилась в активном состоянии. Исследование микобиоты было проведено разными авторами и методами с разницей в 52 года, однако результаты подтверждают, что грибы присутствуют во всех горизонтах воды [25].

В 1999–2000 гг. в черноморских сероводородных илах с глубин 1800 и 2250 м обнаружены две формы грибов из класса Krassilnikoviae Kriss et Mitz. [53]. Позднее по постоянным препаратам их идентифицировали как *Aspergillus* spp. [18].

В июле 2005 г. с борта НИС «Профессор Водяницкий» с помощью геологической трубки взяты образцы грунта на восьми станциях (глубины 809–2104 м). В слое ила 0–5 см методом прямого микроскопирования обнаружено 15 видов грибов; методом посева выделены 13 видов (2 вида не идентифицировали) и стерильный мицелий [16].

В феврале 2007 г. в районе палеодельты р. Днепр с борта НИС Meteor отобраны пробы донных отложений на глубине 730 м с помощью подводного телеработа QUEST-4000. В слое грунта 0–1,5 см выделены 7 видов грибов, а в слое 1,5–5,0 см — 4. Согласно радиоизотопной датировке донных отложений этого района, скорость осадконакопления составляет 1–2 мм·год⁻¹ [65], а значит, возраст верхнего 1,5-сантиметрового слоя донных отложений соответствует 7,5–15 годам, а 5-сантиметрового слоя — 25–50 годам [74].

Исследования донных отложений сероводородной батиали в 2005 и 2007 гг. выявили 31 вид грибов (22 выделены в лабораторных условиях, остальные обнаружены в виде спор методом прямого просмотра под микроскопом). Грибы выращивали в аэробных условиях, поэтому можно только констатировать, что микромицеты сохраняют жизнеспособность при длительном пребывании в илах сероводородной зоны Чёрного моря и прорастают, попадая в кислородные условия. Микроскопирование нативных проб выявило колебание численности пропагул в донных отложениях от 0 (глубина 2090 м) до 3755 (глубина 1875 м) пропагул · г⁻¹ сух. грунта [16, 17, 31, 74].

В 2010 г. в образцах грунта, полученных во время рейса судна *Maria S. Merian* (Германия), в районе пролива Босфор был найден септированный мицелий грибов в зоне перехода от кислородных к бескислородным условиям (глубины 117, 150, 252, 263 м) и в сероводородной зоне (2250 м). На всех станциях мицелий формировал плотные скопления (агрегации) округлой формы. В некоторых агрегациях обнаружены фрагменты бентосной фауны и флоры [сильно трансформированные раковины двустворчатых моллюсков и пустые створки диатомовых водорослей (*Coscinodiscus*)]. Различия в морфологии гиф свидетельствуют о видовом разнообразии грибов в экстремальных условиях бентали [71].

Черноморский сектор шельфа полуострова Крым. В 1960-е гг. впервые исследована микробиота бухт Казачья и Камышовая и мыса Фиолент (г. Севастополь). Выделено 119 видов грибов из отделов Oomycota, Chytridiomycota, Zygomycota, Ascomycota: в донных отложениях — 89 видов микромицетов, в воде — 64, на макроводорослях — 67, на морских травах (*Z. marina* L., *Z. noltii* Hornemann, *Ruppia* sp.) — 21. Во всех биотопах отмечено преобладание эвритопных факультативно водных грибов из родов *Penicillium*, *Aspergillus*, *Alternaria*, *Cladosporium*, *Dendryphiella*, *Stemphylium*, *Fusarium*. Впервые в Чёрном море найдено 5 видов облигатно морских грибов. Описаны новые для науки виды: *Leptolegnia pontica* N. J. Artemczuk, 1968; *Hyphochytrium peniliae* N. J. Artemczuk et Zelez., 1969; *Chaetomium heteropilum* N. J. Artemczuk, 1980; *Papularia algicola* N. J. Artemczuk, 1980 (= *Arthrimum algicola* (N. J. Artemczuk) E. B. G. Jones, Sakay., Suetrong, Somrith. & K. L. Pang, 2010); *Diplodia thalassia* N. J. Artemczuk, 1980. Дополнен диагноз вида *Emericellopsis maritima* Beliakova, 1970 [40].

В дальнейшем в бух. Казачья грибы выделяли из разных экотопов: морской пены, воды, донных отложений, перифитона стёкол обрастания, эпифитона талломов водорослей-макрофитов и морских трав, эпизоона кожных покровов дельфинов *T. truncatus* и створок устриц *C. gigas*, *O. edulis* и *O. lamellosa* Brocchi, 1814 [1, 32, 38, 48, 54, 55].

В 2018 г. выполнена инвентаризация видового состава микроскопических грибов с учётом последних номенклатурных изменений в прибрежной зоне заказника «Бухта Казачья» (г. Севастополь) [28]. Отмечено 138 видов микромицетов, в том числе Fungi — 135 таксонов, Chromista — 3. Грибы обнаружены в воде (36 видов), морской пене (33), донных отложениях (73), обрастаниях на стёклах (13), на водорослях (20), морских травах (21), коже бутылконосых дельфинов (18), створках устриц (12), древесине (29). Выявлено 107 эвритопных видов и 31 облигатно морской. Определены виды грибов, имеющие наибольшую функциональную значимость в экосистемах: оппортунистические, фито- и зоопатогенные, толерантные к нескольким видам загрязнений (биодеструкторы). По биогеографическому распространению в водах бухты преобладают бореально-тропические (42,7 %) и космополитные (37,7 %) виды грибов.

В акватории нефтегавани (г. Севастополь) из сообществ перифитона и воды выделено 10 видов дрожжей; 8 из них указаны для Чёрного моря впервые [14].

На фрагментах древесины с побережья г. Севастополя отмечено 44 вида грибов. Облигатно морские микромицеты *Corollospora intermedia* E. B. G. Jones, 1970; *Juncigena adarca* Kohlm., Volk.-Kohlm. et O. E. Erikss., 1997 (= *Cirrenalia adarca* Kohlm., Volk.-Kohlm. et O. E. Erikss., 1997); *Torpedospora radiata* Meyers, 1957; *Nia globospora* [as '*Nia globispora*'] Basilio et Baptista-Ferreira, 1997 указаны впервые для Чёрного моря [23, 26].

Список видов микроскопических грибов прибрежных и открытых районов моря в секторе полуострова включает 276 видов. Минимальное число таксонов [18 (6,5 %)] выявлено на коже дельфинов, максимальное [157 (57,1 %)] — в донных отложениях [30].

В водоёмах и водотоках поlynной степи, крымской степи, Горного и Южного Крыма в пробах воды, донных отложений, листового опада, отпада древесных растений и плодов, погружённых в воду, выявлено 42 вида грибов из отдела Oomycota. В искусственных водоёмах Никитского ботанического сада зарегистрировано 15 видов [58].

Северо-западная часть Чёрного моря — обширный сравнительно мелководный район, который находится к западу от линии, соединяющей мыс Тарханкут (полуостров Крым) с мысом Калиакра (Болгария). Общая площадь акватории — 63 900 км², средняя глубина — 30 м.

В 1970-е гг. исследование грибов в пене, воде, донных отложениях и на целлюлозосодержащих субстратах в Одесском заливе и лиманах СЗЧМ [6, 7] выявило 41 вид облигатно морских грибов, из них 17 новых для Чёрного моря, а 14 — для морей бывшего СССР. Кроме того, были опубликованы работы, посвящённые методам исследований в морской микологии, а также систематике, морфологии и экологии морских грибов [5, 6].

В 1995–2018 гг. с древесных субстратов выделено 17 облигатно морских видов грибов, новых для Чёрного моря, которые, возможно, являются видами-вселенцами [3, 10, 15, 21, 23, 26, 29].

В 2012 г. получены данные о микробиоте пелагиали одесского морского региона, расположенного между устьями Сухого и Малого Аджалыкского лиманов. Станции отбора проб находились на расстоянии 0,3–15,0 км от берега, глубина составляла от 10 до 24 м. Идентифицирован 51 вид микромицетов. По числу видов в роде, частоте встречаемости и численности доминировали представители родов *Aspergillus*, *Penicillium*, *Alternaria*, *Cladosporium*. Установлено, что число видов грибов постепенно уменьшалось (с 32 до 15) по мере удаления от берега. В поверхностном слое воды наибольшая средняя численность грибов выявлена на станциях, расположенных на расстоянии 6–8,5 км от берега (46 750 КОЕ·л⁻¹); в придонном горизонте — на станциях, расположенных ближе к берегу (33 600 КОЕ·л⁻¹) [52].

В 2007–2008 гг. на пляжах г. Одессы в районе заплеска и супралиторали (до 16,3 м от уровня воды) исследовали микобиоту песка, морской и поровой воды. Идентифицировали 25 видов микромицетов: в воде — 22 (в морской — 15, в поровой — 15, общих — 10), в песке — 20 (у кромки моря — 7, в шурфах (ямах) — 14, общих — 6). Общими для воды и песка были 16 видов. В видовом составе преобладали представители родов *Alternaria* (3), *Aspergillus* (3) и *Penicillium* (3) [34].

В Одесском заливе исследовали искусственную каменистую супралитораль (гидротехнические сооружения — причалы, траверсы, волноломы порта и городских пляжей). В соскобах с бетонных плит и с фрагментов деревянных проставок, между плитами, обнаружено 27 видов микромицетов. Методом культивирования на бетоне выделено 12 видов, на древесине — 18. На древесине преобладали облигатно морские виды микромицетов (10 из 18). Видовая структура микобиоты в образцах бетона и древесины значительно отличалась, в то время как плотность пропагул на обоих субстратах была одинаковой [72].

Исследования морской пены, выполненные на побережье г. Одессы и лиманов СЗЧМ, выявили 30 видов грибов. Обнаружены споры облигатно морских видов из родов *Ceriosporopsis*, *Corollospora*, *Halosphaeria*, *Halosphaeriopsis*, *Leptosphaeria* и наземных видов, преимущественно из рода *Alternaria* [6, 51].

Лиманы СЗЧМ расположены в южной и средней полосе Причерноморской низменности, между реками Дунай и Днепр. В 2001–2005 гг. микобиоту исследовали в открытых лиманах — Григорьевском (Малом Аджалыкском) и Сухом; в закрытых — Хаджибейском и Куяльницком; в лиманах с регулируемой связью с морем — Тилигульском и Дофиновском (Большом Аджалыкском). Наибольшее число видов выявлено в крупных глубоководных (5–12 м) лиманах: в Григорьевском — 56, Тилигульском — 45, Хаджибейском — 45, Сухом — 39 видов [20, 21, 51].

В СЗЧМ (побережье Одесского залива, лиманы) обнаружено 177 видов грибов: в водной толще — 73, в донных отложениях — 60, на целлюлозосодержащих субстратах (древесине) — 65, в обрастаниях «чёрный пояс» — 27, в пене — 30 видов.

Солёные лиманы. Большое бальнеологическое значение имеют рапа и пелоиды (лечебные грязи) гиперсолёных водоёмов. В бассейне Чёрного моря такие озёра есть на полуострове Крым (Сасык-Сиваш, Айгульское, Акташское, Красное и др.). В СЗЧМ это Куяльницкий лиман, в Болгарии — Поморийское озеро, в Румынии — лиман Текиргела. Их солёность изменяется от 77,8 до 340 ‰. Эпизодические исследования микобиоты проведены в трёх водоёмах в разное время. В Куяльницком лимане обнаружено 44 вида грибов (в воде — 5, в пелоидах — 42, на древесине — 14) [21, 24, 51]. В донных отложениях Поморийского озера выделено 36 видов [73]. Общими для двух водоёмов были 5 видов. В пелоидах лимана Текиргела обнаружены виды из семейств Traustochytriaceae и Chytridiactae [по: 4].

В воде различных районов **реки Днепр** и её притоков (Киевском водохранилище, водозаборе Днепровской водопроводной станции, г. Вышгород, пос. Бортнички) доминировали виды из родов *Aspergillus*, *Penicillium*, *Cladosporium*, *Alternaria*, *Candida* (число видов в работе не указано). Численность дрожжеподобных грибов изменялась от единиц до сотен тысяч в литре воды, мицелиальных грибов — до 10 000 КОЕ·л⁻¹. Около пос. Бортнички, в районе сброса сточных вод, грибов зафиксировано больше, чем в районе г. Вышгорода и водозабора Днепровской водопроводной станции [70].

Река Дунай, украинское побережье. Микобиота воды основного русла р. Дунай (у городов Рени, Измаила и Вилкова), её рукавов и каналов насчитывает 79 видов, 42 из которых представлены наземными формами. Наибольшее видовое разнообразие грибов обнаружено в каналах и около населённых пунктов, что свидетельствует о загрязнении воды в этих районах [40]. В дельте р. Дунай (г. Вилково) из проб воды и грунта выделено 80 видов зооспоровых грибов: сапролегнид — 44, хитридиевых — 28, гиофохитрид и плазмодиофорид — по 4 вида [37]. На рыбах обнаружено 60 видов микромицетов [11]. В воде авандельты р. Дунай идентифицировано 46 видов грибов [33], в донных отложениях придунайского района — 32 вида [21]. Общее число видов грибов в р. Дунай на территории Украины оставляет 238.

Остров Змеиный. В акватории о-ва Змеиный известно 30 видов грибов: в воде — 6, донных отложениях — 7, целлюлозосодержащих субстратах — 28, обрастаниях прибрежных скал — 5 видов [22].

На румынском побережье [по: 4] в районе г. Констанцы в донных отложениях обнаружены грибы из родов *Fusarium*, *Helicoma*, *Oospora*, *Humicola*, *Alternaria*, *Helminthosporium*, *Phoma*, семейств Traustochytriaceae, Chytridiactae, Oomycetes. В дельте **р. Дунай** и на морском побережье Румынии в 1970–1990-е гг. в водной толще, в донных отложениях и на целлюлозосодержащих субстратах обнаружено 112 видов грибов [60, 61, 62].

На Кавказском побережье в **бух. Голубая** (г. Геленджик) исследована микобиота морской воды, донных отложений и талломов водорослей *Cystoseira barbata* (Stackhouse) C. Agardh, 1820 и *Bangia* sp. Выделено 74 вида из 37 родов, в том числе новых для моря — 26 факультативно морских видов грибов и облигатно морской вид *Varicosporina ramulosa* Meyers et Kohlm., 1965 (= телеоморфа *Corollospora angusta* Nakagiri et Tokura, 1988) [10].

В определителе морских грибов, опубликованном в США в 1969 г., для прибрежных вод Чёрного моря указаны 17 видов грибов: в СССР — 6, Болгарии — 5, без уточнения района — 6 [66].

По результатам инвентаризации и ревизии видового списка микроскопических грибов, которые указаны в работах, посвящённых изучению микобиоты Понто-Каспийского бассейна, можно заключить: в Чёрном море отмечено 435 видов из 212 родов, 84 семейств, 50 порядков, 19 классов, 3 царств (микроскопические грибы, не идентифицированные до вида, не вошли в чек-лист). В морской среде обнаружено 372 вида, в пресной — 196, в гиперсолёных водоёмах — 31 [27]. В пелагиали выявлено 230 видов (из них в сероводородной зоне — 21);

в донных отложениях — 202 (в сероводородной зоне — 31); на древесине — 70; в перифитоне — 30; в морской пене — 46; на/в моллюсках — 50; на коже дельфинов — 18; на макроводорослях — 116; на микроводорослях — 2; на морских травах — 38; на/в рыбах — 69; на/в ракообразных — 14. По районам исследования результаты следующие: прибрежные воды Грузии — 8 видов; г. Геленджика — 56; Крыма — 276; СЗЧМ — 177; Румынии — 112; Болгарии — 44; Турции — 9; р. Дунай — 238; о-ва Змеиный — 30 [6, 7, 10, 11, 22, 30, 37, 40, 60, 61, 62, 73, 75].

На самом деле видов грибов, обнаруженных в море, намного больше. Так, не во всех работах приведён список видов, выявленных во время исследований. Велико число таксонов, указанных как стерильный мицелий или группа видов *Fungi* spp. Возможно, часть работ не учтена автором.

Оценена **антимикробная активность** [4] 76 культур факультативно морских грибов, относящихся к 19 родам: *Penicillium* (16 видов, 28 штаммов), *Aspergillus* (11 видов, 21 штамм), *Fusarium*, *Verticillium*, *Spicaria*, *Trichoderma*, *Alternaria* (каждый — по 2 вида, по 2 штамма), *Cephalosporium* (3 вида по 1 штамму), *Papularia* и *Cladosporium* (по 1 виду и по 2 штамма), *Gliocladium*, *Trichosporium*, *Mycor*, *Rhizopys*, *Helminthosporium*, *Dendryphiella*, *Aureobasidium*, *Stachybotrys* и *Phoma* (каждый — по 1 виду и по 1 штамму). В качестве тест-культур были использованы штаммы бактерий: золотистый стафилококк (*Staphylococcus aureus* 209-P), сенная палочка (*Bacillus mycoides*), *Mycobacterium* В-5, кишечная палочка (*Escherichia coli*) — и дрожжевой гриб *Candida albicans* (С. Р. Robin) Berkhout, 1923. Антимикробные свойства выявили у 23,7 % изученных культур. По отношению к грибу *C. albicans* были активны 12 % культур; к грамположительной бактерии *S. aureus* — 9,2 %; к грамотрицательным бактериям — 7,9 %; рост бактерии *Mycobacterium* В-5 подавляли 5,2 %. Не обнаружено чёткой приуроченности отдельных видов грибов к определённым тест-культурам. Виды *Penicillium canescens* Sopp, 1912, *P. cyclopium* Westling, 1911, *P. dierckxii* Biourge, 1923 и *P. aurantiogriseum* Dierckx, 1901 характеризовались более широким спектром антимикробного действия, подавляя рост двух или трёх тест-организмов, чем *Aspergillus versicolor* (Vuill.) Tirab., 1908, *As. fumigatus* Fresen., 1863, *Trichothecium roseum* (Pers.) Link 1809 и *Trichoderma koningii* Oudem., 1902, подавлявшие рост только одной тест-культуры [4].

В 2010–2013 гг. исследована антибактериальная активность наиболее распространённых в Чёрном море видов облигатно морских грибов: *Corollospora maritima* Werderm., 1922; *C. trifurcata* (Höhnk) Kohlm., 1962; *Ceriosporopsis halima* Linder, 1944; *Halosphaeriopsis mediosetigera* (Cribb et J. W. Cribb) T. W. Johnson, 1958; *Nia vibrissa* R. T. Moore & Meyers, 1959. В качестве тест-культур в опытах использованы штаммы микроорганизмов, перечисленных выше. Выявлено, что антимикробная активность грибов начинает проявляться на 15-е сутки, а после 20 суток существенной разницы в силе антибактериального воздействия не наблюдается. Установлено, что виды *C. halima*, *C. maritima*, *C. trifurcata* подавляют рост грамположительных микроорганизмов (*S. aureus*, *B. mycoides*), а *H. mediosetigera* и *N. vibrissa* — грамположительных и грамотрицательных. Ни один из видов почти не влияет на дрожжевой гриб *C. albicans* [19].

Деградация целлюлозы. Исследована способность к разложению целлюлозы у представителей массовых видов терригенных грибов, выделенных из морской среды. Испытано 116 культур грибов, относящихся к 28 родам: *Penicillium* (16 видов, 26 штаммов); *Aspergillus* (12 видов, 23 штамма); *Fusarium* (4 вида, 1 разновидность, 6 штаммов); *Verticillium* (3 вида, 5 штаммов); *Spicaria* (2 вида, 2 штамма); *Trichoderma* (2 вида, 2 штамма); *Alternaria* (3 вида, 6 штаммов); *Cephalosporium* (3 вида, 3 штамма); *Papularia* (2 вида, 5 штаммов); *Cladosporium* (1 вид, 2 штамма); *Gliocladium* (2 вида, 3 штамма); *Trichosporium* (1 вид, 1 штамм); *Mycor* (2 вида, 3 штамма); *Helminthosporium* (1 вид, 3 штамма); *Stachybotrys* (1 вид, 6 штаммов); *Phoma* (2 вида, 5 штаммов); *Chaetomium* (3 вида, 3 штамма); *Sepedonium* (1 штамм); *Botrytis*, *Trichothecium*, *Fusidium*, *Absidia*, *Aureobasidium*, *Syncephalastrum*, *Rhizopys*, *Dendryphiella*, *Diplodia*, *Tritirachium* (каждый — по 1 виду и 1 штамму).

На бумаге, используемой в качестве единственного источника углерода, активно росла 51 культура (44 %). Не росли или росли плохо меланинсодержащие грибы *Aureobasidium pullulans* (de Bary et Löwenthal) G. Arnaud, 1918 и 2 штамма *Helminthosporium* [4].

Целлюлозолитическую активность облигатно морских грибов, которые в основном приурочены к дрейфующей или погружённой в воду древесине, в Чёрном море не исследовали, однако субстратная специфичность предполагает, что эти виды являются активными деструкторами целлюлозы и играют важную роль в разрушении растительных остатков в морской среде.

Разложение нефти и нефтепродуктов. На способность разлагать сырую нефть и нефтепродукты проверено 20 штаммов микромицетов из родов *Penicillium*, *Aspergillus*, *Alternaria*, *Cladosporium*, *Fusarium*, *Helminthosporium*, *Mycor*, *Stachybotrys*, *Trichoderma*, *Verticillium*. Испытуемые грибы выращивали на жидкой среде Чапека, в которой источником углерода служили флотский мазут, соляровое масло и 5 видов нефти: анастасьевская, арчадинская, малгобекская, ромашковская, Уруса. Все испытанные нефти и нефтепродукты оказались приемлемыми источниками углерода для различных видов грибов. На углеводородах нефти росли 90 % культур. Виды родов *Cladosporium*, *Penicillium*, *Trichoderma*, *Verticillium* росли на всех испытанных нефтях и нефтепродуктах. Представители родов *Aspergillus* и *Mycor* не росли на анастасьевской нефти. Грибы рода *Stachybotrys* не росли на нефти и нефтепродуктах [4].

В 2005–2006 гг. в акватории нефтегавани (г. Севастополь) из воды, соскобов и смывов с друзмидий определено 10 видов дрожжей; 8 их таксонов были обнаружены в море впервые. На твёрдых субстратах получено 90 % культур дрожжей. Максимальная встречаемость отмечена для представителей рода *Candida* — 81 %. Выделенные грибы активно росли на пептоне (100 %), крахмале и жире (97 %). На сырой нефтиросло 99 % культур грибов, на флотском мазуте — 97 %, на дизельном топливе и феноле — 95 %. Участие дрожжей в процессах самоочищения морской среды даёт основание рекомендовать вести учёт дрожжей при проведении экологического мониторинга [14].

Биотрансформация фенола и серы. Изучена способность массового вида облигатно морского гриба *Corollospora maritima* разлагать фенол и серу [2]. Определено, что максимальной концентрацией фенола в культуральной среде, при которой идёт его деградация в присутствии 0,5%-ной лактозы (косубстрат), является 0,1%-ный раствор. В отсутствие косубстрата мицелий не развивался. При исходных концентрациях фенола 0,1; 0,05; 0,04; 0,03; 0,02; 0,01 % через 3 дня культивирования трансформируется 3–11 % этого соединения. Интенсивную трансформацию 0,1%-ного фенола наблюдали на 6-е сутки — 34 %; значение достигло 55 % на 21-е сутки. При концентрации фенола 0,01 % степень его превращения через 21 сутки составляла 30 и 43 % при наличии косубстрата и без него соответственно. В среде с концентрацией фенола 0,1 % вегетативный мицелий формировал «дрожжеподобные» клетки. На древесине эти клетки развивались в нормальный вегетативный мицелий, генерирующий аскоспоры *C. maritima*. Также *C. maritima* в культуральной среде с концентрацией серы 1 % окислял серу до сульфатов: на 7, 14 и 21-е сутки отмечен 23%-ный, 32%-ный и 70%-ный прирост сульфатов соответственно. В среде с концентрацией 0,03–0,3%-ной серы прирост сульфатов в течение 7 дней составил 2 %, а через 21 день — 30 %.

Коррозия металла. Исследованы двухлетние плёнки обрастаний на поверхности 26 металлических рам (медь и различные типы стали), сформировавшиеся на глубине 7,5–80 м. Выделено 120 колоний из 21 рода. Не установлена корреляция видового состава с глубиной погружения и типом металла, из которого сделаны рамы. На конструкциях по частоте встречаемости доминировали представители родов *Aspergillus*, *Trichoderma*, *Penicillium* — 60,9–84,6 % от общего числа проб [4].

Люминесценция. Впервые исследованы характеристики свечения чистых культур и комплексов потенциально патогенных (оппортунистических) и сапротрофных грибов [67]. Выявлено свечение культуральной жидкости комплекса облигатно морских грибов в составе *Corollospora maritima*, *Corollospora* sp. и *Cumulospora* sp., а также мицелия комплекса оппортунистических грибов, выращенного на среде Чапека, в составе *Alternaria alternata*, *Cyphellophora* sp. и *Hormographiella* sp.

Способность мицелия к свечению обнаружена у культур *Acremonium* sp. и *As. fumigatus*. Вид *Penicillium commune* Thom, 1910 не проявил способности к свечению. Механическая стимуляция грибов морской водой вызывала слабую энергию светоизлучения (Е), которая в среднем составляла от $1,12 \cdot 10^8$ до $1,87 \cdot 10^8$ квант·см⁻². Эффект свечения при химической стимуляции организмов этиловым спиртом был минимальным — от 0 до $1,04 \cdot 10^8$ квант·см⁻². Максимальные отзвы культуры обеспечивала химическая стимуляция пресной водой: средняя энергия светоизлучения была в 1,7–2,9 раза больше механической и в 2,2–7,2 раза больше, чем при воздействии спиртом. Продолжительность свечения всех культур оставалась относительно постоянной (4,35–4,59 сек.) независимо от вида воздействия [67].

Обзор исследований микобиоты Чёрного моря показывает, что эти организмы изучены недостаточно; по многим направлениям проведены лишь единичные эксперименты.

Исследования грибов в Чёрном море и других морских водоёмах могут быть **перспективными** в таких направлениях, как:

- изучение новых районов моря (не охвачена большая часть прибрежных вод России, Грузии, Болгарии, Турции, нет данных по микобиоте прибрежных вод Румынии в XXI веке);
- определение видовой принадлежности неидентифицированных изолятов и уточнение их систематического положения с применением методов генетического анализа;
- анализ сезонной динамики развития микромицетов и особенностей их пространственного распространения;
- установление степени обсеменённости грибами различных слоёв воды пелагиали и донных отложений, оценка среды по микологическим критериям;
- получение новых аргументированных доказательств сохранения жизнеспособности микобиоты в сероводородной зоне моря;
- мониторинг видов-вселенцев;
- микологический контроль морской воды в дельфинариях, марихозяйствах и местах рекреации;
- микологический контроль спата моллюсков и молоди других организмов, завозимых из разных регионов Мирового океана для культивирования и акклиматизации;
- поиск грибов-ассоциантов и паразитов животных разных систематических групп;
- исследование грибов на водорослях-макрофитах, высших растениях и мёртвой древесине;
- изучение микобиоты различных субстратов, выловленных в открытой части моря;
- выявление адаптации грибов к абиотическим факторам среды (глубина, солёность, температура, течения, концентрация кислорода, биогенные элементы, растворённое органическое вещество, донные отложения различных типов и др.);
- изучение реакции грибов на различные виды загрязнений;
- поиск видов грибов, способных утилизировать нефтепродукты, искусственные материалы, промышленные и бытовые сточные воды, а также твёрдые отходы хозяйственной деятельности человека, в том числе различные виды пластмасс;
- испытание тканей, металлов, красок, оптических приборов, изделий из древесины и других материалов на грибостойкость в море;
- исследование микобиоты рек, впадающих в море;
- установление видового состава и роли грибов в формировании лечебных грязей гиперсолёных водоёмов;
- выявление пищевой ценности грибов для гидробионтов;
- проведение биохимических исследований по обнаружению биологически активных веществ, продуцируемых грибами, для применения в фармакологии в качестве антибактериальных, антифунгальных, косметических и наркотических препаратов;
- исследование способности к свечению грибов различных групп опасности для разработки экспресс-метода обнаружения мест скопления потенциально патогенных грибов.

В настоящее время специалистов в области морской микологии в России недостаточно, а в других причерноморских странах они отсутствуют.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Исследование механизмов управления продукционными процессами в биотехнологических комплексах с целью разработки научных основ получения биологически активных веществ и технических продуктов морского генезиса» (№ гос. регистрации АААА-А18-118021350003-6).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Андреева Н. А., Копытина Н. И. Альгофлора и микобиота морского перифитона в местах содержания дельфинов афалин (*Tursiops truncatus* Montagu, 1821) // *Экосистемы*. 2015. Вып. 1. С. 21–29. [Andreeva N. A., Kopytina N. I. Marine periphytonic algae-vegetation and fungi in capture places of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus* Montagu, 1821). *Ekosistemy*, 2015, iss. 1, pp. 21–29. (in Russ.)]
2. Андриенко А. А., Севастьянов О. В., Романовская И. И., Давиденко Т. И. Биотрансформация фенола и серы высшим облигатно морским грибом *Corollospora maritima* Werdermann // *Доклады Академии наук Украины*. 1993. № 4. С. 135–138. [Andrienko A. A., Sevast'yanov O. V., Romanovskaya I. I., Davidenko T. I. Biotransformation of phenol and sulphur by higher obligate marine fungus *Corollospora maritima* Werdermann. *Doklady Akademii nauk Ukrainy*, 1993, no. 4, pp. 135–138. (in Russ.)]
3. Андриенко А. А., Копытина Н. И. Новые для Чёрного моря виды морских аскомицетов // *Український ботанічний журнал*. 1995. Т. 52, № 6. С. 824–828. [Andrienko A. A., Kopytina N. I. New species of marine ascomycetes for the Black Sea. *Ukrainskyi botanichnyi zhurnal*, 1995, vol. 52, no. 6, pp. 824–828. (in Ukr.)]
4. Артемчук Н. Я. *Микофлора морей СССР*. Москва : Наука, 1981. 190 с. [Artemchuk N. Ya. *Mikoflora morei SSSR*. Moscow : Nauka, 1981, 190 p. (in Russ.)]
5. Багрий-Шахматова Л. М. *О методах сбора и изучения облигатно морских высших грибов (обзор)*. Одесса, 1987. 42 с. Деп. в ВИНТИ, № 5490-B87. [Bagrii-Shakhmatova L. M. *O metodakh sbora i izucheniya obligatno morskikh vysshikh gribov (obzor)*. Odessa, 1987, 42 p. Dep. v VINITI, no. 5490-B87. (in Russ.)]
6. Багрий-Шахматова Л. М. *Высшие морские грибы Чёрного моря*. Москва, 1988. 90 с. Деп. в ВИНТИ, № 3928-B88. [Bagrii-Shakhmatova L. M. *Vysshie morskije griby Chernogo morya*. Moscow, 1988, 90 p. Dep. v VINITI, no. 3928-B88. (in Russ.)]
7. Багрий-Шахматова Л. М. Нові для Чорного моря види облигатно морських вищих грибів // *Український ботанічний журнал*. 1991. Т. 48, № 4. С. 59–65. [Bagrii-Shakhmatova L. M. Species of obligate higher marine fungi – new for the Black Sea. *Ukrainskyi botanichnyi zhurnal*, 1991, vol. 48, no. 4, pp. 59–65. (in Ukr.)]
8. Базовые биологические исследования Одесского морского порта (август – декабрь 2001 г.). Итоговый отчёт / Зайцев Ю. П., Александров Б. Г. и др. (ред.) // *Серия монографий Одесского демонстрационного центра программы ГлоБалласт*. Одесса, 2004. № 7. 171 с. [Bazovye biologicheskie issledovaniya Odesskogo morskogo porta (Aug. – Dec. 2001). Itogovyi otchet / Zaitsev Yu. P., Aleksandrov B. G., et al. (Eds). *Seriya monografi Odesskogo demonstratsionnogo tsentra programmy GloBallast*. Odessa, 2004, no. 7, 171 p. (in Russ.)]
9. Бошко Е. Г. Паразиты и комменсалы речных раков водоемов России и Украины // *Известия Пензенского государственного университета им. В. Г. Белинского. Естественные науки*. 2010. № 17 (21). С. 39–44. [Boshko E. G. The parasites and commensals of crayfishes of Russian and Ukrainian water bodies. *Izvestiya Penzenskogo gosudarstvennogo universiteta im. V. G. Belinskogo. Estestvennye nauki*, 2010, no. 17 (21), pp. 39–44. (in Russ.)]
10. 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. [Bubnova E. N. Fungi of the Blue Bay (Black Sea, Eastern coast near the town of Gelendzhik). *Mikologiya i fitopatologiya*, 2014, vol. 48, iss. 1, pp. 20–30. (in Russ.)]
11. Воронин Л. В. Микофлора рыб дельты реки Дунай // *Микология и фитопатология*. 1984. Т. 18, вып. 3. С. 265–270. [Voronin L. V. Mycoflora of fish in the delta of the Danube. *Mikologiya*

- i fitopatologiya*, 1984, vol. 18, iss. 3, pp. 265–270. (in Russ.)]
12. Гаевская А. В. *Паразиты, болезни и вредители мидий (Mytilus, Mytilidae). III. Грибы (Fungi), Лишайники (Mycophycophyta), Растения (Plantae)*. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2007. 97 с. [Gaevskaya A. V. *Parasite, diseases and pests of mussels (Mytilus, Mytilidae). III. Fungi, Mycophycophyta, Plantae*. Sevastopol : EKOSI-Gidrofizika, 2007, 97 p. (in Russ.)]
 13. Губанов В. В. *Влияние раковинной болезни на состояние естественных поселений устриц Ostrea edulis и их культивирование в Чёрном море* : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.18. Севастополь, 1990. 21 с. [Gubanov V. V. *Vliyanie rakovinnoi bolezni na sostoyanie estestvennykh poselenii us-trits Ostrea edulis i ikh kul'tivirovanie v Chernom more* : avtoref. dis. ... kand. biol. nauk : 03.00.18. Sevastopol, 1990, 21 p. (in Russ.)]
 14. Дорошенко Ю. В. *Микрофлора систем гидробиологической очистки морских вод* : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.17. Севастополь, 2009. 20 с. [Doroshenko Yu. V. *Mikroflora of the systems of the hydrobiological cleaning of marine waters* : avtoref. dis. ... kand. biol. nauk : 03.00.17. Sevastopol, 2009, 20 p. (in Russ.)]
 15. Дудка И. А., Копытина Н. И. Новые для Чёрного моря виды морских гифомицетов из рода *Cumulospora* // *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа*. 2007. Вып. 15. С. 575–580. [Dudka I. A., Kopytina N. I. A new species marine hyphomycetes of the genus *Cumulospora* in the Black Sea. *Ekologicheskaya bezopasnost' pribrezhnoi i shel'fovoi zon i kompleksnoe ispol'zovanie resursov shel'fa*, 2007, iss. 15, pp. 575–580. (in Russ.)]
 16. Зайцев Ю. П., Поликарпов Г. Г., Егоров В. Н., Александров Б. Г., Гаркуша О. П., Копытина Н. И., Курилов А. В., Нестерова Д. А., Нидзвецкая Л. М., Никонова С. Е., Поликарпов И. Г., Поповичев В. Н., Руснак Е. М., Стокозов Н. А., Теплинская Н. Г., Теренько Л. М. Средоточие останков оксибионтов и банк живых спор высших грибов и диатомовых в донных отложениях сероводородной батииали Чёрного моря // *Доповіді Національної академії наук України*. 2007. № 7. С. 159–164. [Zaitsev Yu. P., Polikarpov G. G., Egorov V. N., Aleksandrov B. G., Garkusha O. P., Kopytina N. I., Kurilov A. V., Nesterova D. A., Nidzvetskaya L. M., Nikonova S. E., Polikarpov I. G., Popovichev V. N., Rusnak E. M., Stokozov N. A., Teplinskaya N. G., Teren'ko L. M. Accumulation of the remnants of oxybiotic organisms and a bank of living spores of higher fungi and diatoms in bottom sediments of the hydrogen sulfide bathyal zone of the Black Sea. *Dopovidi Natsionalnoi akademii nauk Ukrainy*, 2007, no. 7, pp. 159–164. (in Russ.)]
 17. Зайцев Ю. П., Поликарпов Г. Г., Егоров В. Н., Гулин С. Б., Копытина Н. И., Курилов А. В., Нестерова Д. А., Нидзвецкая Л. М., Поликарпов И. Г., Стокозов Н. А., Теплинская Н. Г., Теренько Л. М. Биологическое разнообразие оксибионтов (в виде жизнеспособных спор) и анаэробов в донных осадках сероводородной батииали Чёрного моря // *Доповіді Національної академії наук України*. 2008. № 5. С. 168–173. [Zaitsev Yu. P., Polikarpov G. G., Egorov V. N., Gulin S. B., Kopytina N. I., Kurilov A. V., Nesterova D. A., Nidzvetskaya L. M., Polikarpov I. G., Stokozov N. A., Teplinskaya N. G., Teren'ko L. M. Biological diversity of oxybiotics (in the form of viable spores) and anaerobes in bottom sediments of the hydrogen sulfide bathyal zone of the Black Sea. *Dopovidi Natsionalnoi akademii nauk Ukrainy*, 2008, no. 5, pp. 168–173. (in Russ.)]
 18. Зайцев Ю. П., Копытина Н. И. Высшие грибы из донных отложений сероводородной батииали Чёрного моря // *Современная микология в России* : тез. докл. 2-го Съезда микологов России, Москва, 16–18 апреля 2008 г. Москва : Национальная академия микологии, 2008. Т. 2. С. 386–387. [Zaitsev Yu. P., Kopytina N. I. Vysshie griby iz donnykh otlozhenii serovodородnoi batiali Chernogo morya. In: *Sovremennaya mikologiya v Rossii* : tez. dokl. 2-go S'ezda mikologov Rossii, Moscow, 16–18 Apr., 2008. Moscow : Natsional'naya akademiya mikologii, 2008, vol. 2, pp. 386–387. (in Russ.)]
 19. Калюжная О. С. Вивчення антимікробних властивостей деяких видів сапрофітних облигатних морських грибів // *Аннали Мечниковського інституту*. 2015. № 2. С. 151–155. [Kalyuzhnaya O. S. Study of the antimicrobial properties of certain saprophytic obligate marine fungi. *Annals of Mechnikov Institute*, 2015, no. 2, pp. 151–155. (in Ukr.)]
 20. Копытина Н. И. Высшие морские грибы // *Экосистема Григорьевского (Малого Аджалькского) лимана* / ред.: А. Г. Виноградов. Одесса : Астропринт, 2008. С. 14–16 ; 50–64 ; 239–241. [Kopytina N. I. Vysshie morskije griby. In: *Ekosistema Grigor'evskogo (Malogo Adzhalyk'skogo)*

- limana* / A. G. Vinogradov (Ed.). Odessa : Astroprint, 2008, pp. 14–16 ; 50–64 ; 239–241. (in Russ.)]
21. Копытина Н. И. *Высшие морские грибы пелагических и донных биотопов северо-западного региона Чёрного моря* : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.17. Севастополь, 2009. 23 с. [Kopytina N. I. *Higher marine fungi of pelagic and benthic biotopes of the northwestern area of the Black Sea* : avtoref. dis. ... kand. biol. nauk : 03.00.17. Sevastopol, 2009, 23 p. (in Russ.)]
 22. Копытина Н. И. Высшие морские грибы прибрежных вод о. Змеиный (северо-западная часть Чёрного моря) // *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа*. 2009. Вып. 20. С. 327–333. [Kopytina N. I. *Vysshie morskije griby pribrezhnykh vod o. Zmeinyi (severo-zapadnaya chast' Chernogo morya)*. *Ekologicheskaya bezopasnost' pribrezhnoi i shel'fovoi zon i kompleksnoe ispol'zovanie resursov shel'fa*, 2009, iss. 20, pp. 327–333. (in Russ.)]
 23. Копытина Н. И. Морские микромицеты целлюлозосодержащих субстратов юго-западного побережья Крымского полуострова (Чёрное море) // *Современная микология в России* : тез. докл. 3-го Съезда микологов России, Москва, 10–12 октября 2010 г. Москва : Национальная академия микологии, 2012. Т. 3. С. 113–114. [Kopytina N. I. *Morskije mikromitsety tsellyulozosoderzhashchikh substratov yugo-zapadnogo poberezh'ya Krymskogo poluostrova (Chernoe more)*. In: *Sovremennaya mikologiya v Rossii* : tez. dokl. 3-go S'ezda mikologov Rossii, Moscow, 10–12 Oct., 2010. Moscow : Natsional'naya akademiya mikologii, 2012, vol. 3, pp. 113–114. (in Russ.)]
 24. Копытина Н. И. Микроскопические грибы пелоидов гиперсолёного Куяльницкого лимана (северо-западное побережье Чёрного моря) // *Морские биологические исследования: достижения и перспективы* : в 3-х т. : сб. материалов Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием, приуроч. к 145-летию Севастопольской биологической станции, Севастополь, 19–24 сент. 2016 г. / под общ. ред. А. В. Гаевской. Севастополь, 2016. Т. 2. С. 90–93. [Kopytina N. I. *Microscopic fungi of the hypersaline Kuyalnik estuary peloids (the Black Sea north-western coast)*. In: *Morskije biologicheskie issledovaniya: dostizheniya i perspektivy* : in 3 vol. : sb. materialov Vseros. nauch.-prakt. konf. s mezhdunar. uchastiem, priuroch. k 145-letiyu Sevastopol'skoi biologicheskoi stantsii, Sevastopol, 19–24 Sept., 2016 / A. V. Gaevskaya (Ed.). Sevastopol, 2016, vol. 2, pp. 90–93. (in Russ.)]
 25. Копытина Н. И. Микобиота пелагиали черноморского сектора полуострова Крым (октябрь 2016 г.) // *Современная микология в России* : тез. докл. 4-го Съезда микологов России, Москва, 12–14 апреля 2017 г. Москва : Национальная академия микологии, 2017. Т. 6. С. 303–305. [Kopytina N. I. *Mikobiota pelagiali chernomorskogo sektora poluostrova Krym (Oct. 2016)*. In: *Sovremennaya mikologiya v Rossii* : tez. dokl. 4-go S'ezda mikologov Rossii, Moscow, 12–14 Apr., 2017. Moscow : Natsional'naya akademiya mikologii, 2017, vol. 6, pp. 303–305. (in Russ.)]
 26. Копытина Н. И. *Corollospora intermedia* и *Nia globospora* [as '*Nia globispora*'] – новые для Чёрного моря виды морских грибов // *Морской биологический журнал*. 2018. Т. 3, № 1. С. 46–52. [Kopytina N. I. *Corollospora intermedia* and *Nia globospora* [as '*Nia globispora*'], marine fungi new for the Black Sea. *Morskoj biologicheskij zhurnal*, 2018, vol. 3, no. 1, pp. 46–52. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.21072/mbj.2018.03.1.05>
 27. Копытина Н. И. Водные микроскопические грибы Понто-Каспийского бассейна (чек-лист, синонимика) / ред. Л. И. Рябушко. Воронеж : ООО «Ковчег», 2018. 292 с. [Kopytina N. I. *Microfungi of the Ponto-Caspian basin (check-list and synonymy)* / L. I. Ryabushko (Ed.). Voronezh : ООО «Kovcheg», 2018, 292 p. (in Russ.)]. <http://doi.org/10.21072/978-5-6042082-0-5>
 28. Копытина Н. И. Водная микобиота заказника «Бухта Казачья» (Крым, Чёрное море) // *Биота и среда заповедных территорий*. 2018. № 4. С. 49–68. [Kopytina N. I. *Aquatic mycobiota of the nature reserve (zakaznik) "Kazachya Bay" (Black Sea, Crimea)*. *Biota i sreda zapovednykh territorii*, 2018, no. 4, pp. 49–68. (in Russ.)]
 29. Копытина Н. И., Бубнова Е. Н. Новые для Чёрного моря грибы из порядка Pleosporales // *Микология и фитопатология*. 2011. Т. 45, вып. 4. С. 316–322. [Kopytina N. I., Bubnova E. N. *Pleosporalean fungi new for the Black Sea*. *Mikologiya i fitopatologiya*, 2011, vol. 45, iss. 4, pp. 316–322. (in Russ.)]
 30. Копытина Н. И., Дудка И. А. Таксономическое разнообразие микобиоты прибрежных вод Крыма (Чёрное море) // *Морской биологический журнал*. 2016. Т. 1, № 2. С. 27–38. [Kopytina N. I., Dudka I. A. *The taxonomic diversity*

- of mycobiota in the coastal waters of Crimea (the Black Sea). *Morskoy biologicheskij zhurnal*, 2016, vol. 1, no. 2, pp. 27–38. (in Russ.). <https://doi.org/10.21072/mbj.2016.01.2.03>
31. Копытина Н. И., Зайцев Ю. П. Микологические исследования в сероводородной зоне Черного моря (обзор) // *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа*. 2011. Вып. 25. С. 286–298. [Kopytina N. I., Zaitsev Yu. P. Mycological researches in the hydrogen-sulphidous zone of the Black Sea (review). *Ekologicheskaya bezopasnost' pribrezhnoi i shel'fovoi zon i kompleksnoe ispol'zovanie resursov shel'fa*, 2011, iss. 25, pp. 286–298. (in Russ.)]
 32. Копытина Н. И., Лебедевская М. В. Микромицеты – эпибионты гигантской устрицы *Crassostrea gigas*, культивируемой в Чёрном море // *Морской экологический журнал*. 2014. Т. 13, № 2. С. 41–44. [Kopytina N. I., Lebedovskaya M. V. Epibiotic micromycetes in a giant oyster *Crassostrea gigas*, cultivated in the Black Sea. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2014, vol. 13, no. 2, pp. 41–44. (in Russ.)]
 33. Копытина Н. И., Тарасюк И. В. Водные грибы пелагиали авандельты реки Дунай // *Микробиология и биотехнология*. 2010. № 1. С. 37–43. [Kopytina N. I., Tarasyuk I. V. Higher marine fungi of the water column of the Danube River avandelta. *Mikrobiologhiia i biotekhnologhiia*, 2010, no. 1, pp. 37–43. (in Russ.)]
 34. Копытина Н. И., Тарасюк И. В. Микобиота песчаной супралиторали пляжей Одесского залива // *Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету. Серія: біологія*. 2010. Спец. вип. № 3 (44). С. 119–122. [Kopytina N. I., Tarasyuk I. V. Mikobiota of sand supralitoral beaches of Odesa Gulf. *Naukovi zapysky Ternopil'skoho natsionalnoho pedahohichnoho universytetu. Serii: biologhiia*, 2010, spets. vyp., no. 3 (44), pp. 119–122. (in Russ.)]
 35. Крисс А. Е., Новожилова М. И. Являются ли дрожжевые организмы обитателями морей и океанов? // *Микробиология*. 1954. Т. 23, вып. 6. С. 667–683. [Kriss A. E., Novozhilova M. I. Yavlyayutsya li drozhzhevye organizmy obitatel'nyami morei i okeanov? *Mikrobiologiya*, 1954, vol. 23, iss. 6, pp. 667–683. (in Russ.)]
 36. Крисс А. Е., Рукина Е. А., Бирюзова В. И. Микрозональность в распределении гетеротрофных микроорганизмов в Чёрном море // *Микробиология*. 1951. Т. 20, № 3. С. 256–260. [Kriss A. E., Rukina E. A., Biryuzova V. I. Mikrozonaln'nost' v raspredelenii geterotrofnykh mikroorganizmov v Chernom more. *Mikrobiologiya*, 1951, vol. 20, no. 3, pp. 256–260. (in Russ.)]
 37. Кузнецов Е. А. *Грибы водных экосистем*: дис. ... д-ра биол. наук : 03.00.18, 03.00.24. Москва, 2003. 63 с. [Kuznetsov E. A. *Griby vodnykh ekosistem*. [dissertation]. Moscow, 2003, 63 p. (in Russ.)]
 38. Лебедевская М. В. Поражение створок дальневосточной устрицы *Crassostrea gigas*, культивируемой в Чёрном море, сверлящей губкой *Pione vastifica* // *Экология моря*. 2009. Вып. 77. С. 67–70. [Lebedovskaya M. V. Shell affection of pacific oyster *Crassostrea gigas* cultivated in the Black Sea by the boring sponge *Pione vastifica*. *Ekologiya morya*, 2009, iss. 77, pp. 67–70. (in Russ.)]
 39. Лебедевская М. В., Белофастова И. П. Паразиты и заболевания устриц *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) и *Ostrea edulis* (Linne, 1758) в Чёрном море // *Паразитология в XXI веке – проблемы, методы, решения*: материалы IV Всерос. съезда паразитологического общества при Российской академии наук, Санкт-Петербург, 20–25 октября 2008 г. Санкт-Петербург, 2008. Т. 2. С. 122–126. [Lebedovskaya M. V., Belofastova I. P. Parasites and diseases of oysters *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) and *Ostrea edulis* (Linne, 1758) in Black Sea. In: *Parazitologiya v XXI veke – problemy, metody, resheniya*: materialy IV Vseros. s'ezda parazitologicheskogo obshchestva pri Rossiiskoi akademii nauk, Sankt-Petersburg, 20–25 Oct., 2008. Sankt-Petersburg, 2008, vol. 2, pp. 122–126. (in Russ.)]
 40. Мілько О. О. Гриби, виділені з води радянської дільниці р. Дунаю // *Мікробіологічний журнал*. 1965. Т. 27, № 3. С. 38–44. [Mil'ko O. O. Hryby, vydileni z vody radianskoi dilnytsi r. Dunaiu. *Mikrobiologichnyi zhurnal*, 1965, vol. 27, no. 3, pp. 38–44. (in Ukr.)]
 41. Морозова-Водяницкая Н. В. Эпидемическое заболевание морской травы – zostеры в Чёрном море // *Природа*. 1936. № 1. С. 94–98. [Morozova-Vodyanitskaya N. V. Epidemicheskoe zabolevanie morskoi travy – zostery v Chernom more. *Priroda*, 1936, no. 1, pp. 94–98. (in Russ.)]
 42. Овчаренко Н. А. *Gurleya pontica* sp. n. (Microsporidia, Thelohaniidae) – новый вид микроспоридий из креветок *Palaemon elegans* (Crustacea, Decapoda) // *Паразитология*. 1984. Т. 18, № 5. С. 405–408. [Ovcharenko N. A. A new species of microsporidians, *Gurleya pontica* sp. n.

- (Microsporidia, Thelohaniidae), from *Palaemon elegans* (Crustacea, Decapoda). *Parazitologiya*, 1984, vol. 18, iss. 5, pp. 405–408. (in Russ.)]
43. Овчаренко Н. А. К фауне и экологии микроспоридий рыб сем. Gobiidae низовья Днепра, Днепро-Бугского и Березанского лиманов // *Гидробиологический журнал*. 1985. Т. 21, № 4. С. 103–108. [Ovcharenko N. A. On fauna and ecology of fish microsporidia (Gobiidae family) in the Dnieper lower reach, Dnieper-Bug and Berezan brackish lagoons. *Gidrobiologicheskii zhurnal*, 1985, vol. 21, no. 4, pp. 103–108. (in Russ.)]
44. Овчаренко Н. А., Курандина Д. П. Новые виды микроспоридий из амфипод Днепровского бассейна // *Паразитология*. 1987. Т. 21, вып. 6. С. 710–715. [Ovcharenko N. A., Kurandina D. P. New species of microsporidia from amphipods of the Dnieper basin. *Parazitologiya*, 1987, vol. 21, iss. 6, pp. 710–715. (in Russ.)]
45. *Отчет о предварительных результатах экспедиции Института океанологии им. П. П. Ширшова РАН и Всемирного фонда дикой природы (WWF) в район Керченского пролива для изучения экологических последствий разлива мазута после аварии танкера «Волгонефть-139» 11 ноября 2007 г.* / под ред. В. А. Спиридонова. Москва, 2008. 67 с. [Otchet predvaritel'nykh rezul'tatov ekspeditsii Instituta okeanologii im. P. P. Shirshova RAN i Vsemirnogo fonda dikoi prirody (WWF) v raione Kerchenskogo proliva dlya izucheniya ekologicheskikh posledstviy razliva mazuta posle avarii tankera "Volgoneft'-139" 11 noyabrya 2007 g. / V. A. Spiridonov (Ed.). Moscow, 2008, 67 p. (in Russ.)]
46. Переведенцева Л. Г. Микология: грибы и грибоподобные организмы : учеб. пособие / 2-е изд., испр. и доп. Санкт-Петербург : «Лань», 2012. 272 с. [Perevedentseva L. G. *Mikologiya: griby i gribopodobnye organizmy* : ucheb. posobie / 2-e izd., ispr. i dop. St. Petersburg : "Lan", 2012, 272 p. (in Russ.)]
47. Пиркова А. В. Пораженность черноморских устриц раковинной болезнью. Профилактика и селекция на устойчивость к заболеванию // *Рыбное хозяйство Украины*. 2002. № 3–4. С. 45–47. [Pirkova A. V. Porazhennost' chernomorskikh ustritts rakovinnoi bolezn'yu. Profilaktika i selektsiya na ustoichivost' k zabolevaniyu. *Rybnoe khozyaistvo Ukrainy*, 2002, no. 3–4, pp. 45–47. (in Russ.)]
48. Пиркова А. В., Дёменко Д. П. Случаи раковинной болезни у гигантской устрицы *Crassostrea gigas* (Bivalvia), культивируемой в Черном море // *Биология моря*. 2008. Т. 34, № 5. С. 359–364. [Pirkova A. V., Demenko D. P. Cases of shell disease in the giant oyster *Crassostrea gigas* (Bivalvia) cultivated in the Black Sea. *Biologiya morya*, 2008, vol. 34, no. 5, pp. 359–364. (in Russ.)]
49. Ржепишевский И. К., Артемчук Н. Я. Грибковое поражение двух видов черноморских баянусов // *Биология моря*. 1970. Вып. 18. С. 167–172. [Rzhepishevskii I. K., Artemchuk N. Ya. Gribkovoe porazhenie dvukh vidov chernomorskikh balyanusov. *Biologiya morya*, 1970, iss. 18, pp. 167–172. (in Russ.)]
50. Садогурский С. Е. Отмирание зарослей *Zostera marina* L. у Сары-Булатских островов (Каркинитский залив, Черное море) // *Заповідна справа в Україні*. 1999. Т. 5, вип. 2. С. 17–23. [Sadogursky S. Ye. Necrosis of *Zostera marina* L. near Sary-Bulatsky Islands (Karkinitzsky Bay, Black Sea). *Zapovidna sprava v Ukraini*, 1999, vol. 5, iss. 2, pp. 17–23. (in Russ.)]
51. *Северо-западная часть Чёрного моря : биология и экология* / под ред. Ю. П. Зайцева, Б. Г. Александрова, Г. Г. Миничевой. Киев : Наукова думка, 2006. 701 с. [Severo-zapadnaya chast' Chernogo morya : biologiya i ekologiya / Yu. P. Zaitsev, B. G. Alexandrov, G. G. Minicheva (Eds). Kiev : Naukova dumka, 2006, 701 p. (in Russ.)]
52. Сербінова І. В., Копитіна Н. І. Мікологічні дослідження пелагіалі Одеського морського регіону (вересень 2012 р.) // «Понт Евксинський – 2013» : тез. докл. 8-й Междунар. науч.-практ. конф. молодых учёных по проблемам водных экосистем, посвящ. 50-летию образования ИнБЮМ НАН Украины, Севастополь, 01–04 октября 2013 г. Севастополь, 2013. С. 126–127. [Serbinova I. V., Kopytina N. I. Mikologichni doslidzhennia pelahiali Odeskoho morskoho rehionu (veresen 2012 r.). In: "Pont Evksinskii – 2013" : tez. dokl. 8-i Mezhdunar. nauch.-prakt. konf. molodykh uchenykh po problemam vodnykh ekosistem, posvyashch. 50-letiyu obrazovaniya InBYuM NAN Ukrainy, Sevastopol, 01–04 Oct., 2013. Sevastopol, 2013, pp. 126–127. (in Ukr.)]
53. Сергеева Н. Г., Заика В. Е. Донные стадии *Krassilnikoviae* в сероводородной зоне Черного моря // *Экология моря*. 1999. Вып. 48. С. 83–86. [Sergeeva N. G., Zaika V. E. Benthic stages of *Krassilnikoviae* from the deep anoxic part of the Black Sea. *Ekologiya morya*, 1999, iss. 48, pp. 83–86. (in Russ.)]

54. Смирнова Л. Л. Комплексы гетеротрофных микроорганизмов прибрежного мелководья бухты Казачья (Чёрное море) // *Морской экологический журнал*. 2010. Т. 9, № 2. С. 81–88. [Smirnova L. L. Associations of the heterotrophic microorganisms in the coastal biotopes of Kazachia Bay (Black Sea). *Morskoy ekologicheskii zhurnal*, 2010, vol. 9, no. 2, pp. 81–88. (in Russ.)]
55. Смирнова Л. Л., Копытина Н. И., Телига А. В. Микробиота кожи афалин (*Tursiops truncatus*), морской воды и донных отложений в прибрежных вольерах (Чёрное море, Севастополь) // *Морские млекопитающие Голарктики* : сб. науч. тр. VII Междунар. науч. конф., Суздаль, Россия, 24–28 сентября 2012 г. Суздаль, 2012. Т. 2. С. 239–244. [Smirnova L. L., Kopytina N. I., Teliga A. V. Microbiota from the bottlenose dolphins' (*Tursiops truncatus*) skin, seawater, and bottom sediments in the coastal marine enclosure (Black Sea, Sevastopol). In: *Marine mammals of the Holarctic* : coll. of scientific papers of the 7th Intern. conf., Suzdal, Russia, 24–28 Sept., 2012. Suzdal, 2012, vol. 2, pp. 239–244. (in Russ.)]
56. Холодковская Е. В., Кудинский О. Ю. Поражение гонад черноморской мидии микроспоридией *Steinhausia mytilovum* // *Биология и культивирование моллюсков*. Москва : ВНИРО, 1987. С. 108–115. [Kholodkovskaya E. V., Kudinskii O. Yu. Porazhenie gonad chernomorskoj midii mikrosporidiei *Steinhausia mytilovum*. In: *Biologiya i kultivirovanie mollyuskov*. Moscow : VNIRO, 1987, pp. 108–115. (in Russ.)]
57. Юрахно В. М. Микроспоридии и микроспоридии рыб Каркинитского залива (Крым, Чёрное море) // *Фауна и экология паразитов* / [сост. Е. Н. Протасова]. Москва : Тов-во науч. изд. КМК, 2016. С. 215–217. (Труды Гельминтологической лаборатории ; т. 49). [Yurakhno V. M. Mikrosporidii i mikrosporidii ryb Karkinitskogo zaliva (Krym, Chernoe more). In: *Fauna i ekologiya parazitov* / [E. N. Protasova (Contr.)]. Moscow : Tov-vo nauch. izd. KMK, 2016, pp. 215–217. (Trudy Gel'mintologicheskoi laboratorii ; vol. 49). (in Russ.)]
58. Яценко Т. А. Оомицеты водоемов и водотоков Крыма // *Гидробиологический журнал*. 1992. Т. 28, № 6. С. 32–38. [Yatsenko T. A. Oomycetes of the water bodies and water courses in the Crimea. *Gidrobiologicheskii zhurnal*, 1992, vol. 28, no. 6, pp. 32–38. (in Russ.)]
59. Ainsworth J., Bisby H. *Dictionary of the Fungi* / 10th ed. ; P. F. Kirk, P. F. Cannon, D. W. Minter, J. A. Stalpers (Eds). Wallingford : CABI Internatinal, 2008, 784 p. <https://doi.org/10.1079/9780851998268.0000>
60. Aleem A. A. Marine Fungi from Rumania. *Rapports Commission internationale pour l'exploration scientifique de la Mer Méditerranée*, 1975, vol. 23, no. 2, pp. 73–74.
61. Âpas M. Observations sur le developpement du mycoplancton cotier de la Mer Noire lie au phenomene d'eutrophisation. *Cercetări marine – Recherches marines*, 1990, no. 23, pp. 73–89.
62. Âpas M., Hulea A. Mycromyceta. *Analele Universitatii "Ovidius" Constanta – Seria Biologie – Ecologie*, 1998, vol. 2, pp. 7–9.
63. Buchalo A. S. *Fungal life in the Dead Sea* / E. Nevo, A. Oren, S. P. Wasser (Eds). Ruggell : A. R. G. Ganther Verlag K. G., 2003, 361 p.
64. Codreanu R., Codreanu-Balcescu D. On two *Metschnikowia* yeast species producing hemocoelic infections in *Daphnia magna* and *Artemia salina* (Crustacea, Phyllopora) from Romania. *Journal of Invertebrate Pathology*, 1981, vol. 37, iss. 1, pp. 22–27. [https://doi.org/10.1016/0022-2011\(81\)90049-5](https://doi.org/10.1016/0022-2011(81)90049-5)
65. Gulin S. B., Polikarpov G. G., Egorov V. N., Martin J.-M., Korotkov A. A., Stokozov N. A. Radioactive contamination of the north-western Black Sea sediments. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2002, vol. 54, iss. 3, pp. 541–549. <https://doi.org/10.1006/ecss.2000.0663>
66. Kohlmeyer J., Kohlmeyer E. *Marine Mycology. The Higher Fungi*. New York : Academic Press, 1979, 690 p.
67. Mashukova O., Tokarev Yu., Kopytina N. Luminescence of the Black Sea microscopic fungi cultures. In: *EMEC'S'11 – Sea Coasts XXVI: Managing risks to coastal regions and communities in a changing world* : Proceedings of the International Conference, 22–27 Aug., 2016, St. Petersburg, Russia. St. Petersburg, 2016, pp. 216–224. http://doi.org/10.21610/conferencearticle_58b431676d384
68. Meyers S. P., Ahearn D. G., Roth F. J. Mycological investigations of the Black Sea. *Bulletin of Marine Science*, 1967, vol. 17, no. 3, pp. 576–596.
69. Ovcharenko M., Wróblewski P., Kvach Y., Drobiniaik O. Study of *Loma acerinae* (Microsporidia) detected from three Ponto-Caspian gobies (Gobiidae) in Ukraine. *Parasitology Research*, 2017, vol. 116, iss. 5, pp. 1453–1462. <https://doi.org/10.1007/s00436-017-5422-1>

70. Rudenko A. V., Savluk O. S., Saprykina M. N., Yastremskaya A. V., Goncharuk V. V. Microscopic fungi in water of the Dnieper River. *Journal of Water Chemistry and Technology*, 2011, vol. 33, no. 5, pp. 323–327. <https://doi.org/10.3103/S1063455X11050080>
71. Sergeeva N. G., Kopytina N. I. The first marine filamentous fungi discovered in the bottom sediments of the oxic/anoxic interface and in the bathyal zone of the Black Sea. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2014, vol. 14, no. 1–2, pp. 497–505. https://doi.org/10.4194/1303-2712-v14_2_21
72. Serbinova I. V., Kopytina N. I. Mycobiota of the Odessa Gulf's hydroengineering constructions (Black Sea). In: *Black Sea outlook : Abstract of the 3rd Bi-annual BS Scientific Conference and UP-GRADE BS-SCENE Project Joint Conference*, Odessa, Ukraine, 1–4 Nov., 2011. Odessa, 2011, pp. 220–221.
73. Smolyanyuk E. V., Bilanenko E. N. Communities of halotolerant micromycetes from the areas of natural salinity. *Microbiology*, 2011, vol. 80, no. 6, pp. 877–883.
74. Zaitsev Y. P., Polikarpov G. G. Recently discovered new biospheric pelocontour function in the Black Sea reductive bathyal zone. *Journal of the Black Sea / Mediterranean Environment*, 2008, vol. 14, no. 3, pp. 151–165.
75. Zaitsev Y., Kopytina N., Garkusha O., Serbinova I. Preliminary observations of the Samsun Bay splash zone biodiversity. *Journal of the Black Sea / Mediterranean Environment*, 2010, vol. 16, no. 3, pp. 245–252.

FUNGI OF THE BLACK SEA BASIN: DIRECTIONS AND PERSPECTIVES OF RESEARCH

N. I. Kopytina

A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation
E-mail: kopytina_n@mail.ru

Totally 71 literature source focused on the study of the Black Sea fungi (micromycetes) for the period from 1867 to 2018 was analyzed. In the 1860s and 1930s *Zostera marina* sea grass epidemics were recorded caused by fungi-like organisms of the genus *Labyrinthula*. In the late 19th and early 20th centuries, several cases of seagrass local mycosis were also identified. In the 1960s–2000s invertebrate epizootics caused by fungi were recorded: *Hyphochytrium peniliae* species parasitized on the Cladocera *Penilia avirostris* and caused its mass death; fungus *Leptolegnia pontica* infected eggs of Cirripedia *Balanus improvisus* and significantly reduced the population fecundity; the invasion of the fungus *Ostracoblabe implexa* led to the destruction of the *Ostrea edulis* oyster populations. Currently, single cases of the lesions on the cultivated oyster *Crassostrea gigas* (its spat is brought from other countries) by *O. edulis* are noted. Fungi-epibionts were isolated from the shells of *C. gigas* and *Mytilus galloprovincialis*. Microsporidia *Steinhauisia mytilovum* was identified in mature oocytes of *M. galloprovincialis*. On the surface of fish and in their internal organs, filamentous fungi and intracellular parasites (microsporidia) were found. Fungi were revealed on the surface of bottlenose dolphins. The study of pelagial, benthal, cellulose-containing substrates', foams', periphyton, micro- and macroalgae, seagrasses mycobiota was carried out. Currently, 435 species of fungi were found in the Black Sea basin. They belong to 212 genera, 84 families, 50 orders, 19 classes, and 3 kingdoms. Totally 372 species were recorded in the marine environment, 196 were found in the freshwaters, and 31 species was recorded in the hypersaline waters. In the water column, 230 species of fungi were identified (in the hydrogen sulfide zone – 21); in the bottom sediments – 202 (in the hydrogen sulfide zone – 31); 70 species were recorded on wood; 30 – in periphyton on glasses and artificial stony supralittoral (berths, traverses); 46 – in marine foam; 50 – on/in molluscs; 18 – on the skin of dolphins; 116 – on macroalgae; 2 – on microalgae; 38 – on seagrasses; 69 – on/in fish; 14 – on/in crustaceans. The number of species found in the coastal waters of different regions is: Georgia – 8; Gelendzhik (Russia) – 56; Crimean Peninsula – 276; the north-western part of the Black Sea – 177; Romania – 112; Bulgaria – 44; Turkey – 9; Danube River – 238; Snake Island – 30. This review reflects individual studies on the fungi ability to utilize cellulose, petroleum and its products, phenol, and sulfur and to cause corrosion of metals. The first results in the study of antimicrobial activity of facultative and obligatory marine fungi of the Black Sea, as well as the ability of fungi to luminescence, are considered. This article lists directions of research in marine mycology that are perspective for the further study.

Keywords: Black Sea, marine fungi, epizooty, molluscs, fishes, crustaceans, hydrogen sulfide zone, water, bottom sediments, wood