

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И РОЛЬ ГРИБОВ И ГРИБОПОДОБНЫХ ОРГАНИЗМОВ В ЗООПЛАНКТОНЕ ПРЭСНОВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ (ОБЗОР)

Л. В. Воронин^{1,*}, С. М. Жданова²

¹ Ярославский государственный педагогический университет им. К.Д. Ушинского
150000 Ярославль, ул. Республиканская, 108/1, e-mail: *voroninfungi@mail.ru

² Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН
152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский район, e-mail: zhdanova@ibiw.ru

Поступила в редакцию 28.08.2023

Обобщены сведения о видовом составе и распространении микопаразитов зоопланктона: 8 видов Chytridiomycota, 2 – Ascomycota, 7 – микроспоридии, 19 – грибоподобных организмов Oomycota. Приведены известные жизненные циклы, зависимость распространения инфекций от температуры воды, плотности популяций хозяина и паразита, возраста хозяина. Указано наличие сапротрофных видов в планктоне. Они питаются мертвыми обитателями планктона и привнесенными трупами беспозвоночных из наземных условий: 30 видов Chytridiales, 4 – Mucorales и 35 видов грибоподобных Saprolegniales. Приведены сведения о роли грибов в питании зоопланктона, в основном это зооспоры и митоспоровые аскомицеты.

Ключевые слова: микопаразиты, сапротрофы, инфицирование, питание зоопланктона.

DOI: 10.47021/0320-3557-2023-7-16

ВВЕДЕНИЕ

В состав планктонных организмов входят разнообразные представители бактерий, водорослей, животных. Все они неплохо изучены в таксономическом и экологическом аспектах. Но грибы и грибоподобные организмы

исследованы мало [Gleason et al., 2017; Lepère et al., 2019]. Изучение их разнообразия, места и значения в структуре и функционировании водных экосистем очень важны.

МИКОПАРАЗИТЫ ЗООПЛАНКТОНА

В настоящее время известно немало идентифицированных видов грибов и грибоподобных организмов, паразитирующих на различных беспозвоночных зоопланктонах, но, по-видимому, это далеко не полный список (табл. 1).

В таблицу 1 включены помимо грибов и грибоподобных организмов микроспоридии, группа, положение которой до настоящего времени не получило единого подхода к расположению их в макросистеме эукариот, хотя больше всего признается ее тесное родство с царством Fungi [Соколова, 2009 (Sokolova, 2009)]. В настоящем сообщении мы не рассматриваем их экологическое значение, а о распространении и особенностях биологии микроспоридиен указывали ранее [Voronin, Zhdanova, 2021].

В природных экосистемах существует скрытое распространение паразитов. Исследуя 19 европейских озер, в популяциях дафний выявили три группы микопаразитов: грибы, микроспоридии и оомицеты с помощью секвенирования по гРНК [Wolinska et al., 2009]. Анализ 14 географических локаций дафний (в Чехии, Германии и США) показал, что в тесно локализованных популяциях состав паразитов одинаковый. Авторы считают это результатом паразитической дисперсии [Wolinska et al., 2009].

Большинство известных паразитов принадлежит к настоящим грибам хитридиомице-

там и грибоподобным оомицетам. У них много общего в морфологии, жизненном цикле, приспособленности к условиям среды обитания, что долгое время позволяло объединять их в общую группу фикомицетов [Sparrow, 1960]. По-видимому, паразитические хитридио- и оомицеты являются космополитами, однако к настоящему времени зафиксированы преимущественно в пресных водах умеренных и субтропических поясов северного и южного полушария (табл. 1).

Многие из указанных в таблице 1 видов зарегистрированы один или незначительное количество раз, далеко не у всех изучены биология, жизненный цикл, экология. Очень мало сведений о причинах эпизоотий, вызываемых грибами и грибоподобными организмами, о месте и значении их в пищевых сетях пресноводных экосистем.

Хитридиевые грибы, паразитирующие на беспозвоночных, являются, вероятнее всего, высокоспециализированными паразитами. Наиболее детально изучен *Coelomomyces psorophorae*, описанный в 1921 г. Его жизненный цикл включает диплоидную спорообразующую фазу (спороталлус) и гаплоидную гаметообразующую фазу (гаметоталлус). Грибы разнохозяйные, требующие различных хозяев: одна фаза – личинок жгучих комаров, другая – copepod. Обе стадии жизненного цикла подвижные.

Таблица 1. Микопаразиты зоопланктона в пресноводных экосистемах

Table 1. Zooplankton mycoparasites in freshwater ecosystems

Виды Species	Хозяева Hosts	Распространение Distributions	Источник Source
Chytridiomycota			
<i>Catenaria anguillulae</i> Sorokin	нематоды	США, Великобритания	Gleason et al., 2010
<i>Coelomomyces psorophore</i> Couch	<i>Daphnia</i> spp.	Италия, Австралия, Новая Зеландия, США	Whisler et al., 1975
<i>Olpidium gregarium</i> (Nowak.) Schroet.	Коловратки рр. <i>Brachionus</i> , <i>Euchlanis</i> (яйца и взрослые особи)	Россия (Ленинградская, Московская обл.), Япония, США	Голубева, 1995 (Golubeva, 1995)
<i>O. pseudosporearum</i> Scherff.	Амебы <i>Pseudospora parasitica</i> , <i>Pseudosporopsis bacillariacearum</i> (в зооцистах)	Венгрия	Голубева, 1995 (Golubeva, 1995)
<i>O. vampirellae</i> Scherff.	Амебы <i>Vampirella</i> (в зооцистах)	Венгрия	Голубева, 1995 (Golubeva, 1995)
<i>Polycarium leave</i> Stempell	<i>Daphnia pulex</i>	Чехия, США, Германия, Гренландия	Green, 1974; Jonson et al., 2006
<i>Rhizophydium gibbosum</i> (Zopf) Fisher	Коловратки, нематоды	Россия (Курильские о-ва), США, Бразилия	Голубева, 1995 (Golubeva, 1995)
<i>Septosperma rhizophydii</i> Whiffen	Цисты беспозвоночных	Россия (о. Врангеля), Великобритания	Голубева, 1995 (Golubeva, 1995)
Ascomycota			
<i>Metschnikowia bicuspidata</i> (Metschn.) Kamenski T.	<i>Daphnia magna</i> , <i>D. pulex</i> , <i>D. longispina</i>	Финляндия, в наскальных озерах	Ebert, 2005
<i>M. diana</i> Green	<i>D. pulex</i>	Эквадор	Green, 1974
Микроспоридии			
<i>Agglomerata cladocera</i> Pfeifer	<i>D. magna</i>	Англия, Россия (Новосибирская обл.)	Larson et al., 1996; Соколова, 2009 (Sokolova, 2009)
<i>Binucleata daphniae</i> Refardt, Decaestecker, Jonson, Vavra	<i>D. magna</i>	Бельгия	Refardt et al., 2008
<i>Flabelliforma magnivora</i> Larsson	<i>D. magna</i>	Финляндия, в наскальных озерах	Ebert, 2005
<i>Glugoides intestinalis</i> (Chatton) Larsson	<i>D. magna</i> , <i>D. pulex</i>	Финляндия, в наскальных озерах	Ebert, 2005
<i>Larssonia obtusa</i> Vidtman, Sokolova	<i>D. magna</i> , <i>D. pulex</i> , <i>D. longispina</i>	Финляндия, в наскальных озерах	Ebert, 2005
<i>Octosporea bayeri</i> Jirovec	<i>D. magna</i>	Финляндия, в наскальных озерах	Ebert, 2005
<i>Ordospora colligata</i> Larsson	<i>D. magna</i>	Финляндия, в наскальных озерах	Ebert, 2005
Грибоподобные организмы – Chromista			
Oomycota			
<i>Aphanomyces daphniae</i> Prowse	<i>Daphnia hyalina</i> var. <i>lacustris</i> , <i>D. hyalina</i> , <i>D. pulex</i>	Шотландия, Финляндия, Польша	Czeczuga et al., 2015
<i>A. patersonii</i> Scott	<i>Daphnia</i> sp., <i>D. cucullata</i>	США (Мичиган), Россия (оз. Плещеево)	Scott, 1961; Voronin, Zhdanova, 2021
<i>A. bosminae</i> Scott	<i>Bosmina</i> sp., <i>Cyclops</i> sp., <i>Daphnia cucullata</i>	США (Мичиган), Польша, Россия (оз. Плещеево)	Voronin, Zhdanova, 2021; Czeczuga et al., 2015
<i>A. acinetophagus</i> Bartsch et Wolf	<i>Acineta flava</i> , разные беспозвоночные	США (Висконсин), Польша	Scott, 1961; Czeczuga et al., 2015
<i>A. hydatinae</i> Valkanov	<i>Eriphanes senta</i> , разные беспозвоночные	Болгария	Scott, 1961; Czeczuga et al., 2015
<i>A. americanus</i> (Bartsch et Wolf) Scott	<i>Lecane (Monostyla)</i> sp., разные беспозвоночные	США (Висконсин), Польша	Scott, 1961
<i>A. ovidestruens</i> Glicklhorn	<i>Diaptomus gracialis</i> , разные беспозвоночные	Германия, Польша, Аргентина (Патагония)	Scott, 1961; Czeczuga et al., 2015; Garcia et al., 2018, 2020

Виды Species	Хозяева Hosts	Распространение Distributions	Источник Source
<i>Lagenidium giganteum</i> Schenk	<i>Daphnia</i> sp. Copepoda	Канада	Batko, 1975
<i>Blastulidium paedophthorum</i> Perez	<i>Bosmina obtusirostris</i> , <i>Camptocercus lilljeborgi</i> , <i>Ceriodaphnia megops</i> , <i>Chydorus sphaericus</i> , <i>Daphnia obtusa</i> , <i>D. longispina</i> , <i>D. magna</i> , <i>D. ambugia</i> , <i>Eurycercus lamellatus</i> , <i>Pleuroxus laevis</i> , <i>Scapholeberis mucronata</i> , <i>Sida crystallina</i> , <i>Simocephalus vetulus</i>	Англия, Финляндия, Франция, Дания, США	Green, 1974
<i>Leptolegnia caudata</i> de Bary	<i>Leptodora kindti</i>	Дания, Италия	Green, 1974
<i>Myzocytiopsis humicola</i> (G.L. Barron et Perey) M.W. Dick	Зоопланктон (вид не указан)	Бразилия	Rocha et al., 2017
<i>M. papillata</i> (G.L. Barron) M.W. Dick	Зоопланктон (вид не указан)	Бразилия	Rocha et al., 2017
<i>M. vermicola</i> (Zopf) M.W. Dick	Зоопланктон (вид не указан)	Бразилия	Rocha et al., 2017
<i>M. zoophthora</i> (Sparrow) M.W. Dick	<i>Lecane</i> sp.	Бразилия	Rocha et al., 2017
<i>Pythium daphniarum</i> Petersen	<i>Daphnia cucullata</i> , <i>D. hyalina</i> , <i>D. magna</i> , <i>Bosmina coregoni</i>	Дания, Англия	Batko, 1975
<i>Pythium flevoense</i> Plaats-Niterk	<i>Daphnia</i> sp.	Нидерланды, Аргентина (Патагония)	Пыстина, 1998 (Pystina, 1998), Garcia et al., 2020
<i>P. jirovecii</i> Ceip	<i>Daphnia pulex</i>	Чехословакия	Пыстина, 1998 (Pystjna, 1998)
<i>Saprolegnia</i> sp.	<i>Chydorus sphaericus</i>	Польша	Wolska, Mazurkiewicz-Zapałowicz, 2013
<i>Sommerstorffia spinosa</i> Arn.		Польша	Proba, 1979

Одна из них включает плавающие гаплоидные (+ и –) споры, образующиеся при мейозе. Входящие в контакт с копеподами споры инцистируются, покрываясь хитиновой кутикулой, и дают увеличение числа многих редуцированных + и – гаплоидных гаметоталлиев в полости тела хозяина. Эти таллии растут в хозяине, и зрелые образуют + и – гаметы, которые выходят из тела копепод сразу после их смерти. Слияние гамет происходит внутри или снаружи хозяина, образуя подвижные диплоидные зиготы – вторичную инфицирующую фазу. Контактывая с личинками комаров, эти зиготы инцистируются, затем продуцируют апрессорий и проникающую трубку. Далее они входят через кутикулу личинки в нижележащие эпидермальные клетки, и протопласт гриба перемещается в них. Протопласт гриба постепенно развивается в спороталлус, который входит в полость тела личинки, увеличивается в размерах и формирует дискретные единицы, известные как гифальные тела. Они растут и развиваются в диплоидный мицелий, на котором формируются терминальные покоящиеся спорангии. Эти спорангии

образуются в таком количестве, что полностью заполняют мертвых или умирающих личинок. Дезинтеграция личинок приводит к выходу покоящихся спорангиев в окружающую воду. При подходящих условиях в этих спорангиях происходит мейоз, приводящий к выходу многочисленных гаплоидных подвижных спор, которые способны инфицировать копеподы [Sigeo, 2005; Gleason et al., 2010].

Паразитические хитридиомицеты инфицируют и виды кладоцер зоопланктона. Так, П. Джонсон с соавторами сообщают об инфекции *Daphnia pulicaria* хитридиомицетом *Polycarium laeve* в 14 озерах США, которая привела к увеличению смертности, редукации роста и размножения дафнии [Jonson et al., 2006]. Данные 2003 г. показали, что плодовитость и распространение инфекции были в обратно пропорциональной зависимости. Распространение инфекции было наивысшим поздней зимой и ранней весной (>80%), когда озера были замерзшими, и самым низким в течение позднего лета (<1%). Эпидемия привела к резкому снижению плотности популяции хозяина (<99%). При предгибели хозяина *P. laeve* фор-

мировал толстостенные спорангии, которые систематически наблюдались на последних стадиях инфекции. Гриб располагается в полости тела, после гибели хозяина жгутиковые зооспоры выходят из спорангия через выводящий сосочек. Зооспоры заражают другие особи с помощью горизонтальной трансмиссии, но заражение может происходить через свободно живущую стадию. *P. laeve* может оказывать регуляторное влияние на популяции дафнии в озерных экосистемах.

Величина инфекции находится в линейной зависимости от размеров дафний. При этом количество инфицированных хозяев больше, чем неинфицированных [Jonson et al., 2006]. Незрелые дафнии инфицируются редко. Только 0.35% инфицированных дафний содержат яйца, что свидетельствует о влиянии инфекции на размножение хозяина. В мертвых особях в среднем обнаружено 290.9 ± 91.3 спорангия на одного хозяина. Зооспоры при температуре $+5^\circ\text{C}$ выходят за 48 ч после гибели хозяина. Через несколько часов подвижности зооспоры теряют жгутик и инцистируются на подходящем субстрате. Иногда зооспоры соединяются попарно, и наличие двухжгутиковых спор говорит о том, что изогаметные зооспоры могут сливаться. Более крупные, многожгутиковые стадии наблюдаются очень редко.

Уровень инфекции *Daphnia pulicaria* свободноплавающими зооспорами зависит от разных клонов и возраста дафний, температуры воды, светового режима и солевого состава воды. Инфицированные дафнии имеют подавленные гонады. Дафнии гибнут за 42 сут инфекции. В первое время грибок не имеет оболочки и практически не виден в световой микроскоп [Jonson et al., 2006]. *Catenaria anguillulae* дает высокий уровень инфицирования при pH 8–9, а pH менее 5 предотвращает инфицирование [Gleason et al., 2010].

Кроме хитридиомикетов паразитами зоопланктона являются и оомицеты. Одним из первых в 1921 г. был описан *Blastulidium paedophthorum* во Франции на *Daphnia obtusa*, *Chydorus sphaericus*. Относительно длительные наблюдения за инфекцией копепоид, вызываемой этим видом, были проведены в Англии в 1959–1963 гг. [Green, 1974]. Инфекция *Simoscephalus velutus* была выявлена в октябре 1960 г., хотя до этого наблюдения, проводившиеся в течение 21 мес, паразитов не обнаруживали. Вероятно, причиной необнаружения паразита могло быть его действие по разрушению пигмента хозяина, когда яйца хозяев и сами паразиты становятся плохо видимыми белыми. Инфицирование продолжалось и

в ноябре–декабре, пик заражения в 45% был отмечен 19 декабря, при этом данный паразит был отмечен и на других видах – *Sida crystallina*, *Eurycercus lamellatus*, *Scapholeberis mucronata*. Инфекция исчезла в конце января, вновь появилась в марте 1961 г. и существовала до конца года. В сентябре была отмечена и на *Ceriodaphnia megops*.

В эвтрофном озере в штате Атланта (США) паразитический вид из рода *Pythium* инфицирует коловраток р. *Asplanchna* (от 29 до 41%) за 17–56 сут [Thomas, Housley et al., 2011]. Некоторые виды сапролегниевых грибов из рода *Leptolegnia* паразитируют на рачках и коловратках. В Бразилии обнаружено 5 видов *Myzocytiopsis* (оомицеты), паразитирующих на зоопланктоне (нематоды, коловратки, бокоплавцы) [Rocha et al., 2017]. На озере в Польше микопаразит *Saprolegnia* sp. поразил 0.8% популяции *Chydorus sphaericus* и 6.7% всех кладоцер, причем поражение отмечено весной [Wolska, Mazurkiewicz-Zapałowicz, 2013].

В июле 2019 г. зафиксирована инфекция *Daphnia cucullata* оомицетом *Aphanomyces pateronii* с экстенсивностью инвазии 42% [Voronin, Zhdanova, 2021]. Наиболее были поражены дафнии эпилимниона глубоководных участков оз. Плещеево (Ярославская обл.). В озерах Апеннин обнаружено возрастание зараженности самок *Eudiaptomus intermedius* до 40–89% оомицетом *Aphanomyces* sp. в конце репродуктивной фазы копепоиды. Гифы сначала локализируются в брюшном отделе самок, а потом развиваются и на яйцах. Присутствие гиф не мешает спариванию и прикреплению сперматозоидов [Rosetti, 2005]. В Новой Зеландии максимальное инфицирование *Boeckella hamata* оомицетом *Aphanomyces* в водоеме с питьевой водой отмечалось в течение зимнего и весеннего сезонов, достигая 80%. При этом влияние света и температуры на распространение паразита не отмечено. Однако инфицирование зоопланктона характерно при невысоких температурах воды. Для всех оомицетов характерно предпочтение относительно низких температур [Voronin, 2008], хотя для паразитических видов из сем. Saprolegniaceae отмечен широкий температурный диапазон [Jonson et al., 2006]. Наличие дафний в водоеме снижает распространение афаномицеса в популяции *Boeckella hamata*, что авторы называют “дружеской конкуренцией” [Valois, Buns, 2016].

Первые сведения о микопаразите принадлежат И.И. Мечникову. Он описал в 1884 г. одноклеточный дрожжевой организм на *Daphnia magna*. По современной номенклатуре это *Metschnikowia bicuspidata* (Metschn.)

Т. Kamienski, дрожжевой организм из отдела Ascomycota, Saccharomycotina, Saccharomycetes. Удлиненные (игловидные) его клетки проходят через стенки пищеварительного тракта и проникают в полость тела дафнии. В условиях мезокозма экспериментальные исследования показали уменьшение плотности популяции и снижение продуктивности дафнии при развитии *M. bicuspidata*, вирулентность паразита возрастает при повышении температуры воды от 17 до 20°C [Hall et al., 2011].

Этот же дрожжевой грибок указывается на *Daphnia magna*, *D. pulex*, *D. longispina* как внеклеточный паразит в полости тела в озерах архипелага Tvärminne в южной Финляндии, у него горизонтальная трансмиссия от мертвого хозяина [Erbert, 2005].

Эксперименты во взаимоотношениях хозяина (разные виды дафнии – *D. dentifera*, *D. magna*, *D. laevis*, *D. galeata*) и паразита (*Metschnikowia bicuspidata*) показали влияние на них антропогенных загрязнителей (NaNO_3) и температуры [Dallas, 2016]. Загрязнение способствует большему заражению взрослых хозяев, при более низкой температуре (12°C) движение клеток паразита более активно. В то же время для озер в Апеннинах максимальное количество паразитов отмечено в малопродуктивных озерах, а в умеренных по продуктивности не наблюдается [Rosetti, 2005].

Среди паразитов выделяют облигатные и факультативные паразиты, однако, критерии

САПРОТРОФНЫЕ ГРИБЫ И ГРИБОПОДОБНЫЕ ОРГАНИЗМЫ В ЗООПЛАНКТОНЕ

Известно большое количество видов водных грибов и грибоподобных организмов, преимущественно развивающихся сапротрофно, на мертвых личинках, яйцах, имаго насекомых в воде [Scott, 1961]. Э.З. Коваль в определителе приводит сведения об энтомофильных грибах, развивающихся в воде (30 видов пор. Chytridiales и 4 – пор. Mucorales), и грибоподобных организмах (35 видов пор. Saprolegniales) [Коваль, 1974 (Koval, 1974)]. Однако

ГРИБЫ И ГРИБОПОДОБНЫЕ ОРГАНИЗМЫ В ПИТАНИИ ЗООПЛАНКТОНА

Многие авторы [Sigeo, 2005; Kagami et al., 2007; Gleason et al., 2008] указывают зооспоры хитридиомицетов и оомицетов как источник пищи для зоопланктона, подчеркивая их содержание (наличие азота, фосфора, серы, витаминов), богатство жирными кислотами и холестерином, способствующими росту и размножению ракообразных [Gleason et al., 2008].

Хитридиевые паразитические грибы играют значительную роль в пищевых цепях планктонных организмов. Эксперимент показал, что дафнии, питающиеся крупными диато-

для разделения этих категорий очень субъективны и неточны, т.к. в результате новых исследований грибы из одной группы приходится переносить в другую. Их влияние на хозяев (численность, плодовитость и т.д.) зависит от условий внешней среды. Существует также деление паразитов на летальных и нелетальных [Batko, 1975].

Позже предложено паразитов беспозвоночных среди бластокладиевых стали разделять по особенностям их биологии на три группы: биотрофы (используют живые клетки хозяина), гембиотрофы (занимают промежуточное положение между биотрофами и некротрофами) и некротрофы (убивают живые клетки токсинами или цитотоксичными энзимами, а затем используют их), что подходит и для паразитов из других групп [Gleason et al., 2010].

Вероятнее всего переход от сапротрофности к паразитизму у митоспоровых грибов (дейтеромицетов) связан с их нитрогенной зависимостью, которая эволюционировала по способу использования беспозвоночных и других мелких животных в качестве дополнительного источника пищи, и происходил переход от хищничества (при котором животное убивается до потребления в пищу) к паразитизму (при котором животное остается пищей до его смерти). Паразитические и хищные дейтеромицеты атакуют широкий круг организмов, включая бактерии, копеподы, амёбы, другие грибы и нематоды [Sigeo, 2005].

указанные в определителе субстраты, равно как и живые особи, присутствуют в нейстоне и плейстоне (личинки комаров и др.), там же находятся и случайно попадающие в воду мертвые из воздушно-наземной среды (мухи, муравьи и т.д.). Некоторые микопаразиты копепод после гибели хозяина функционируют как сапротрофы планктона. В состав планктона могут перемещаться и субстраты с сапротрофами из нейстона и плейстона.

мовыми водорослями *Asterionella formosa*, инфицированными хитридиомицетом *Zygorhizidium*, имеют значительно большую скорость роста, чем питающиеся неинфицированными диатомеями [Kagami et al., 2007]. Нами зафиксировано массовое развитие на дафнии паразитического оомицета *Aphanomyces patersonii* в эпилимнионе оз. Плещеево с температурой воды 18.7–20.5°C [Voronin, Zhdanova, 2021]. При этом в придонном слое воды наблюдалось пониженное содержание кислорода, что вызвало перемещение планктона и основного хо-

лодолюбивого планктофага ряпушки *Coregonus albula* в эпилимнион [Герасимов и др., 2019 (Gerasimov et al., 2019)]. Таким образом, ряпушка может питаться обогащенным кормом в виде инфицированных дафний.

Для многих обитателей планктона, нейстона и плейстона грибы и грибоподобные организмы (в основном их споры), не являющиеся их паразитами или сапротрофами, развиваются на суше, попадают в воду чаще всего в результате смыва, составляя так называемую заспоренность, являются пищей животных гидробионтов.

Исследовано содержание этих грибов в пищеварительной системе 6 видов личинок комаров III–IV возрастных стадий в мелководьях Рыбинского водохранилища и дельты Волги. Общий состав микобиоты личинок включает 63 вида грибов, относящихся к 23 родам, и процент их заспоренности достаточно высок (до 90%). В личинках зоны Рыбинского водохранилища доминируют *Botrytis cinerea* Pers.: Fr., *Cladosporium avellaneum* de

Vries, *Fusarium gibbosum* Appl. et Wr., *Phoma cava* Shulz., в дельте Волги – *Cadosporium elatum* (Harz) Nannf., *Fusarium oxysporum* Schlecht., *Penicillium brevicompactum* Dierkx (в публикации указан синоним *P. stoloniferum* Thom), *P. fellutanum* Biourge, *Trichoderma viride* Pers.: Fr. [Бравина, 1987 (Bravina, 1987)].

Все выявленные виды являются сапротрофами, и их нахождение в пищеварительной системе показывает, что они являются пищей для личинок. Однако, из выявленных грибов *Aspergillus flavus* Link: Fr., *A. niger* v. Tiegh., *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill., *Fusarium oxysporum* патогенны для кровососущих комаров.

Нами было проведено исследование содержания диаспор грибов в пищеварительной системе кладоцер и копепоид в оз. Плещеево (Ярославская обл.). Использовали интегральные пробы и посев для выявления микологического содержимого пищеварительной системы на агаризованную среду Чапека с антибиотиком (табл. 2).

Таблица 2. Грибы в питании зоопланктона

Table 2. Fungi in feeding of zooplanktons

Дата Date	Виды зоопланктона Zooplankton species	Количество особей с диаспорами (%) Number of specimens with diaspores (%)	Виды грибов Fungi species
5.07.2021	<i>Daphnia cucullata</i>	37	<i>Fusarium solani</i> (Mart.) Sacc. <i>F. sporotrichoides</i> Sherb.
	<i>Eudiaptomus graciloides</i>	54	<i>Penicillium cyclopium</i> Westling <i>Phoma herbarum</i> Westend
5.08.2021	<i>Daphnia cucullata</i>	30	Стерильный светлый мицелий <i>Aspergillus niger</i> Tiegh. <i>Cladosporium macrocarpum</i> Preuss <i>Penicillium</i> sp.
	<i>Daphnia cristata</i>	50	<i>Trichoderma viride</i> Pers. Стерильный серый мицелий <i>Cladosporium avellaneum</i> G.A. de Vries <i>C. sphaerospermum</i> Penz. <i>Penicillium cyclopium</i> Westling <i>Penicillium</i> sp. Стерильный мицелий с хламидоспорами

В питании кладоцер выявлены терригенные микромицеты, конидии которых способны длительное время находиться во взвешенном состоянии в воде. Они в большом количестве поедаются рыбами [Voronin, 2014]. Среди

микромицетов присутствуют диаспоры патогенов, *Fusarium solani*, *F. sporotrichoides*, *Aspergillus niger*, однако, в публикациях есть только указание на патогенность этих видов для зоопланктона [Wurzbacher et al., 2010].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Распространение пресноводных грибов в географическом отношении может быть ограничено тропическими, умеренными или холодноводными условиями обитания, но есть и космополиты. Грибные сообщества (комплексы) и таксономический состав меняются в зависимости от географической широты, высоты

территории над уровнем моря, pH, сезона, турбулентности, температуры, продолжительности нахождения хозяина (субстрата) в воде [Calabon et al., 2020]. Грибы и грибоподобные организмы находятся в разнообразных отношениях с различными организмами зоопланктона. Они используют фито- и зоопланктон

в качестве пищи как биотрофы и сапротрофы, но и сами (зооспоры, конидии, талломы) являются пищей зоопланктона.

Исследования грибов и грибоподобных организмов в пресных водах еще далеки до представлений об их разнообразии, особен-

ностях экологии, месте в экосистемах. Ведущие микологи формулируют необходимость исследований грибов в пресных водах по разным направлениям, в том числе их связи с планктоном [Calabon et al., 2023].

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бравина И.В. Микофлора комаров мелководных зон Рыбинского водохранилища и дельты Волги // Микология и фитопатология. 1987. Т. 21, Вып. 1. С. 8–13.
- Герасимов Ю.В., Малин М.И., Борисенко Э.С., Жданова С.М., Цветков А.И., Смирнов А.К. Пищевое поведение и питание ряпушки (*Coregonus albula*) в озере Плещеево в период температурной стратификации // Озера Евразии: проблемы и пути их решения. Материалы II Международной конференции. Казань: Академия наук республики Татарстан, 2019. С. 234–239.
- Голубева О.Г. Chytridiomycetes. Вып. 1. Пор. Chytridiales. СПб.: Мир и семья, 1995. 168 с.
- Коваль Э.З. Определитель энтомофильных грибов СССР. Киев: Наукова думка, 1974. 260 с.
- Пыстина К.А. Род *Rhizium* Pringsh. Определитель грибов России: Класс Оомицеты. Вып. 2. СПб.: Наука, 1998. 126 с.
- Соколова Ю.Я. Происхождение микроспоридий и их положение в системе эукариот // Микология и фитопатология. 2009. Т. 43, Вып. 3. С. 177–192.
- Batko A. Zarys hydromikologii. Warszawa: PWN, 1975. 478 p.
- Calabon M.S., Hyde K.D., Jones E.B.G., Bao D.F., Bhunjun C.S., Phukhamsakda C., Shen H.W., Gentekaki E., Al Sharie A.H., Barros J., Chandrasiri K.S.U., Hu D.M., Hurdeal V.G., Rossi W., Valle L.G., Zhang H., Figueroa M., Raja H.A., Seena S., Song H.Y., Dong W., El-Elimat T., Leonardi M., Li Y., Li Y.J., Luo Z.L., Ritter C.D., Strongman D.B., Wei M.J., Balasuriya A. Freshwater Fungal Biology // Mycosphere. 2023. Vol. 14. № 1. P. 195–413. DOI: 10.5943/mycosphere/14/1.
- Calabon M.S., Hyde K.D., Jones E.B.G., Chandrasiri S., Dong W., Fryar S.C., Yang J., Luo Z., Lu Y.Z., Bao D.F., Boonmee S. www.freshwaterfungi.org, an online platform for the taxonomic classification of freshwater fungi // Asian Journal of Mycology. 2020. Vol. 3. № 1. P. 419–445. DOI: 10.5943/ajom/3/1/14.
- Czczuga B., Czczuga-Semeniuk E., Semeniuk-Grell A. Ecological diversity and economical importance of species from *Aphanomyces* genus // Afr. J. Agric. Res. 2016. Vol. 10 (48). P. 4356–4363. DOI: 10.5897/AJAR2015.9136.
- Dallas T. Biotic and abiotic factors influencing hostpathogen dynamics in a zooplankton-fungus system. Athens; Georgia: University of Georgia, 2016. 189 p.
- Ebert D. Ecology, Epidemiology, and Evolution of Parasitism in *Daphnia* [Internet]. Bethesda (MD): National Library of Medicine (US), National Center for Biotechnology Information. 2005. Available from: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/entrez/query.fcgi?db=Books>
- Garcia R.D., Jara F.G., Steciow M.M., Reissing M. Oomycete parasites in freshwater copepods of Patagonia: effects on survival and recruitment // Dis. Aquat. Org. 2018. Vol. 129. P. 128–134.
- Garcia R.D., Jara F.G., Steciow M.M. Record of parasitic oomycetes on neotropical copepods in aquatic environments of Northwestern Patagonia (Argentina) // Acta Limnologica Brasiliensis. 2020. Vol. 32. e16. DOI: 10.1590/S2179-975X0719.
- Gleason F.H., Kagami M., Leferve E., Sime-Ngando T. The ecology of chytrids in aquatic ecosystems: roles in food web dynamics // Fungal biology reviews. 2008. Vol. 22. № 1, P. 17–25. DOI: 10.1016/j.fbr.2008.02.001.
- Gleason F.H., Marano A.V., Jonson P., Martin W.W. Blastocladian parasites of invertebrates // Fungal Biology Reviews. 2010. Vol. 24. № 1. P. 56–67. DOI: 10.1016/j.fbr.2010.03.004.
- Gleason F.H., Marano A.V., Lilje O., Lange L. What has happened to the ‘aquatic phycomycetes’ (sensu Sparrow)? Part I: A brief historical perspective // Fungal Biology Reviews. 2017. Vol. 32. P. 26–33. DOI: 10.1016/j.fbr.2017.09.01.
- Green J. Parasites and epibionts of Cladocera // Trans. Zool. Soc. London. 1974. Vol. 32. P. 417–515.
- Hall S.R., Recker C.R., Duffy M.A., Cáceres C.E. Epidemic size determines population level effects of fungal parasites on *Daphnia* hosts // Oecologia. 2011. Vol. 166. P. 833–842. DOI: 10.1007/s00442-011-1905-4.
- Johnson P.T.J., Stanton D.E., Preu E.R., Forshay K.J., Carpenter S.R. Dining on disease: how interactions between infection and environment affect predation risk // Ecology. 2006. Vol. 87. P. 1973–1980. DOI: 10.1890/0012-9658(2006)87[1973:DODHIB]2.0.CO;2.
- Jonson P.T.J., Longcore J.E., Stanton D.E., Carnegie R.B., Shields J.D., Preu E.R. Chytrid infections of *Daphnia pulex*: development, ecology, pathology and phylogeny of *Polycarium laeve* // Freshwater Biology. 2006. Vol. 51. P. 634–648. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2006.01517.x.
- Kagami M., von Elert E., Ibelings B.W., de Bruin A., Van Donk E. The parasitic chytrid, *Zygorhizidium*, facilitates the growth of the cladoceran zooplankters, *Daphnia*, in cultures of the inedible alga, *Asteroinella* // Proc. R. Soc. 2007. Vol. 274. P. 1561–1566. DOI: 10.1098/rspb.2007.0425.
- Larson J.I.R., Ebert D., Várva J. Ultrastructural study of *Glugea cladocera* Pfeiffer, 1895, and transfer to the genus *Agglomerata* (Microspora, Dubosqiidae) // Europ. J. Protistol. 1996. Vol. 32. № 4. P. 412–422.

- Lepère C., Domaizon I., Humbert J.-F., Jardillier L., Hugoni M., Debroas D. Diversity, spatial distribution and activity of fungi in freshwater ecosystems // Peer J. 2019. 7. e6247. DOI: 10.7717/peerj.6247.
- Próba D. Appearance of *Sommerstorffia spinosa* Arnaudov in Poland // Bull. Acad. Polon. Sci. C1. II. 1979. Vol. 27. № 8. P. 631–633.
- Refardt D., Decaestecker E., Jonson P.T.J., Várva J. Morphology, molecular phylogeny, and ecology of *Binucleata daphniae* n.g., n.sp. (Fungi, Microsporidia), a parasite of *Daphnia magna* Straus, 1820 (Crustacea: Branchipoda) // J. Eucaryot. Microbiol. 2008. Vol. 55. № 5. P. 393. DOI: 10.1111/j.1550-7408.2008.00341.x.
- Rocha J.R.S., Rocha F.P., Machado J.L. O gênero *Myzocytopsis* (Oomycota) no estado Piauí: novos registros para o Brasil // Gala Scientia. 2017. Vol. 11. № 1. P. 98–115. DOI: 10.22478/ufpb.1981-1268.2017v11n1.34865.
- Rosetti G. Fungal parasitism in freshwater calanoid population: ecological consequences and possible mechanisms involved in the infection process // Hydrobiologia. 2005. Vol. 548. P. 167–176. DOI: 10.1007/s10750-005-4168-4.
- Scott W.W. A monograph of the genus *Aphanomyces* // Technical Bulletin. Virginia Agricultural experiment station. 1961. 95 p.
- Sigee D.C. Freshwater microbiology. Biodiversity and dynamic interactions of microorganisms in the aquatic environment. Chichester: John Wiley et sons LTD, 2005. 524 p.
- Sparrow F.K. Aquatic Phycomycetes. Ann Arbor: University of Michigan Press, 1960. 1188 p.
- Thomas S.H., Housley J.M. The ecology and phylogeny of oomycete infections in *Asplancha* rotifers // Freshwater Biology. 2011. Vol. 56. № 2. P. 384–394. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2010.02505.x.
- Valois A.E., Bruns C.W. Parasites as prey: *Daphnia* reduce transmission of an oomycete broodparasite in the calanoid copepod *Boeckella* // J. Plankton Res. 2016. Vol. 38, № 5. P. 1281–1288. DOI: 10.1093/plankt/fbw055.
- Voronin L.V. Terrigenous Micromycetes in Freshwater Ecosystems (Review) // Inland Water Biology. 2014. Vol. 7. № 4. P. 352–356. DOI: 10.1134/S1995082914040191.
- Voronin L.V. Zoospore fungi in freshwater ecosystems // Inland Water Biology. 2008. Vol. 1. № 4. P. 341–346. DOI: 10.1134/S1995082908040056.
- Voronin L.V., Zhdanova S.M. Mycoparasite Infection of *Daphnia cucullata* Sars, 1862 (Crustacea, Cladocera, Daphniidae) in Lake Pleshcheyevo (Yaroslavl Oblast, Russia) // Inland Water Biology. 2021. Vol. 14, № 6. P. 792–796. DOI: 10.1134/S1995082921060146.
- Whisler H.C., Zebold S.L., Shemanchuk J.A. Life history of *Coelomomyces psorophorae* // Proc. Nant. Acad. Sci. U.S.A. 1975. Vol. 72. P. 693.
- Wolinska J., Giessler S., Koerner H. Molecular identification and hidden diversity of novel *Daphnia* parasites from European lakes // Appl. Environ. Microbiol. 2009. Vol. 75. № 22. P. 7051–7059. DOI: 10.1128/AEM.01306-09.
- Wolska M., Mazurkiewicz-Zapałowicz K. Parasites of zooplankton and periphyton assemblages in the littoral zone of lakes in Drawa National Park, Poland // Acta Mycol. 2013. Vol. 48. № 1. P. 51–59. DOI: 10.5586/am.2013.007.
- Wurzbacher C.M., Bärlocher F., Grossart H.-P. Fungi in lake ecosystems // Aquat Microb Ecol. 2010. Vol. 59. P. 125. DOI: 10.3354/ame01385.

REFERENCES

- Batko A. Zarys hydromikologii. Warszawa, PWN, 1975, 478 p.
- Bravina I.A. Mikoflora komarov melkovodnykh zon Rybinskogo vodokhranilishcha i delty Volgi [Mosquitoes mycoflora on the shoals of Rybinsk reservoir and the Volga delta]. *Mikologiya i fitopatologiya*, 1987. vol. 21, no. 1, pp. 8–13. (In Russian)
- Calabon M.S., Hyde K.D., Jones E.B.G., Bao D.F., Bhunjun C.S., Phukhamsakda C., Shen H.W., Gentekaki E., Al Sharie A.H., Barros J., Chandrasiri K.S.U., Hu D.M., Hurdeal V.G., Rossi W., Valle L.G., Zhang H., Figueroa M., Raja H.A., Seena S., Song H.Y., Dong W., El-Elimat T., Leonardi M., Li Y., Li Y.J., Luo Z.L., Ritter C.D., Strongman D.B., Wei M.J., Balasuriya A. Freshwater Fungal Biology. *Mycosphere*, 2023, vol. 14, no. 1, pp. 195–413. doi: 10.5943/mycosphere/14/1.
- Calabon M.S., Hyde K.D., Jones E.B.G., Chandrasiri S., Dong W., Fryar S.C., Yang J., Luo Z., Lu Y.Z., Bao D.F., Boonmee S. www.freshwaterfungi.org, an online platform for the taxonomic classification of freshwater fungi. *Asian Journal of Mycology*, 2020, vol. 3, no. 1, pp. 419–445. doi: 10.5943/ajom/3/1/14.
- Czeczuga B., Czeczuga-Semieniuk E., Semieniuk-Grell A. Ecological diversity and economical importance of species from *Aphanomyces* genus. *Afr. J. Agric. Res.*, 2015, vol. 10, no. 48, pp. 4356–4363. doi: 10.5897/AJAR2015.9136.
- Dallas T. Biotic and abiotic factors influencing host-pathogen dynamics in a zooplankton-fungus system. Athens; Georgia, University of Georgia, 2016, 189 p.
- Ebert D. 2005. Ecology, Epidemiology, and Evolution of Parasitism in *Daphnia* [Internet]. Bethesda (MD): National Library of Medicine (US), National Center for Biotechnology Information. Available from: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/entrez/query.fcgi?db=Books>
- Garcia R.D., Jara F.G., Steciow M.M., Reissing M. Oomycete parasites in freshwater copepods of Patagonia: effects on survival and recruitment. *Dis. Aquat. Org.*, 2018, vol. 129, pp. 128–134. doi: 10.3354/dao03240.
- Garcia R.D., Jara F.G., Steciow M.M. Record of parasitic oomycetes on neotropical copepods in aquatic environments of Northwestern Patagonia (Argentina). *Acta Limnologica Brasilienses*, 2020, vol. 32, e16. doi: 10.1590/S2179-975X0719.
- Gerasimov Yu.V., Malin M.I., Borisenko E.S., Zhdanova S.M., Tsvetkov A.I., Smirnov A.K. Pischevoe povedenie i pitanie ryapushki (*Coregonus albula*) v ozere Pleshcheyevo v period temperaturnoj stratifikatsii [Feeding behavior

- and food spectrum of vendace (*Coregonus albula*) in Lake Pleshcheyevo during the period of temperature stratification]. *Ozera Evrazii: problem i puti ih resheniya. Materialy II Mezhdunarodnoj konferencii* [Lakes of Eurasia: problems and solutions. Proceeding II international conference]. Kazan: Akademija nauk respubliki Tatarstan, 2019, vol. 2, pp. 234–239 (In Russian).
- Gleason F.H., Kagami M., Leferve E., Sime-Ngando T. The ecology of chytrids in aquatic ecosystems: roles in food web dynamics. *Fungal biology reviews*, 2008, vol. 22, no. 1, pp. 17–25. doi: 10.1016/j.fbr.2008.02.001.
- Gleason F.H., Marano A.V., Jonson P., Martin W.W. Blastocladian parasites of invertebrates. *Fungal Biology Reviews*, 2010, vol. 24, no. 1, pp. 56–67. doi: 10.1016/j.fbr.2010.03.004.
- Gleason F.H., Marano A.V., Lilje O., Lange L. What has happened to the ‘aquatic phycomycetes’ (sensu Sparrow)? Part I: A brief historical perspective. *Fungal Biology Reviews*, 2017, vol. 32, pp. 26–33. doi: 10.1016/j.fbr.2017.09.001.
- Golubeva O.G. Ordo Chytridiales. Definitorium Fungorum Rossia Fasc. 1. Classis Chytridiomycetes. Petropoli: Mir I semia – XCV, 1995. 168 p. (in Russian)
- Green J. Parasites and epibionts of Cladocera. *Transactions of the Zoological Society of London*, 1974, vol. 32, no. 6, pp. 417–515.
- Hall S.R., Recker C.R., Duffy M.A., Cáceres C.E. 2011. Epidemic size determines population level effects of fungal parasites on *Daphnia* hosts. *Oecologia*, vol. 166, pp. 833–842. doi: 10.1007/s00442-011-1905-4.
- Johnson P.T.J., Stanton D.E., Preu E.R., Forshay K.J., Carpenter S.R. Dining on disease: how interactions between infection and environment affect predation risk. *Ecology*, 2006, vol. 87, pp. 1973–1980.
- Jonson P.T.J., Longcore J.E., Stanton D.E., Carnegie R.B., Shields J.D., Preu E.R. Chytrid infections of *Daphnia pulex*: development, ecology, pathology and phylogeny of *Polycarium laeve*. *Freshwater Biology*, 2006, vol. 51, pp. 634–648. doi:10.1111/j.1365-2427.2006.01517.x.
- Kagami M., von Elert E., Ibelings B.W., de Bruin A., Van Donk E. The parasitic chytrid, *Zygorhizidium*, facilitates the growth of the cladoceran zooplankters, *Daphnia*, in cultures of the inedible alga, *Asteroinella*. *Proc. R. Soc.*, 2007, vol. 274, pp. 1561–1566. doi: 10.1098/rspb.2007.0425.
- Koval E.Z. Identification guide of entomophilous fungi of the USSR. Kiev, Naukova dumka, 1974. 260 p. (in Russian)
- Larson J.I.R., Ebert D., Várva J. Ultrastructural study of *Glugea cladocera* Pfeiffer, 1895, and transfer to the genus *Agglomerata* (Microspora, Dubosqiidae). *Europ. J. Protistol.*, 1996, vol. 32, no. 4, pp. 412–422.
- Lepère C., Domaizon I., Humbert J.-F., Jardillier L., Hugoni M., Debroas D. Diversity, spatial distribution and activity of fungi in freshwater ecosystems. *Peer J.*, 2019, vol. 7, e6247. doi: 10.7717/peerj.6247.
- Próba D. Appearance of *Sommerstorffia spinosa* Arnaudov in Poland. *Bull. Acad. Polon. Sci. Series des Sciences Biologiques*, 1979, vol. 27, no. 8, pp. 631–633.
- Pystina K.A. Genus *Pythium* Pringsh, Definitorium Fungorum Rossia. Classis Oomycetes. Fasc. 3. Petropoli: Nauka, 1998. 126 p.
- Refardt D., Decaestecker E., Jonson P.T.J., Várva J. Morphology, molecular phylogeny, and ecology of *Binucleata daphniae* n.g., n.sp. (Fungi, Microsporidia), a parasite of *Daphnia magna* Straus, 1820 (Crustacea: Branchipoda). *J. Eucaryot. Microbiol.*, vol. 55, no. 5, pp. 393–408. doi: 10.1111/j.1550-7408.2008.00341.x.
- Rocha J.R.S., Rocha F.P., Machado J.L. O gênero *Myzocytopsis* (Oomycota) no estado Piauí: novos registros para o Brasil. *Gaia Scientia*, 2017, vol. 11, no. 1, pp. 98–115. doi: 10.22478/ufpb.1981-1268.2017v11n1.34865.
- Rosetti G. Fungal parasitism in freshwater calanoid population: ecological consequences and possible mechanisms involved in the infection process. *Hydrobiologia*, 2005, vol. 548, pp. 167–176. doi: 10.1007/s10750-005-4168-4.
- Scott W.W. A monograph of the genus *Aphanomyces*. *Technical Bulletin. Virginia Agricultural experiment station*, 1961, 95 p.
- Sigeo D.C. Freshwater microbiology. Biodiversity and dynamic interactions of microorganisms in the aquatic environment. Chichester, John Wiley et sons LTD, 2005. 524 p.
- Sokolova Yu.Ya. Priskhozheniye mikrosporidiy i ikh polozheniye v sisteme eukariot [Origin of Microsporidia and their systematical position among Eucaryotes]. *Mikologiya i fitopatologiya*, 2009, vol. 43, no 3, pp. 177–192. (In Russian)
- Sparrow F.K. Aquatic Phycomycetes. Ann Arbor, University of Michigan Press, 1960, 1188 p.
- Thomas S.H., Housley J.M. The ecology and phylogeny of oomycete infections in *Asplancha* rotifers. *Freshwater Biology*, 2011, vol. 56, no. 2, pp. 384–394. doi:10.1111/j.1365-2427.2010.02505.x.
- Valois A.E., Bruns C.W. Parasites as prey: *Daphnia* reduce transmission of an oomycete broodparasite in the calanoid copepod *Boeckella*. *J. Plankton Res.*, 2016, vol. 38, no. 5, pp. 1281–1288. doi: 10.1093/plankt/fbw055.
- Voronin L.V. Zoosporic fungi in freshwater ecosystems. *Inland Water Biology*, 2008. vol. 1, no. 4, pp. 341–346. doi: 10.1134/S1995082908040056.
- Voronin L.V. Terrigenous Micromycetes in Freshwater Ecosystems (Review). *Inland Water Biology*, 2014, vol. 7, no. 4, pp. 352–356. doi: 10.1134/S1995082914040191.
- Voronin L.V., Zhdanova S.M. Mycoparasite Infection of *Daphnia cucullata* Sars, 1862 (Crustacea, Cladocera, Daphniidae) in Lake Pleshcheyevo (Yaroslavl Oblast, Russia). *Inland Water Biology*, 2021, vol. 14, no. 6, pp. 792–796. doi: 10.1134/S1995082921060146.
- Whisler H.C., Zebold S.L., Shemanchuk J.A. Life history of *Coelomomyces psorophorae*. *Proc. Nant. Acad. Sci. U.S.A.*, 1975, vol. 72, no. 2, pp. 693–696. doi: 10.1073/pnas.72.2.693.
- Wolinska J., Giessler S., Koerner H. Molecular identification and hidden diversity of novel *Daphnia* parasites from European lakes. *Appl. Environ. Microbiol.*, 2009. vol. 75, no. 22, pp. 7051–7059. doi: 10.1128/AEM.01306-09.

- Wolska M., Mazurkiewicz-Zapałowicz K. Parasites of zooplankton and periphyton assemblages in the littoral zone of lakes in Drawa National Park, Poland. *Acta Mycol.*, 2013, vol. 48, no. 1, pp. 51–59. doi: 10.5586/am.2013.007.
- Wurzbacher C.M., Bärlocher F., Grossart H.-P. Fungi in lake ecosystems. *Aquat Microb Ecol.*, 2010, vol. 59, no. 2, pp. 125–149. doi: 10.3354/ame01385.

DISTRIBUTION AND ROLE OF FUNGI AND FUNGUS-LIKE ORGANISMS IN ZOOPLANKTON OF FRESHWATER ECOSYSTEMS (REVIEW)

L. V. Voronin^{1,*}, S. M. Zhdanova²

¹ Yaroslavl State Pedagogical University named after K.D. Ushinsky
150000 Respublikanskaya, 108/1, Yaroslavl, Russia, e-mail: *voroninfungi@mail.ru

² Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences
152742 Borok, Russia, e-mail: zhdanova@ibiw.ru

Revised 28.08.2023

Information on the species composition and distribution of zooplankton mycoparasites is summarized: 8 species of Chytridiomycota, 2 – Ascomycota, 7 – microsporidia, 19 – fungal-like organisms Oomycota. Known life cycles, dependence of infection spread on water temperature, density of host and parasite populations, host are given. The presence of saprotrophic species in plankton is indicated. They feed on dead inhabitants of plankton and introduced invertebrate corpses from terrestrial conditions: 30 species of Chytridiales, 4 – Mucorales and 35 species of fungus-like Saprolegniales. Information on the role of fungi in the nutrition of zooplankton is given, mainly zoospores and mitospore ascomycetes.

Keywords: mycoparasites, saprotrophs, infection, zooplankton nutrition