



УДК 582.282.284.288(262.5)

ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ МИКОБИОТЫ ПРИБРЕЖНЫХ ВОД КРЫМА (ЧЁРНОЕ МОРЕ)

© 2016 г. **Н. И. Копытина**¹, канд. биол. наук., с. н. с.,
И. А. Дудка², докт. биол. наук, член-корр. НАН Украины, зав. отд.

¹Институт морских биологических исследований им. А. О. Ковалевского РАН, Севастополь, Россия
E-mail: kopytina_n@mail.ru

²Институт ботаники им. М. Г. Холодного НАН Украины, г. Киев, Украина

Поступила в редакцию 05.04.2016 г. Принята к публикации 07.06.2016 г.

Новые сведения о распространении грибов, смена родовых названий и изменение систематического положения некоторых видов обуславливают необходимость ревизии микобиоты прибрежных вод Крыма. Цель работы — на основе литературных и собственных данных провести ревизию синонимии названий грибов, выявить видовое богатство, дать количественную оценку и выполнить сравнительный анализ таксономического разнообразия микобиоты различных районов и биотопов черноморского сектора прибрежных вод Крыма и западной халистазы. Исследованы биотопы: вода, донные отложения, водоросли, покровы беспозвоночных животных, кожа дельфинов, *Zostera marina* и древесина. Список видов микроскопических грибов включал 275 видов из 105 родов, 40 семейств, 26 порядков, 15 классов, 5 отделов. Число видов по районам изменялось от 19 (6.9 % от видового состава) в западной халистазе до 147 (53.4 %) в бухте Казачья, по биотопам — от 17 (6.2 %) на коже дельфинов до 157 (57.1 %) в донных отложениях. Оценка видового разнообразия грибов выполнена с использованием индексов таксономической отличительности TaxDI ($\Delta+$ и $\Lambda+$). Минимальная таксономическая сложность разнообразия ($\Delta+$ = 66.4) определена в районе западной халистазы, максимальная в б. Севастопольская ($\Delta+$ = 80.2). На древесине выявлено минимальное значение индекса ($\Delta+$ = 70.0), на беспозвоночных — максимальное ($\Delta+$ = 86.2). Наименьшей таксономической сложностью характеризовались комплексы, в которых основа видового состава (81.8–89.5 % по районам и 76.5–87.1 % по биотопам) была представлена поливидовыми ветвями микобиоты из «ведущих» семейств и родов. Число исследованных биотопов определило отличительные особенности иерархического разнообразия микобиоты. На структуру комплексов грибов влияли облигатно морские виды, выделенные с беспозвоночных животных и фрагментов древесины. Максимальное сходство микокомплексов на всех таксономических уровнях отмечено в бухтах Казачья и Камышовая, минимальное — для микокомплексов западной халистазы и б. Севастопольская, наибольшее сходство структуры зафиксировано в биотопах воды и донных отложений, наименьшее — в биотопах воды и древесины.

Ключевые слова: микобиота, микромицеты, микокомплексы, структура комплексов грибов, систематические спектры, «ведущие» семейства и роды, индексы таксономической отличительности, моно-, олиго-, поливидовые ветви, Крым, Чёрное море

Морские микромицеты — это обширная экологическая группа организмов, постоянно присутствующих в биоценозах, поэтому изучение их видового состава, пространственного распространения и взаимоотношения с другими организмами представляет несомненный научный интерес. По происхождению водные грибы можно разделить на две подгруппы: первичноводные (появились в водной среде и остались в ней — облигатно водные грибы) и вторичноводные (в ходе эволюции мигрировали на сушу, а

затем вновь вернулись в водную среду). Эвритопные грибы заносятся в морские акватории вместе с растительными и животными субстратами, терригенными стоками и воздушными потоками. Грибы-мигранты, представленные видами родов *Aspergillus*, *Penicillium*, *Cladosporium*, *Alternaria*, *Trichoderma*, *Chaetomium* и др., характеризуются высокой частотой встречаемости в морских водоёмах [2, 4, 9, 15, 18, 19, 21, 22], поэтому неоправданно игнорировать эти микроорганизмы, так как во многих случаях

именно они составляют фоновую микобиоту (все грибы, присутствующие в конкретной географической области) в морях и океанах.

В пространстве микромицеты формируют микокомплексы с разной степенью устойчивости, занимающие одно функционально дискретное местообитание. Доказательства их функциональных отношений пока отсутствуют.

Первые сведения о микроскопических грибах прибрежных вод п-ова Крым появились в 1903 г. К. Н. Декенбах (1866–1931), заведующий Южно-Крымской станцией защиты растений (ЮжКрымСТАЗР), описал на черноморской микроскопической водоросли *Calothrix* sp. хитридиомицет *Coenomyces consuens* K. N. Deckenb. (1901) (= *Deckenbachia consuens* (K. N. Deckenb.) Jacz. 1931) (по [10]). В дальнейшем морские грибы изучали в окружающей среде, на гидробионтах (водорослях, морской траве, беспозвоночных животных и дельфинах), а также в местах содержания дельфинов [1, 2, 6–11, 13, 16–19, 22, 23].

В монографии Н. Я. Артемчук «Микофлора морей СССР» [2] изложены результаты исследования микобиоты двух бухт Крымского п-ва (Казачья и Камышовая) и нескольких станций вдоль побережья между Севастополем и Балаклавой. До 2006 г. это была единственная монография по морской микологии в СНГ. Работа Н. Я. Артемчук стимулировала интерес к исследованию морских грибов северных, дальневосточных и южных морей СНГ. Появились многочисленные публикации, посвященные морской микобиоте [4, 5, 15, 23]. На основании собственных данных и публикаций других авторов был составлен таксономический список микромицетов всего Чёрного моря [1–4, 6–9, 11, 13, 16–19, 21, 22]. В отличие от грибов прочих районов моря грибы прибрежных вод Крыма наиболее изучены, однако эти разрозненные данные размещены в различных публикациях, а самые последние результаты, полученные авторами в 2011–2014 гг., пока не опубликованы. Новые сведения о распространении микромицетов, изменения в систематическом положении видов, а также смена родовых названий в соответствии с современными молекулярно-генетическими исследованиями требуют критической ревизии микобиоты различных участков побережья Крыма.

Цель работы — на основе литературных и собственных данных провести ревизию синонимии названий грибов, выявить видовое богатство, дать количественную оценку и выполнить сравнительный анализ таксономического разнообразия микобиоты различных районов и биотопов черноморского сектора прибрежных вод Крыма и западной халистазы.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Собственный материал составил 418 проб, собранных в рейсах №№ 70 и 72 на НИС «Профессор Водяницкий» в 2011 и 2013 гг. (рис. 1) и в бухтах г. Севастополя. Исследо-

вания воды и донных отложений проводили вдоль южного берега Крыма (ЮБК), западного побережья, в Каркинитском заливе и в районе западной халистазы. Район западной халистазы был выбран для сравнения с прибрежными местообитаниями. В этом районе находятся максимальные глубины Чёрного моря (более 2000 м), пробы воды были отобраны с горизонтов воды: 0, 40, 50, 60, 100, 130, 150, 200, 300, 500, 1000 м. На горизонтах 130–1000 м в воде было обнаружено присутствие сероводорода. В бухтах Казачья, Камышовая и Севастопольская (г. Севастополь) собраны фрагменты древесины и моллюски. Мазки с кожи дельфинов афалин (*Tursiops truncatus* Montagu, 1821) были отобраны в прибрежных волтерах бухты Казачья (НИЦ «Государственный океанариум Украины») (табл. 1).

Проанализированы более 40 публикаций о микроскопических морских грибах Крыма [1, 2, 6–9, 11, 13, 16–19, 22] и др. По литературным данным составлены списки микромицетов в воде и донных отложениях б. Камышовая и на гидробионтах: морской траве (*Zostera marina* L., 1753), макроводорослях, покровах беспозвоночных животных (*Penilia avirostris* Dana, 1852, *Balanus improvisus* Darwin, 1854; *Ostrea edulis* Linné, 1758; частично на *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819 и *Crassostrea gigas* Thunberg, 1793), а также внесены дополнения в список видов, выделенных из воды и донных отложений в б. Казачья [2, 6, 11, 13, 16, 18].

Из образцов воды, донных отложений и мазков с кожи дельфинов грибы выделяли методом посева на микробиологические среды. На фрагментах древесины и створках моллюсков микромицеты выращивали методом «приманок» [12].

Оценка таксономической сложности разнообразия микокомплексов на основе списка видов проведена с применением индекса средней таксономической отличительности (TaxDI, Δ+) и её вариабельности (VarTD, Λ+), которые позволяют выявить аспекты разнообразия на основе иерархического древа таксоцена, статистически достоверно оценить районные различия таксономической структуры и охарактеризовать отклонения значений индексов от среднеожидаемого уровня и не зависят от числа проб и количества видов. Значения Δ+ и Λ+ можно представить графически в виде 95 % доверительной воронки, сходящейся в направлении увеличения числа обнаруженных видов (ось OX). Индексы вычислены с применением пакета статистических прикладных программ PRIMER® 5.2.8. [25]. Анализ строился на основе использования совместимых по списку видов матриц типа Sample data (таксоны × пробы, отражающие факт присутствия/отсутствия вида в районе или биотопе) и Aggregation data (систематическое положение таксонов по возрастающим систематическим категориям: вид, род, семейство, порядок, класс, отдел) [24, 25].

Сходство таксономического состава микокомплексов черноморского сектора оценено по коэффициенту Брея — Кёртиса [24].

Таблица 1. Объем материала авторов
Table 1. Volume of the authors' material

| Район | Биотопы | | | | | | Всего |
|-------|--------------|------------------|---------------------------|----------------|---------------------------------|---|-------|
| | Водная толща | Донные отложения | Фрагменты древесины (шт.) | Кожа дельфинов | <i>Crassostrea gigas</i> (экз.) | <i>Mytilus galloprovincialis</i> (экз.) | |
| БК | 8 | 8 | 120 | 18 | 20 | – | 174 |
| БКАМ | – | – | 22 | – | – | – | 22 |
| БС | – | – | 27 | – | – | 20 | 47 |
| ЮБК | 33 | 25 | 12 | – | – | 14 | 84 |
| ЗК | 17 | 12 | – | – | – | – | 29 |
| КАРЗ | 19 | 14 | – | – | – | 8 (<i>Flexopecten ponticus</i>) | 41 |
| ЗХ | 19 | 1 | – | – | – | – | 20 |
| Всего | 96 | 60 | 181 | 18 | 20 | 43 | 418 |

Примечание: БК — б. Казачья; БКАМ — б. Камышовая; БС — б. Севастопольская; ЮБК — южный берег Крыма; ЗК — западный Крым; КАРЗ — Каркинитский залив; ЗХ — западная халистаза

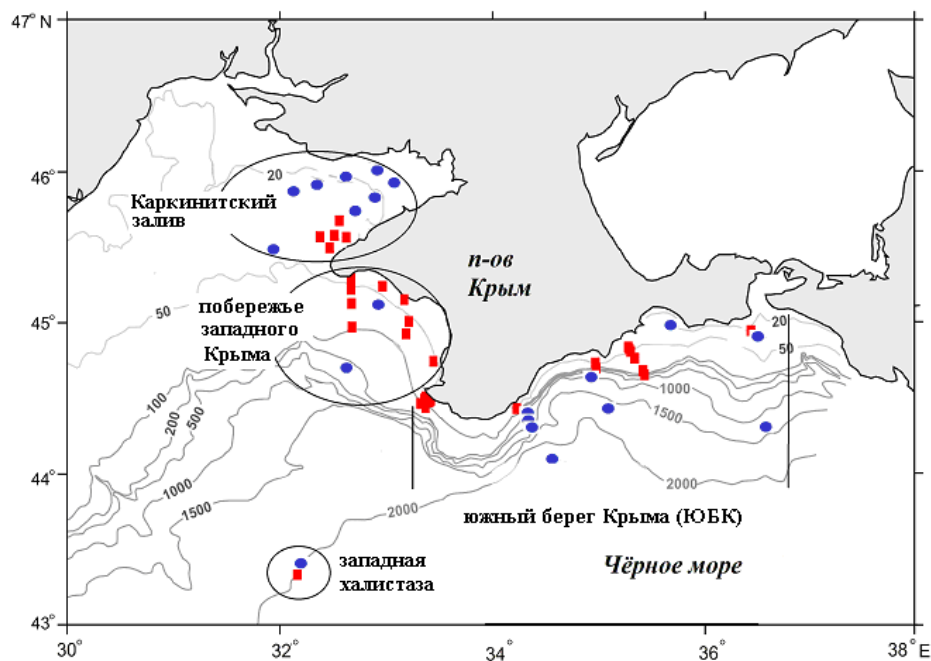


Рис. 1. Карта-схема отбора проб. ● — в рейсе № 70; ■ — в рейсе № 72 НИС «Профессор Водяницкий»
Fig. 1. Map of sampling stations. ● — 70th cruise; ■ — 72th cruise of R/V „Prof. Vodyanitkiy“

Ревизия синонимии названий микромицетов выполнена в соответствии с электронной международной номенклатурной базой [Index Fungorum](#).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Современный список микобиоты Чёрного моря составляет приблизительно 500 видов. В прибрежных водах Крымского полуострова выявлено 275 видов микромицетов из 105 родов, 40 семейств, 26 порядков, 15 классов, 5 отделов (табл. 2).

Максимальное число таксонов всех рангов и значений пропорций микобиоты вычислено для отдела Ascomycota. Выявлены 8 «ведущих» семейств, которые составляют 61.8 % от всего видового списка микобиоты (7 семейств из отдела Ascomycota и одно из отдела Zygomycota). В отделе Ascomycota по числу видов лидирует семейство Trichosomaceae (56), замыкает список Chaetomiaceae (10). Максимальное число родов отмечено в семействе Pleosporaceae (11), минимальное — в Chaetomiaceae (2). Наиболее насыщенные поливидовые ветви в структуре микобиоты образуют роды *Aspergillus* — 29 видов, *Penicillium* — 24, *Candida* — 14 и *Acremonium* — 13.

Выявлены показатели видового богатства и таксономического разнообразия (пропорции) и проведена оценка таксономической сложности разнообразия (ТСП) микобиоты разных районов черноморского сектора прибрежных вод Крыма (табл. 3). По районам число видов изменялось от 19 (западная халистаза) до 147 (б. Казачья). Во всех районах обнаружены *Alternaria alternata* (Fr.) Keissl. 1912, *Penicillium commune* Thom 1910, в шести — *Penicillium aurantiogriseum* Dierckx 1901, в пяти — *Neurospora sitophila* Shear & B. O. Dodge 1927 и *Penicillium citrinum* Thom 1910. Следует отметить, что 132 вида микромицетов (48.0 % видового состава) обнаружены только в одном из районов.

С помощью индекса $\Delta+$ дана количественная оценка видовой структуры микокомплексов районов по сравнению со среднеожидаемым уровнем (74.6 ± 2.0), соответ-

ствующим структуре микобиоты всего полуострова. Величины $\Delta+$, рассчитанные для микокомплексов бухт Казачья, Камышовая, Севастопольская и ЮБК, близки к среднеожидаемому значению и на графике находятся внутри или у нижней границы 95 % вероятностной воронки (рис. 2А). В данных районах таксономическое древо микромицетов замыкается на 3–4 отделах, и вертикальная выровненность филогенетической структуры микокомплексов сходна с выровненностью микобиоты по высшим таксонам прибрежных вод полуострова в целом. В видовом составе микокомплексов преобладали представители поливидовых родов из 6–8 «ведущих» семейств, которые объединяли 55.2–67.4 % видов (ЮБК и б. Казачья) (табл. 4). По числу видов доминировали роды *Aspergillus* (6–19 видов) и *Penicillium* (1–17).

Максимальная вариабельность таксономического разнообразия установлена в б. Севастопольская ($\Delta+ = 80.2$), где были выявлены представители 7 «ведущих» семейств, но при этом виды «ведущих» родов отсутствовали или были представлены небольшим числом, за исключением рода *Candida*. В структуре таксономического древа грибов бухты большая часть видов формирует моно- и олиговидовые ветви, о чем свидетельствуют наименьшие значения пропорций микобиоты ($v/c = 2.5$; $v/p = 1.5$). Также выявлены 3 вида с рангом высокой и наивысшей таксономической исключительности (табл. 5). Присутствие/отсутствие нескольких таких видов оказывает существенное влияние на построение иерархического древа микобиоты и изменяет на графике положение точки $\Delta+$ района по отношению к границам вероятностной воронки.

В видовом составе микобиоты западной халистазы, западного побережья и Каркинитского залива отмечены наименьшие показатели числа видов, родов и семейств, а также значений пропорций p/c и v/c , замыкающиеся на представителях 3–6 «ведущих» семейств (74.3–89.5 % видового состава), из чего следует, что большинство видов относилось к поливидовым близкородственным ветвям. Сформировавшаяся структура микокомплексов обусловила низкие средние значения индекса $\Delta+$, которые не во-

Таблица 2. Видовое богатство и таксономическое разнообразие (пропорции) морской микобиоты в прибрежных водах Крыма

Table 2. Indices of the species richness, taxonomic diversity (proportions) and taxonomic complexity of diversity of the Crimean coastal waters mycobiota

| Отдел | Число таксонов | | | | | Пропорции микобиоты | | |
|---------------|----------------|---------|-----------|-----|-----|---------------------|-------|-------|
| | Класс | Порядок | Семейство | Род | Вид | p/c | v/c | v/p |
| Zygomycota | 1 | 1 | 5 | 9 | 17 | 1.8 | 3.4 | 1.9 |
| Oomycota | 3 | 4 | 5 | 5 | 5 | 1.0 | 1.0 | 1.0 |
| Labyrinthulea | 1 | 2 | 2 | 4 | 6 | 2.0 | 3.0 | 1.5 |
| Ascomycota | 6 | 18 | 30 | 84 | 239 | 2.8 | 8.0 | 2.8 |
| Basidiomycota | 3 | 3 | 3 | 3 | 8 | 1.0 | 2.7 | 2.7 |

Примечание: p/c — соотношение род/семейство; v/c — соотношение вид/семейство; v/p — соотношение вид/род.

Таблица 3. Показатели видового богатства, таксономического разнообразия (пропорции) и таксономической сложности разнообразия (ТСП) микобиоты в прибрежных водах Крыма**Table 3** Indexes of species richness, diversity (proportions) and taxonomic diversity of complexity (TDC) of mycobiota in the coastal water areas of Crimea

| Район | | БК | БКАМ | БС | ЮБК | ЗХ | ЗК | КАРЗ |
|--|-----------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| Таксономическая структура, число таксонов | Отдел | 3 | 4 | 4 | 3 | 1 | 2 | 2 |
| | Класс | 9 | 10 | 11 | 7 | 3 | 5 | 6 |
| | Порядок | 19 | 16 | 18 | 14 | 6 | 10 | 11 |
| | Семейство | 29 | 25 | 20 | 17 | 6 | 11 | 12 |
| | Род | 66 | 52 | 32 | 33 | 10 | 15 | 16 |
| | Вид | 147 | 104 | 49 | 87 | 19 | 35 | 33 |
| Пропорции микобиоты | р/с | 2.3 | 2.1 | 1.6 | 1.9 | 1.7 | 1.4 | 1.3 |
| | в/с | 5.1 | 4.2 | 2.5 | 5.1 | 3.2 | 3.2 | 2.8 |
| | в/р | 2.2 | 2.0 | 1.5 | 2.6 | 1.9 | 2.3 | 2.1 |
| ТСП | TaxDI Δ+ | 78.4 | 78.5 | 80.2 | 76.3 | 66.4 | 69.4 | 73.3 |
| | VarTD, Δ+ | 408.2 | 465.3 | 454.8 | 542.4 | 618.8 | 636.1 | 486.3 |

Примечание: обозначения такие же, как в табл. 1.

шли в границы 95 % доверительной воронки.

Среднее значение индекса Δ+ для микобиоты прибрежных вод Крыма составило 517.5 ± 32.5 . На графике (рис. 2Б) в границы 95 % вероятностной воронки попадают значения индексов микокомплексов бухт Казачья и Севастопольская и Каркинитского залива (407.7–486.3). Таким образом, в перечисленных районах агрегированность низших таксонов по высшим рангам подобна их распределению вдоль иерархического дерева микобиоты прибрежных вод черноморского сектора полуострова. Значения индекса Δ+, вычисленные для комплексов западного побережья, западной халистазы, ЮБК и б. Камышовая, превышают среднеожидаемый уровень, так как в видовом составе этих районов отсутствуют представители 1–5 «ведущих» семейств, что упрощает структуру микокомплексов этих районов.

Сходство таксономической структуры микокомплек-

сов районов полуострова оценено с помощью коэффициента Брея — Кёртиса для возрастающих уровней иерархического дерева (вид → род → семейство → порядок → класс → отдел). Максимальное сходство микокомплексов для всех таксономических уровней отмечено между бухтами Казачья ↔ Камышовая, где значения коэффициента для разных уровней иерархии соответствовали 53.4; 63.4; 77.8; 85.7; 94.7; 85.7 %. Высокое сходство комплексов грибов в бухтах может быть определено их смежным расположением. Минимальное сходство на всех уровнях выявлено для микокомплексов западной халистазы ↔ б. Севастопольская (5.9; 10.3; 19.4; 27.3; 42.7; 40.0 %).

Значения коэффициентов сходства микокомплексов между другими районами на уровне видов изменялись от 9.5 до 35.3 %, на уровне рода — 17.1–58.3, на уровне семейства — 23.1–66.7, на уровне порядка — 33.3–75.0, на уровне класса — 46.2–80.0, на уровне отдела — 40.0–

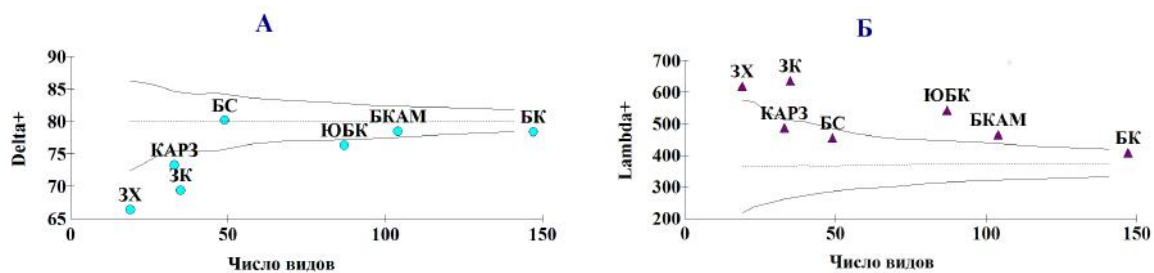


Рис. 2. Таксономическое разнообразие микобиоты в прибрежных водах Крыма. **А** — на основе индекса Δ+; **Б** — на основе индекса Λ+; пунктир — среднеожидаемые значения индексов. БК — б. Казачья; БКАМ — б. Камышовая; БС — б. Севастопольская; ЮБК — южный берег Крыма; ЗК — западный Крым; КАРЗ — Каркинитский залив; ЗХ — западная халистаза

Fig. 2. Taxonomic diversity of mycobiota in the different areas of the coastal waters of Crimea. **A** — based on Δ+ calculating; **B** — based on Λ+ calculating; dotted line indicates the mean of TaxDI index values calculated from the master-list. БК — Kazach'ya Bay; БКАМ — Kamyshovaya Bay; БС — Sevastopol Bay; ЮБК — Southern coast of Crimea; ЗК — West Crimea; КАРЗ — Karkinitskii creek; ЗХ — West khalistaza

Таблица 4. Систематические спектры «ведущих» семейств и родов микромицетов в прибрежных водах Крыма**Table 4.** Systematic spectra of the “leading” families and genera of micromycetes in Crimean coastal waters

| Систематические спектры, число видов / число родов | | | | | | | |
|---|------|------|------|------|------|------|------|
| «Ведущие» семейства и роды, число видов / число родов | БК | БКАМ | БС | ЮБК | КАРЗ | ЗК | ЗХ |
| Отдел Ascomycota | | | | | | | |
| Trichocomaceae 56/5 | 36/4 | 27/3 | 1/1 | 27/3 | 11/2 | 15/2 | 9/2 |
| <i>Aspergillus</i> 29 | 16 | 9 | 0 | 19 | 6 | 8 | 4 |
| <i>Penicillium</i> 24 | 17 | 17 | 1 | 7 | 5 | 6 | 5 |
| Pleosporaceae 24/11 | 10/7 | 6/3 | 3/3 | 9/3 | 6/2 | 3/1 | 5/2 |
| <i>Alternaria</i> 10 | 4 | 4 | 1 | 8 | 5 | 4 | 3 |
| Incertae sedis / поп. Нурocreales 23/7 | 12/6 | 8/6 | 2/2 | 12/3 | 3/2 | 7/2 | 3/2 |
| <i>Acremonium</i> 13 | 6 | 1 | 0 | 8 | 2 | 6 | 2 |
| Nectriaceae 17/3 | 12/6 | 7/4 | 1/1 | 2/2 | 2/1 | 0 | 0 |
| <i>Fusarium</i> 11 | 7 | 3 | 0 | 1 | 2 | 0 | 0 |
| Incertae sedis / поп. Saccharomycetales 15/2 | 2/2 | 0 | 10/1 | 5/1 | 1/1 | 1/1 | 0 |
| <i>Candida</i> 14 | 1 | 0 | 10 | 5 | 1 | 1 | 0 |
| Halosphaeriaceae 13/6 | 9/7 | 3/3 | 11/7 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Corollospora</i> 3 | 2 | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Remispora</i> 3 | 2 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Chaetomiaceae 10/2 | 7/2 | 4/1 | 4/2 | 2/1 | 4/2 | 0 | 0 |
| <i>Chaetomium</i> 7 | 5 | 4 | 3 | 2 | 3 | 0 | 0 |
| Отдел Zygomycota | | | | | | | |
| Mucoraceae 11/4 | 10/5 | 7/4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Mucor</i> 5 | 4 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Доля от всего видового состава, % | 67.4 | 59.6 | 65.3 | 55.2 | 81.8 | 74.3 | 89.5 |

Примечание: обозначения такие же, как в табл. 1.

Таблица 5. Виды микромицетов с высоким и наивысшим рангами таксономической исключительности**Table 5.** Species of micromycetes with high and the highest ranks of taxonomic exclusiveness

| Вид | Род | Семейство | Порядок | Класс | Район | Биотоп |
|---|-----|-----------|---------|---------------------|----------|-----------|
| Виды с высоким рангом таксономической исключительности | | | | | | |
| <i>Botrytis cinerea</i> Pers. 1794 | 1 | 1 | 1 | Leotiomycetes | КБ, БКАМ | В, ВОД |
| <i>Zalerion varia</i> Anastasiou 1963 | 1 | 1 | 1 | Lulworthiales | КБ, БС | ДРЕВ |
| Виды с наивысшим рангом таксономической исключительности | | | | | | |
| <i>Botrytis pilulifera</i> Sacc. 1880 | 1 | 1 | 1 | Leotiomycetes | КБ | В |
| <i>Zalerion maritima</i> (Linder) Anastasiou 1963 | 1 | 1 | 1 | Lulworthiales | КБ | ДЕЛ, ДРЕВ |
| <i>Hyphochytrium peniliae</i> N. J. Artemczuk & Zelez. 1969 | 1 | 1 | 1 | Hyphochytriomycetes | БС | Б/П |
| <i>Nia vibrissa</i> R. T. Moore & Meyers 1961 | 1 | 1 | 1 | Agaricomycetes | БС | ДРЕВ |

Примечание: В — вода; ВОД — водоросли; ДРЕВ — древесина; ДЕЛ — кожа дельфинов; Б/П — беспозвоночные.

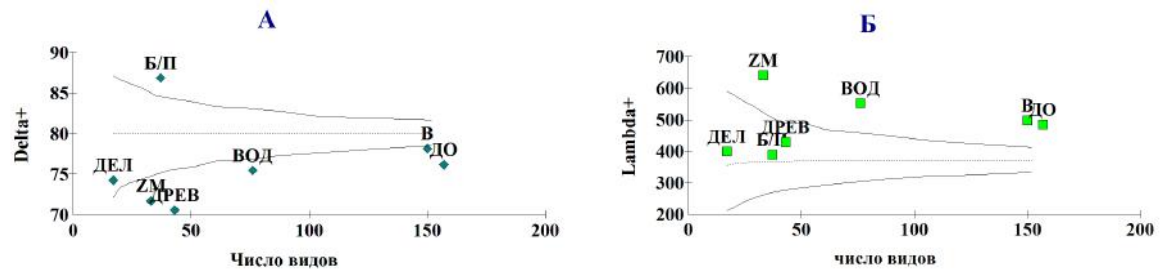


Рис. 3. Таксономическое разнообразие микобиоты в разных биотопах прибрежных вод Крыма: **А** — на основе индекса $\Delta+$; **Б** — на основе индекса $\Lambda+$; пунктир — среднеожидаемые значения индексов. В — «прибрежные воды»; ДО — донные отложения; ВОД — водоросли; ЗМ — *Zostera marina*; Б/П — беспозвоночные животные; ДЕЛ — кожа дельфинов; ДРЕВ — древесина

Fig. 3. Taxonomic diversity of microbiota in different habitats of coastal water of Crimea. **A** — based on $\Delta+$ calculating; **Б** — based on $\Lambda+$ calculating; dotted line is indicating the mean of TaxDI index values calculated from the master-list. В — coastal water; ДО — sediments; ВОД — algae; ЗМ — *Zostera marina*; Б/П — invertebrates; ДЕЛ — dolphins' skin; ДРЕВ — wood

80.0 %. Как правило, при сравнении таксонов более высокого ранга сходство микокомплексов возрастало, что вызвано постепенным упрощением строения таксономических древ, так как исключались более разветвлённые низшие уровни иерархии.

Показатели видового богатства, таксономического разнообразия и таксономической сложности разнообразия микобиоты разных биотопов черноморского сектора прибрежных вод Крыма представлены в табл. 6. По биотопам число видов микромицетов изменялось от 17 (кожа дельфинов, ДЕЛ) до 157 (донные отложения, ДО). Во всех биотопах обнаружен микромицет *A. alternata*, в шести — *Chaetomium spp.*, *P. aurantiogriseum* и *Stachybotrys chartarum* (Ehrenb.) S. Hughes 1958, в пяти — *A. tenuissima* (Kunze) Wiltshire 1933, *Aspergillus flavus* Link 1809, *P. expansum* Link 1809. 148 видов (53.8 % видового состава) микромицетов отмечены только в одном из биотопов.

Среднеожидаемая величина индекса $\Delta+$ соответствовала 75.9 ± 2.0 , наиболее близкие значения коэффициентов зарегистрированы в микокомплексах воды, донных отложений, водорослей и на коже дельфинов. На графике эти значения входят в вероятностную воронку или приближаются к её нижней границе (рис. 3А). Основа видового состава микромицетов рассматриваемых биотопов представлена поливидовыми родами, объединёнными в 5–7 «ведущих» семейств из 2 отделов микобиоты, что составляет 68.0–76.5 % (вода, кожа дельфинов) видового состава (табл. 7).

Максимальная сложность разнообразия ($\Delta+ = 86.2$) отмечена в микокомплексах, выделенных с покровов беспозвоночных. Структура микокомплексов характеризуется минимальным числом видов из «ведущих» семейств (64.8 %), а видовой состав грибов распределён по 5 отделам микобиоты с наименьшими значениями пропорций $v/c = 1.9$ и $v/p = 1.5$, что указывает на присутствие в микобиоте моно- и олиговидовых ветвей. На беспозвоночных также обнаружен вид с рангом наивысшей таксономической исключительности *Hyrphochytrium peniliae*.

Наименьшие значения $\Delta+$ получены для микоком-

плексов древесины и *Z. marina* (70.0–71.7), ядро видового состава которых (67.4–87.1 %) замыкается на 4–5 «ведущих» семействах отдела Ascomycota.

Среднеожидаемое значение индекса $\Lambda+$ для биотопов прибрежных вод Крыма соответствует 486.2 ± 33.5 (рис. 3Б), и значения индексов, вычисленные для микокомплексов кожи дельфинов, беспозвоночных, древесины, близки к среднему уровню. Индексы микокомплексов остальных биотопов выше среднего (497.1–640.5), что указывает на неравномерную представленность видов в высших рангах некоторых таксономических ветвей микобиоты и упрощение структуры (табл. 7). Так, в воде и донных отложениях, на водорослях и на *Z. marina* не выявлены виды из семейства Halosphaeriaceae, но присутствовало большое число представителей семейства Trichosomaceae.

Максимальное сходство структуры микокомплексов на всех таксономических уровнях отмечено между биотопами воды и донных отложений, значения коэффициента по возрастающим уровням иерархии составляли 56.7; 64.4; 80.7; 81.3; 82.4; 100.0 %. Минимальное сходство микокомплексов до уровня отдела выявлено в биотопах воды и древесины 8.3; 10.4; 20.5; 38.5; 42.9. На уровне отдела наименьшее сходство отмечено в парах микокомплексов вода ↔ кожа дельфинов, донные отложения ↔ кожа дельфинов, беспозвоночные ↔ кожа дельфинов, водоросли ↔ древесина (по 40 %).

Значения коэффициентов сходства микокомплексов между другими биотопами на уровне видов изменялись от 9.0 до 47.8 %, на уровне рода — 11.9–61.9 %, на уровне семейства — 21.1–69.6, на уровне порядка — 40.0–71.4, на уровне класса — 44.4–82.4, на уровне отдела — 40.0–88.9.

ОБСУЖДЕНИЕ

Видовой состав организмов — обязательная составляющая часть экологических исследований. К группе показателей таксономического разнообразия относятся «пропорции флоры»: среднее число видов в семействе (v/c), среднее число родов в семействе (p/c) и среднее число ви-

Таблица 6. Показатели видового богатства, таксономического разнообразия и таксономической сложности разнообразия (ТСП) морской микобиоты, выделенной из разных биотопов прибрежных вод Крыма

Table 6 Indexes of species richness, diversity and systematic taxonomic diversity of complexity (TCP) of mycobiota isolated from different marine biotopes of the coastal waters of Crimea

| Район | | В | ДО | ВОД | ZM | Б/П | ДЕЛ | ДРЕВ |
|--|-----------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| Таксономическая структура, число таксонов | Отдел | 4 | 4 | 3 | 2 | 5 | 1 | 2 |
| | Класс | 11 | 8 | 8 | 5 | 12 | 5 | 4 |
| | Порядок | 19 | 16 | 11 | 7 | 15 | 9 | 10 |
| | Семейство | 29 | 27 | 17 | 9 | 19 | 9 | 11 |
| | Род | 54 | 61 | 36 | 13 | 25 | 11 | 23 |
| | Вид | 150 | 157 | 76 | 31 | 37 | 17 | 43 |
| Пропорции микобиоты | р/с | 1.9 | 2.3 | 2.1 | 1.4 | 1.5 | 1.2 | 2.1 |
| | в/с | 6.3 | 5.8 | 5.1 | 3.4 | 1.9 | 2.4 | 3.9 |
| | в/р | 2.8 | 2.6 | 2.1 | 2.4 | 1.5 | 1.6 | 1.9 |
| ТСП | TaxDI Δ+ | 78.1 | 76.0 | 75.4 | 71.7 | 86.2 | 74.3 | 70.0 |
| | VarTD Δ+ | 497.1 | 482.6 | 551.4 | 640.5 | 396.0 | 399.8 | 436.1 |

Примечание: В — «прибрежные воды»; ДО — донные отложения; ВОД — водоросли; ZM — *Zostera marina*; Б/П — беспозвоночные животные; ДЕЛ — кожа дельфинов; ДРЕВ — древесина

Таблица 7. Систематические спектры «ведущих» семейств и родов морских микромицетов в биотопах прибрежных вод Крыма

Table 7. Systematic spectrum of «leading» micromycetous families and genera in biotopes of the coastal waters of Crimea

| Систематические спектры, число видов / число родов | | | | | | | | |
|---|------|------|------|------|------|------|------|--|
| «Ведущие» семейства и роды, число видов / число родов | В | ДО | ВОД | ZM | Б/П | ДЕЛ | ДРЕВ | |
| Отдел Ascomycota | | | | | | | | |
| Trichocomaceae 56/5 | 43/2 | 47/4 | 24/4 | 13/2 | 3/2 | 6/2 | 0 | |
| <i>Aspergillus</i> 29 | 22 | 25 | 5 | 4 | 1 | 4 | 0 | |
| <i>Penicillium</i> 24 | 21 | 19 | 17 | 9 | 2 | 2 | 0 | |
| Pleosporaceae 24/11 | 10/3 | 15/7 | 8/5 | 3/1 | 2/1 | 2/2 | 11/5 | |
| <i>Alternaria</i> 10 | 8 | 7 | 3 | 3 | 2 | 1 | 5 | |
| Nectriaceae 17/3 | 7/6 | 10/4 | 8/2 | 2/1 | 0 | 0 | 0 | |
| р. <i>Fusarium</i> 11 | 2 | 6 | 6 | 2 | 0 | 0 | 0 | |
| Halosphaeriaceae 14/7 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3/3 | 1/1 | 13/7 | |
| <i>Corollospora</i> 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 3 | |
| <i>Remispora</i> 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 3 | |
| Chaetomiaceae 10/2 | 5/2 | 4/1 | 3/1 | 2/1 | 5/1 | 0 | 4/2 | |
| <i>Chaetomium</i> 7 | 4 | 4 | 3 | 2 | 5 | 0 | 2 | |
| Incertae sedis / поп. Нуроcreales 23/7 | 18/5 | 18/5 | 9/6 | 7/4 | 3/2 | 2/1 | 1/1 | |
| <i>Acremonium</i> 13 | 10 | 10 | 3 | 2 | 1 | 2 | 0 | |
| Incertae sedis / поп. Saccharomycetales 15/2 | 13/1 | 3/2 | 0 | 0 | 6/1 | 2/1 | 0 | |
| <i>Candida</i> 14 | 13 | 2 | 0 | 0 | 6 | 2 | 0 | |
| Отдел Zygomycota | | | | | | | | |
| Mucoraceae 11/4 | 6/3 | 9/4 | 5/3 | 0 | 2/2 | 0 | 0 | |
| <i>Mucor</i> 5 | 3 | 4 | 3 | 0 | 1 | 0 | 0 | |
| Доля от всего видового состава, % | 68.0 | 67.5 | 75.0 | 87.1 | 64.8 | 76.5 | 67.4 | |

Примечание: обозначения такие же, как в табл. 1.

дов в роде (в/р). Важнейшими таксономическими спектрами, отражающими признаки биот, по которым возможно их сравнение, являются состав и последовательность расположения 1) семейств по числу видов; 2) семейств по числу родов; 3) родов по числу видов. В сравнительных целях обычно используется не весь спектр, а лишь его головная часть, состоящая из 10–15 наиболее крупных («ведущих») семейств или родов [20]. Такая трактовка таксономического разнообразия, которая наиболее часто используется в ботанических работах, нашла отражение и в нашей работе.

Мы также выполнили многомерный статистический анализ возможного отклонения таксономического разнообразия микобиот от ожидаемого уровня, в отношении общего списка видов морских грибов, с использованием индексов таксономической отличительности AvTD ($\Delta+$) и VarTD ($\Lambda+$) [14, 24, 25]. Анализ структуры проведён по списку видов от уровня рода до уровня отдела. Индекс $\Delta+$ характеризует вертикальную таксономическую «выровненность» таксоцены, т. е. пропорциональность в соотношении числа таксонов на предыдущем и последующем уровнях вдоль условного иерархического дерева. Индекс $\Lambda+$ отражает горизонтальную асимметричность таксономического дерева по отношению к среднеожидаемому уровню, т. е. разную представленность низших таксонов в пределах отдельных ветвей дерева, замыкающихся на различных иерархических уровнях [14, 24, 25].

В результате анализа выяснено, что основная часть таксономического дерева микобиоты представлена поливидовыми ветвями. Доля моновидовых (родов) ветвей с рангом высокой и наивысшей исключительности, при исчезновении которых теряется целая филогенетическая ветвь, невысока и составляет 3.4 % от общего числа.

По результатам анализа таксономической структуры микобиоты районов прибрежных вод Крыма и западной халистазы выявлено, что состав микокомплексов исследуемых районов делится на 2 группы. Значения индекса таксономического разнообразия $\Delta+$ микокомплексов первой группы (бухты Казачья, Камышовая, Севастопольская и южный берег Крыма) находятся вблизи среднеожидаемого уровня для всего Чёрного моря в пределах 95 % доверительного интервала. Это позволяет охарактеризовать таксономическую структуру микокомплексов первой группы как иерархически выровненную и близкую по архитектонике к структуре микобиоты Чёрного моря. Значения индекса $\Lambda+$ микокомплексов первой группы находятся выше среднеожидаемого уровня, что характеризует высокую степень вариабельности таксономической структуры. Во второй группе микокомплексов (западное побережье, Каркинитский залив, западная халистаза) значения индексов отличаются от среднеожидаемых (значения $\Delta+$ — ниже, а $\Lambda+$ — выше), и микокомплексы характеризуются упрощённой структурой разнообразия, по сравнению с первой группой. Самая элементарная структура микокомплексов выявлена в районе западной халистазы, в ко-

торой видовой состав микромицетов был ограничен представителями трёх «ведущих» семейств. Подобная закономерность характерна для всех изучаемых горизонтов воды (до 1000 м). Meyers et al. [22], проводившие исследование глубоководных районов Чёрного моря в 1963 г., указывали аналогичный видовой состав микобиоты. По-видимому, данная структура микокомплексов характерна для глубоководных районов моря.

Анализ таксономической структуры микобиоты биотопов также показал разделение структуры микокомплексов по группам. По значениям $\Delta+$ в воронку 95 % вероятности входят или близки по значению индекса микокомплексы воды, донных отложений, кожи дельфинов и талломов водорослей. Наиболее представлены таксоны высших рангов в микокомплексах на поверхности беспозвоночных животных, что проявляется в максимальном значении индекса.

Наибольшая горизонтальная асимметричность таксономического дерева по отношению к среднеожидаемому уровню выявлена в микокомплексах на коже дельфинов, беспозвоночных и древесине, значения индекса $\Lambda+$ были наиболее близки к среднеожидаемому.

Известно, что анализ отклонений значений индексов ($\Delta+$ и $\Lambda+$) от среднего уровня может быть использован для сравнительной оценки долговременных воздействий среды на особенности иерархического разнообразия таксоцены [14, 24]. В нашем случае особенности иерархического разнообразия обусловлены числом исследованных биотопов (субстратов), что подтверждают результаты, полученные в прибрежных районах. Только на беспозвоночных животных в б. Камышовая (1 вид) и б. Севастопольская (3) были обнаружены представители отдела Oomycota. Так, микромицет *Hyphochytrium peniliae* выявлен на рачке *Penilia avirostris*, вид *Leptolegnia pontica* N. J. Artemczuk 1968 — на яйцах рачка *Balanus improvisus*, *Ostracoblabe implexa* Bornet & Flahault 1891 — на устрицах *Ostrea edulis* и *Crassostrea gigas* [2]. Виды грибов, выделенные с беспозвоночных животных и древесины, в большей степени влияли на структуру микокомплексов районов. Это, как правило, облигатно морские организмы, обладающие достаточно высокой субстратной специфичностью. Например, представители семейства Halosphaeriaceae выделены на створках гигантских устриц (*C. gigas*), дельфинах и фрагментах древесины лишь в бухтах г. Севастополя [7, 8, 19]. В связи с этим районы западного побережья, западной халистазы и Каркинитский залив следует считать недостаточно исследованными, так как там в основном была изучена микобиота воды и донных отложений.

Установлено, что таксономическая структура микокомплекса, выявленная с применением «пропорций флоры» и таксономических спектров, не всегда совпадает с характеристикой комплекса по значениям индексов $\Delta+$ и $\Lambda+$. В «пропорциях флоры» отображены средние значения соотношений таксонов на уровне род — семейство, однако роды часто бывают представлены разным числом

видов, а таксономические спектры, в свою очередь, могут значительно отличаться по районам и субстратам. Эта закономерность известна, так, согласно В. М. Шмидту, который базировался в своих выводах на результатах исследования сосудистых растений, систематическая структура достаточно крупных разновеликих флор, обладая известной консервативностью, в пределах одной и той же флористической области имеет сходный характер. Мелкие флоры, сохраняя характерные для флористической области особенности систематической структуры, в целом отличаются большей изменчивостью флористических спектров [20]. Анализ таксономической сложности разнообразия строится на основе использования совместимых по списку видов матриц, в одной из которых отражается факт присутствия/отсутствия вида, а в другой — систематическое положение таксонов по возрастающим систематическим категориям, что позволяет установить сложность структуры биоты конкретного района.

Микологические исследования морских грибов, паразитирующих на гидробионтах, желательнее проводить совместно с коллегами, изучающими морскую флору и фауну, которые знают состояние организма-хозяина в норме и легко отличают экземпляры, имеющие видимую патологию. В остальных случаях микобиота, выделяемая с поверхности животных и растений, как правило, широко представлена в окружающей среде.

Выводы:

1. Таксономическое богатство микобиоты прибрежных вод Крыма насчитывает 275 видов из 105 родов, 40 семейств, 26 порядков, 15 классов, 5 отделов. В составе микобиоты выявлены 8 «ведущих» семейств, которые составляют 61.8 % списка видов (7 семейств из отдела Ascomycota и одно из отдела Zygomycota). По числу видов лидирует семейство Trichosporaceae (56), замыкает список Chaetomiaceae (10). Максимальное число родов отмечено в семействе Pleosporaceae (11), минимальное — в семействе Chaetomiaceae (2). Наиболее насыщенные поливидовые ветви в структуре микобиоты образуют роды *Aspergillus* — 29 видов, *Penicillium* — 24, *Candida* — 14 и *Acremonium* — 13. Во всех районах присутствовали 2 общих вида (0.8 % от всего состава микобиоты), только в одном из районов отмечены 132 вида (48.0 %). Во всех биотопах обнаружен 1 общий вид (0.4 %), только в одном из биотопов — 148 видов (53.8 %).
2. Видовое богатство по районам изменялось от 19 видов (6.9 %) в западной халистазе до 147 (53.4 %) в б. Казачья, в биотопах — от 17 (6.2 %) на коже дельфинов до 157 (57.1 %) в донных отложениях. Выполнена оценка видового разнообразия комплексов грибов с помощью индексов таксономической отличительности TaxDI ($\Delta+$ и $\Lambda+$). По районам минимальная таксономическая сложность разнообразия ($\Delta+$ = 66.4) выявлена в западной халистазе, максимальная — в б. Севастопольская ($\Delta+$ = 80.2). По биотопам минималь-

ная сложность разнообразия ($\Delta+$ = 70.0) обнаружена на древесине, максимальная ($\Delta+$ = 86.2) — на беспозвоночных. Наименьшей сложностью характеризовались комплексы, основа видового состава которых была представлена поливидовыми ветвями микобиоты из «ведущих» семейств и родов (81.8–89.5 % по районам и 76.5–87.1 по биотопам). Выделены 6 видов (3.4 % видового состава) микромицетов с рангом высокой и наивысшей таксономической исключительности, относящихся к моно- и олиговидовым ветвям, которые были обнаружены в одном или двух районах. Наличие в структуре микокомплексов видов с рангами высокой и наивысшей исключительности повышало сложность разнообразия, внося заметные изменения в таксономическую структуру микокомплексов разных районов у побережья черноморского сектора Крыма.

3. На всех таксономических уровнях максимальное сходство микокомплексов отмечено в бухтах Казачья и Камышовая, минимальное — для западной халистазы и б. Севастопольская. Наибольшее сходство структуры микокомплексов для всех таксономических уровней зафиксировано в парах биотопов вода ↔ донные отложения, наименьшее — вода ↔ древесина. Особенности иерархического разнообразия микобиоты были обусловлены числом исследованных биотопов. Обязатно морские виды грибов, выделенные с беспозвоночных животных и древесины, в большей степени влияли на структуру комплексов районов.

Благодарности. Авторы выражают искреннюю признательность администрации Института морских биологических исследований им. А. О. Ковалевского РАН (бывшего Института биологии южных морей НАН Украины) в лице д. б. н. Ю. Н. Токарева и д. б. н. С. Б. Гулина за организацию научно-исследовательских рейсов, всему научному и плавсоставу экспедиционных рейсов №№ 70 и 72 НИС «Профессор Водяницкий»; глубоко благодарны д. б. н. Е. Л. Невровой, к. б. н. А. Н. Петрову за многолетнее сотрудничество, консультативную помощь в освоении статистической программы PRIMER v5 и ценные замечания при подготовке рукописи; благодарят за совместную плодотворную работу д. б. н. Н. Г. Сергееву, к. б. н. Н. А. Андрееву, к. б. н. Л. Л. Смирнову, к. б. н. М. В. Лебедевскую, А. В. Темных. Сердечное спасибо к. б. н. О. И. Беляевой и к. б. н. В. К. Мачкевскому за помощь в отборе проб, а также всем коллегам, оказавшим дружескую поддержку.

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). *Ekosystemy*, 2015, iss. 1(31), pp. 21–29. (in Russ.).]
2. Артемчук Н. Я. *Микофлора морей СССР*. Москва : Наука, 1981. 190 с. [Artemchuk N. Ya. *Mikoflora morei SSSR*. Moscow: Nauka, 1981, 190 p.]
 3. 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-V88.]
 4. 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, no. 1, pp. 20–30 (in Russ.)]
 5. Бубнова Е. Н., Грум-Гржиайло О. А., Коновалова О. П., Марфенина О. Е. 50 лет микологических исследований на беломорской станции им. Н. А. Перцова: основные направления, итоги, перспективы // *Вестник московского университета. Серия 16: Биология*. 2014. № 1. С. 29–46. [Bubnova E. N., Grum-Grzhimaylo O. A., Konovlova O. P., Marfenina O. E. Fifty years of mycological studies at the MSU White Sea Biological Station: research areas, principal results and outlooks. *Vestnik Moskovskogo universiteta. Seriya 16: Biologiya*, 2014, no. 1, pp. 29–46. (in Russ.)]
 6. Дорошенко Ю. В. *Микрофлора систем гидробиологической очистки морских вод* : автореф. дис... канд. биол. наук. Севастополь, 2009. 20 с. [Doroshenko Yu. V. *Mikroflora sistem gidrobiologicheskoi ochistki morskikh vod*: avtoref. dis... kand. biol. nauk. Sevastopol', 2009, 20 p.]
 7. Копытина Н. И. Морские микромицеты целлюлозосодержащих субстратов юго-западного побережья Крымского полуострова (Чёрное море) // *Современная микология в России : тезисы докладов третьего съезда микологов России*. Москва, 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 : tezisy dokladov tret'ego s'ezda mikologov Rossii*. Moscow, 2012, vol. 3, pp. 113–114.]
 8. Копытина Н. И., Лебедовская 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. *Morskoi ekologicheskii zhurnal*, 2014, vol. 13, no. 2, pp. 41–44. (in Russ.)]
 9. Крисс А. Е. *Морская микробиология (глубоководная)*. Москва : Изд-во АН СССР, 1959. 455 с. [Kriss A. E. *Morskaya mikrobiologiya (glubokovodnaya)*. Moscow: Izd-vo AN SSSR, 1959, 455 p.]
 10. Кузнецов Е. А. *Грибы водных экосистем* : автореф. дис. ...докт. биол. наук. Москва, 2003. 63 с. [Kuznetsov E. A. *Griby vodnykh ekosistem*: avtoref. dis. ...dokt. biol. nauk. Moscow, 2003, 63 p.]
 11. Лебедовская 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 Всероссийского съезда Паразитологического общества при Российской академии наук (Санкт-Петербург, 20–25 октября 2008). Санкт-Петербург, 2008. Т. 2. С. 122–126. [Lebedovskaya M. V., Belofastova I. P. Parazity i zabolevaniya ustrits *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) i *Ostrea edulis* (Linne, 1758) v Chernom more. In: *Parazitologiya v XXI veke – problemy, metody, resheniya*: materialy IV Vserossiiskogo s'ezda Parazitologicheskogo obshchestva pri Rossiiskoi akademii nauk (Sankt-Peterburg, 20–25 oktyabrya 2008). Sankt-Peterburg, 2008, vol. 2, pp. 122–126.]
 12. *Методы экспериментальной микологии : Справочник*. Киев : Наукова думка, 1982. 550 с. [*Metody eksperimental'noi mikologii: Spravochnik*. Kiev: Naukova dumka. 1982, 550 p.]
 13. Морозова-Водяницкая Н. В. Эпидемическое заболевание морской травы — зостеры в Чёрном море // *Природа*. 1936. № 1. С. 94–98. [Morozova-Vodyanickaya N. V. Epidemicheskoe zabolevanie morskoi travy — zostery v Chernom more. *Priroda*, 1936, no. 1, pp. 94–98.]
 14. Неврова Е. Л. Структурные основы региональных отличий таксономического разнообразия донных диатомовых (Bacillariophyta) Чёрного моря // *Морской биологический журнал*. 2016. Т. 1, № 1. С. 43–63. [Nevrova E. L. The structural basis of regional differences in taxonomic diversity of benthic diatoms (Bacillariophyta) of the Black Sea. *Morskoi biologicheskii zhurnal*, 2016, vol. 1, no. 1, pp. 43–63. (in Russ.)]
 15. Пивкин М. В. *Вторичные морские грибы Японского и Охотского морей* : автореф. дис. ...докт. биол. наук. Москва, 2010. 40 с. [Pivkin M. V. *Vtorichnye morskije griby Yaponskogo i Okhotskogo morei*: avtoref. dis. ...dokt. biol. nauk. Moscow, 2010, 40 p.]
 16. 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. Affection of Black Sea oysters with the shell oyster disease: prophylaxis and selecting resistand oysters. *Rybnoe khozyaistvo Ukrainy*, 2002, no. 3, 4, pp. 45–47. (in Russ.)]
 17. Ржепишевский И. К., Артемчук Н. Я. Грибковое поражение двух видов черноморских баянусов // *Биоло-*

- гия моря. 1970. № 18. С. 167–172. [Rzhepishevskii I. K., Artemchuk N. Ya. Gribkovoe porazhenie dvukh vidov chernomorskikh balyanusov. *Biologiya morya*, 1970, no. 18, pp. 167–172.]
18. 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). *Morskoi ekologicheskii zhurnal*, 2010, vol. 9, no. 2, pp. 81–88. (in Russ.)]
19. 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* : сборник научных трудов по материалам VII международной конференции (Суздаль 24–28 сентября 2012 г.). Москва, 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*: Collection of scientific papers after the Seventh International Conference (Suздal, Russia, Sept. 24–28, 2012). Moscow, 2012, pp. 239–244.]
20. Шмидт В. М. *Математические методы в ботанике*. Ленинград : Изд-во Ленингр. ун-та, 1984. 288 с. [Shmidt V. M. *Matematicheskie metody v botanike*. Leningrad: Izd-vo Leningr. Un-ta, 1984, 288 p.]
21. Aleem A. A., Hulea A. Marine fungi from Romania. *Cercetări marine*, 1974, no. 7, pp. 29–53.
22. Meyers S. P., Ahearn D. G., Roth F. J., Jr. Mycological investigations of the Black Sea. *Bulletin of Marine Science of the Gulf and Caribbean*, 1967, vol. 17, no. 3, pp. 576–596.
23. 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. 1–9.
24. Warwick R. M., Clarke K. R. Taxonomic distinctness and environmental assessment. *Journal of Applied Ecology*, 1998, vol. 35, iss. 4, pp. 532–543.
25. Warwick R. M., Clarke K. R. Practical measures of marine biodiversity based on relatedness of species. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review*, 2001, vol. 39, pp. 201–231.

The taxonomic diversity of mycobiota in the coastal waters of Crimea (the Black Sea)

N. I. Kopytina¹, I. A. Dudka²

¹Kovalevsky Institute of Marine Biological Research RAS, Sevastopol, Russian Federation
E-mail: kopytina_n@mail.ru

²M. G. Kholodny Institute of Botany NAS of Ukraine, Kharkov, Ukraine
E-mail: j_dudka@mail.ru

New information about fungi distribution, change of genera names and change of the systematic attribution of some species determine the necessity of revision of the Crimean coastal waters mycobiota. The purpose of this work is to conduct a revision of fungi names synonymy, to reveal specific richness, to give quantitative evaluation and to perform comparative analysis of the taxonomic diversity of mycobiota of different regions and biotopes in the Black sea sector of the Crimean coastal waters and West khalistaza on the base of literature and our own data. The following biotopes have been studied: water, bottom sediments, algae, integument of invertebrates, dolphins' skin, *Zostera marina* and wood. The taxonomic list of marine mycobiota included 275 species from 105 genera, 40 families, 26 orders, 15 classes, 5 phylum. The number of species in areas has changed from 19 (6.9 % of composition) in West khalistaza to 147 (53.4 %) in Kazach'ya Bay, in biotopes — from 17 (6.2 %) on the skin of dolphins to 157 (57.1 %) in bottom sediments. The valuation of fungal species variety was made with the usage of Taxonomic Distinctness Indices TaxDI ($\Delta+$ and $\Lambda+$). The complexity of the minimum taxonomic diversity ($\Delta+$ = 66.4) was identified in the West khalistaza, the maximum — in the Sevastopol'skaya Bay ($\Delta+$ = 80.2). The minimum value of the index ($\Delta+$ = 70.0) was identified in the fragments of wood, the maximum ($\Delta+$ = 86.2) — on invertebrates. The less taxonomic variety was revealed in the complexes, in which the basis of the composition (81.8–89.5 % in areas and 76.5–87.1 % in biotopes) was presented by polyspecies branches of mycobiota from the “leading” families and genera. The number of examined biotopes has determined the distinctive features of the hierarchic diversity of mycobiota. The obligate aquatic fungi isolated from invertebrates and from fragments of wood has affected the structure of fungal complexes. Maximal similarity of mycocomplexes at all taxonomical levels was registered in Kazach'ya and Kamyshovaya bays, minimal — in mycocomplexes of West khalistaza and Sevastopol'skaya Bay. The greatest similarity of structure was registered in biotopes of water and bottom sediments, the smallest — in biotopes of water and wood.

Keywords: mycobiota, micromycetes, mycocomplexes, structure of the fungal complexes, systematic and floristic spectra, “leading” families and genera, Taxonomic Distinctness Indices, mono-, oligo- and polyspecies branches, Crimea, Black Sea