

УДК 582.281.12:[593.4+597](282.256.341)

ВОДНЫЕ ПЛЕСЕНИ ПОРЯДКА *Saprolegniales* (Oomycota) В АССОЦИАЦИИ С БАЙКАЛЬСКИМИ ВИДАМИ РЫБ И ГУБОК

© 2020 г. Е. В. Дзюба*, И. Г. Кондратов*,[@], О. О. Майкова*,
И. А. Небесных*, И. В. Ханаев*, Н. Н. Деникина*

*Лимнологический институт СО РАН, ул. Улан-Баторская, 3, Иркутск, 664033 Россия

[@]E-mail: kondratovig@mail.ru

Поступила в редакцию 09.04.2018 г.

После доработки 16.08.2018 г.

Принята к публикации 05.09.2018 г.

Впервые проведены молекулярная идентификация и сравнение спектра представителей порядка *Saprolegniales* (Oomycota) в байкальских губках и на внешних покровах рыб в нативных условиях оз. Байкал и в условиях аквариумной экспозиции. Установлен сходный спектр видов водных плесеней у рыб и байкальских губок в аквариумной экспозиции и наличие у губок из оз. Байкал вида, близкого к *Leptolegnia chapmanii*, паразитирующего на личинках насекомых. Проанализированы результаты детекции представителей порядка *Saprolegniales* и факторы, влияющие на частоту их встречаемости в образцах губок из оз. Байкал.

DOI: 10.31857/S0002332920040050

Эндемичные пресноводные байкальские губки (семейство *Lubomirskiidae*) доминируют по биомассе среди бентосных организмов фотической зоны литорали и являются основой сложного симбиотического сообщества (Pile *et al.*, 1997). Среди эндосимбионтов губок определены одноклеточные водоросли, дрожжи и бактерии (Парфенова и др., 2008; Калюжная и др., 2012; Гладких и др., 2014; Kulakova *et al.*, 2014; и др.). В настоящее время во многих районах озера прогрессируют заболевания и гибель различных видов губок (Грачев и др., 2015; Khanaev *et al.*, 2018). Результаты сравнительного анализа метагеномов здоровой и больной губок *Lubomirskia baicalensis* (Pallas, 1771) показали элиминацию узких специалистов, монодоминирование отдельных филотипов гетеротрофных микроорганизмов и разбалансирование их метаболических взаимосвязей в больной губке (Деникина и др., 2016). При длительном содержании губок в аквариумной экспозиции с использованием проточных систем водоснабжения нарушение обменных процессов и снижение жизнеспособности симбиотического сообщества также приводят к их гибели (Глызина и др., 2010).

Представители порядка *Saprolegniales* считаются сапротрофами, однако некоторые виды родов *Saprolegnia* и *Achlya* являются паразитами рыб (van West, 2006; Phillips *et al.*, 2008; и др.) и ракообразных (Wolinska *et al.*, 2008). В ассоциациях с пресноводной зеленой губкой *Ephydatia muelleri* (Lieberkühn, 1855) из олигомезотрофного оз. Хань-

ца (Hańcza) были обнаружены следующие роды порядка *Saprolegniales*: *Achlya*, *Dictyuchus*, *Saprolegnia* и *Scoliolegnia* (Czeczuga *et al.*, 2015). Данные об ассоциациях представителей порядка *Saprolegniales* с эндемичными байкальскими губками отсутствуют.

Цель работы – сравнение спектра представителей порядка *Saprolegniales* в байкальских губках и на внешних покровах рыб в нативных условиях оз. Байкал и в условиях аквариумной экспозиции.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Образцы *L. baicalensis* с белыми слизистыми обрастаниями 16 экз. из аквариумов живой экспозиции Байкальского музея Иркутского научного центра СО РАН (БМ ИНЦ СО РАН) брали для исследования с 2014 по 2016 г. В этот же период были собраны соскобы с внешних покровов леща *Abramis brama* (Linnaeus, 1758) (3 экз.), байкальского омуля *Coregonus migratorius* (Georgi, 1775) (5 экз.), окуня *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758 (2 экз.), длиннокрылой широколобки *Cottocomephorus inermis* (Yakovlev, 1890) (3 экз.), щуки *Esox lucius* Linnaeus, 1758 (5 экз.), большеголовой широколобки *Batrachocottus baicalensis* (Dybowski, 1874) (1 экз.).

Пробы губок (736 образцов визуально здоровых и с признаками заболевания) отбирали с 27 мая по 16 июня 2015 г. и с 30 мая по 18 июня 2016 г. с помощью легкого водолазного снаряжения по всей акватории оз. Байкал (табл. 1 и 2, рис. 1).

Таблица 1. Места сборов образцов губок, оз. Байкал

| № места сбора | Координаты (с.ш., в.д.) |
|-----------------------------|---------------------------|
| 2015 г. | |
| 1 – пос. Большие Коты | 51°54'08.1", 105°04'20.2" |
| 2 – зал. Лиственничный | 51°51'46.3", 104°50'51.1" |
| 3 – бух. Ая | 52°47'27.0", 106°36'40.0" |
| 4 – м. Турали | 55°17'16.7", 109°45'31.4" |
| 2016 г. | |
| 5 – пос. Большие Коты | 51°54'08.1", 105°04'20.2" |
| 6 – падь Варначка | 51°54'08.9", 105°06'17.3" |
| 7 – пристань Уланово | 51°47'49.1", 104°31'31.8" |
| 8 – прол. Ольхонские Ворота | 53°01'03.4", 106°55'47.0" |
| 9 – м. Ухан | 53°05'50.9", 107°26'17.4" |
| 10 – м. Елохин | 54°33'06.9", 108°39'53.0" |
| 11 – м. Ижимей | 53°13'05.3", 107°42'15.6" |

Экземпляры каменной широколобки *Paracottus knerii* (Dybowski, 1876) с явными признаками поражений внешних покровов были отловлены с помощью легкого водолазного снаряжения в створе прол. Ольхонские ворота (табл. 1) и в районе м. Немнянка 55°32'23.9" с.ш., 109°48'25.7" в.д. (2017 г.).

Видовая идентификация образцов губок проведена на основе морфологии внешнего вида, спикул и скелета согласно действующей классификации (Ефремова, 2001, 2004). Все собранные образцы были фиксированы 70%-ным этанолом. В лабораторных условиях из них была выделена суммарная ДНК с использованием коммерческого набора ДНК-сорб В (ЦНИИ эпидемиологии Роспотребнадзора, Москва) по протоколу фирмы-производителя. Идентификацию представителей порядка Saprolegniales осуществляли с помощью ПЦР со специфичными праймерами, фланкирующими фрагмент ITS1–ITS2 рибосом-

ного оперона OmFd 5'-cggaaggatcawwaccasacc и OmRd 5'-gattkrwtccswattgcctcc (Дзюба и др., 2014) с последующим секвенированием полученного ампликона длиной 665 п.н. Сравнительный анализ нуклеотидных последовательностей с международной базой генетических данных GenBank проводили с помощью программы BLAST (URL: <http://blast.ncbi.nlm.nih.gov>), редактировали с использованием пакета программы BioEdit. Последовательности были зарегистрированы в GenBank (№ LT992337, LT992835–LT992837, LT992841–LT992855, LT992859–LT992865).

Частоту встречаемости представителей порядка Saprolegniales в образцах губок из оз. Байкал рассчитывали в долях (%) общего числа проанализированных образцов в целом и отдельно для больных и здоровых губок.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Губки. Анализ ДНК из соскобов тканей с пораженных участков губок из живой экспозиции Байкальского музея позволил идентифицировать в пробах нуклеотидные последовательности, с высокой степенью гомологии (95–100%) совпадающие с имеющимися в международной базе генетических данных GenBank последовательностями представителей порядка Saprolegniales: *Achlya oligocantha* de Bary 1888 (= *Newbya oligocantha* (de Bary) Mark A. Spencer (2002)), *Saprolegnia delicata* Coker 1923 и *S. parasitica* Coker 1923 (табл. 3).

Из всех проанализированных образцов губок, собранных в оз. Байкал, лишь в 17, принадлежало к видам *L. abietina*, *L. baicalensis*, *L. incrassata* и *B. intermedia*, обнаружили представителей порядка Saprolegniales (табл. 3). В отличие от образцов из аквариумов живой экспозиции Байкальского музея в губках фотической зоны оз. Байкал

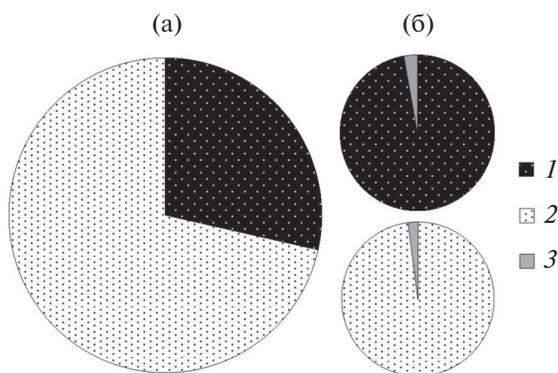


Рис. 1 Образцы губок из оз. Байкал. а – соотношение больных (1) и визуально здоровых (2) губок, %; б – доля образцов, зараженных представителями Saprolegniales, % (3).

Таблица 2. Список проанализированных видов губок

| Вид | № места сбора | Число особей | |
|--|---------------|--------------|---------|
| | | общее | больных |
| <i>Baikalospongia bacillifera</i> Dybowsky, 1880 | 1 | 16 | 3 |
| | 2 | 36 | 11 |
| | 5 | 7 | 1 |
| | 6 | 12 | 10 |
| | 7 | 8 | 6 |
| | 9 | 6 | 3 |
| <i>B. fungiformis</i> (Makuschok, 1927) | 1 | 2 | 0 |
| | 2 | 6 | 1 |
| | 5 | 2 | 0 |
| | 6 | 1 | 1 |
| | 10 | 3 | 3 |
| <i>B. intermedia</i> Dybowsky, 1880 | 1 | 16 | 4 |
| | 2 | 17 | 1 |
| | 5 | 299 | 0 |
| | 6 | 36 | 32 |
| | 8 | 17 | 7 |
| | 9 | 24 | 12 |
| | 10 | 20 | 16 |
| <i>B. martinsoni</i> Efremova, 2004 | 1 | 1 | 0 |
| | 2 | 5 | 0 |
| | 5 | 5 | 0 |
| | 7 | 1 | 0 |
| <i>B. recta</i> Efremova, 2004 | 2 | 7 | 0 |
| | 5 | 4 | 0 |
| | 6 | 3 | 2 |
| | 7 | 2 | 2 |
| | 8 | 2 | 0 |
| <i>Lubomirskia abietina</i> Swartschewsky, 1901 | 1 | 3 | 1 |
| | 2 | 14 | 2 |
| | 5 | 7 | 0 |
| | 6 | 2 | 1 |
| | 7 | 8 | 6 |
| | 9 | 10 | 6 |
| | 10 | 4 | 4 |
| <i>L. baicalensis</i> (Pallas, 1771) | 1 | 2 | 0 |
| | 2 | 1 | 0 |
| | 3 | 2 | 1 |
| | 4 | 2 | 1 |
| | 5 | 1 | 0 |
| | 6 | 23 | 21 |
| | 7 | 10 | 9 |
| | 8 | 25 | 14 |
| | 9 | 17 | 14 |
| | 11 | 3 | 2 |

Таблица 2. Окончание

| Вид | № места сбора | Число особей | |
|--|---------------|--------------|---------|
| | | общее | больных |
| <i>L. fusifera</i> Soukatschhoff, 1895 | 1 | 10 | 4 |
| | 5 | 2 | 0 |
| | 10 | 7 | 5 |
| <i>L. incrustans</i> Efremova, 2004 | 1 | 3 | 1 |
| | 2 | 4 | 1 |
| | 4 | 2 | 0 |
| | 5 | 11 | 0 |
| <i>Rezinkovia echinata</i> Efremova, 2004 | 2 | 1 | 0 |
| <i>Swartschewskia papyracea</i> (Dybowsky, 1880) | 2 | 1 | 1 |
| | 5 | 1 | 0 |
| | 7 | 2 | 1 |

были обнаружены последовательности, близкие (93–95% гомологии) к таковым у *Leptolegnia chapmanii* R.L. Seym 1984 (табл. 3).

Рыбы. В образцах тканей рыб из аквариумной экспозиции были выявлены *S. parasitica* (лещ, щука, длиннокрылая широколобка, байкальский омуль), *S. delica* (лещ, щука, большеголовая широколобка), *S. asterophora* de Bary 1860 (щука, байкальский омуль), *S. australis* R.F. Elliott 1968 (щука, окунь, байкальский омуль) и *A. oligocantha* (= *N. oligocantha*) у окуня (табл. 3). Ранее на внешних покровах леща, желтокрылки *Cottocomephorus grewingkii* (Dybowski, 1874) и северобайкальской желтокрылки *Cottocomephorus alexandrae* Taliev, 1935 из аквариумной экспозиции были выявлены *S. parasitica* и *S. delica* (Дзюба и др., 2014). У обеих особей каменной широколобки, собранных в оз. Байкал, была обнаружена *S. parasitica* (табл. 3).

Представители порядка Saprolegniales играют важную роль в разложении остатков растительного и животного происхождения в водных экосистемах. Ранее было отмечено, что *A. oligocantha* (= *N. oligocantha*) растет на мертвых особях пресноводных ракообразных (Czeczuga *et al.*, 2002), на яйцах и трупах рыб (Czeczuga, Muszyńska, 2000; Czeczuga *et al.*, 2005). Вместе с тем *S. asterophora* в качестве субстрата не только использует останки ракообразных (Czeczuga *et al.*, 2002), но способна колонизировать перья водоплавающих птиц (Czeczuga *et al.*, 2004) и является паразитом водорослей рода *Spirogyra* (Пыстина, 2005). *S. parasitica*, *S. ferax* и *S. australis* часто рассматриваются не как сапротрофы, а как паразиты различных видов ракообразных (Hirsch *et al.*, 2008; Wolinska *et al.*, 2008; Kestrup *et al.*, 2010), моллюсков (Czeczuga, 2000) и рыб (Noga, 1993; Phillips *et al.*, 2008; van den Berg *et al.*, 2013; Cao *et al.*, 2014; Rezinciuc *et al.*, 2014). Вызванные ими заболевания наносят эко-

номический ущерб аквакультуре и способствуют снижению численности диких популяций лососевых (Phillips *et al.*, 2008). *L. chapmanii* – паразит личинок комаров (Diptera: Culicidae) (McInnis, Zattau, 1982; Seymour, 1984). Специфичность этого вида для комаров подтверждена отрицательными результатами заражения других водных беспозвоночных (McInnis *et al.*, 1985). Однако в экспериментальных условиях было показано, что представители семейства Chironomidae восприимчивы к инфекции (López Lastra *et al.*, 2004).

В консорциях байкальских губок отмечено 12 таксонов: Turbellaria, Hirudinea, Nematoda, Oligochaeta, Polychaeta, Copepoda, Ostracoda, Isopoda, Amphipoda, Trichoptera, Chironomidae и Mollusca (Kamaltynov *et al.*, 1993; Weinberg *et al.*, 2004). Полученные нами последовательности, гомологичные (93–95%) *L. chapmanii*, возможно, принадлежат не описанному к настоящему времени видам Saprolegniales, паразитирующим на беспозвоночных животных оз. Байкал.

Присутствие представителей порядка Saprolegniales в байкальских губках может быть результатом фильтрационной способности последних. Губки – типичные фильтраторы, питающиеся органической взвесью, простейшими и бактериями (Pile *et al.*, 1997). Логично предположить, что зооспоры грибов могут отфильтровываться губкой в процессе питания. Другим возможным путем контаминации губок сапролегниевыми грибами может быть прямой перенос с зараженных животных.

Необходимо отметить низкую частоту встречаемости представителей порядка Saprolegniales в образцах губок из оз. Байкал (2.4%). При этом существенных различий в степени обсемененности между пораженными и условно-здоровыми губками не было выявлено: 11 здоровых (2.09%) и

Таблица 3. Результаты молекулярной идентификации представителей Saprolegniales, ассоциированных с губками и рыбами оз. Байкал и аквариумов живой экспозиции

| № гомологичных последовательностей в GenBank | Вид оомицетов | Хозяин | Гомология, % |
|--|--|---|--------------|
| JQ974990 | <i>Achlya oligocantha</i> de Bary 1888 (= <i>Newbya oligocantha</i> (de Bary) Mark A. Spencer (2002)) | <i>L. baicalensis</i> (11)* <i>P. fluviatilis</i> (1)* | 95 |
| KF718178 | <i>Saprolegnia asterophora</i> de Bary 1860 (= <i>Cladolegnia asterophora</i> (de Bary) Johannes (1955), = <i>Scoliolegnia asterophora</i> (de Bary) M.W. Dick (1969)) | <i>C. migratorius</i> (1)* <i>E. lucius</i> (1)* | 98 |
| KF717972 | <i>S. australis</i> R.F. Elliott, 1968 | <i>C. migratorius</i> (2)* <i>E. lucius</i> (1)* <i>P. fluviatilis</i> (1)* | 100 |
| KF718022 | <i>S. delica</i> Coker 1923 | <i>L. baicalensis</i> (3)* <i>A. brama</i> (2)* <i>E. lucius</i> (1)* <i>B. baicalensis</i> (1)* | 100 99 |
| KX945386 | <i>S. parasitica</i> Coker 1923 (= <i>Isoachlya parasitica</i> (Coker) Nagai (1931)) | <i>L. baicalensis</i> (2)* <i>A. brama</i> (1)* <i>C. migratorius</i> (3)* <i>E. lucius</i> (2)* <i>P. knerii</i> (2) <i>C. inermis</i> (3)* | 100 99 |
| KU896917 | <i>Leptolegnia chapmanii</i> R.L. Seym 1984 | <i>B. intermedia</i> (4)* <i>L. abietina</i> (4)* <i>L. baicalensis</i> (7)* <i>L. incrustans</i> (2)* | 93–95 |

Примечание. * – аквариумы живой экспозиции Байкальского музея; ** – оз. Байкал.

6 больных (2.85%) (рис. 1). Данный факт, вероятно, объясняется влиянием нескольких факторов. Во-первых, прибрежная зона изобилует потенциальными хищниками (зоопланктонами). Представители порядка Saprolegniales в цикле своего развития имеют планктонные стадии – зооспоры. Зооспоры находятся в пределах предпочтительного диапазона размеров пищевых частиц, потребляемых зоопланктоном (Geller, Muller, 1981; Kagami *et al.*, 2004, 2007; Searle *et al.*, 2013; Maier *et al.*, 2016). Известно, что зооспоры низших грибов потребляются простейшими, коллатками и ракообразными (Yassin, El-Said, 2011; Schmeller *et al.*, 2014; Valois, Burns, 2016). Однако данные о питании байкальских видов беспозвоночных животных зооспорами представителей порядка Saprolegniales отсутствуют. Во-вторых, в оз. Байкал как в олиготрофном водоеме сапролегниевые грибы в целом представлены незначительно. Известно, что в олигомезотрофных водоемах отмечено их более низкое видовое разнообразие, чем в эвтрофных (Воронин, 2005). При этом в тундровых озерах оомицеты родов *Sapro-*

legnia и *Achlya* встречаются редко, предпочитая загрязненные водоемы.

Незначительная частота встречаемости представителей порядка Saprolegniales на байкальских губках может определяться и особенностями последних как субстратов. Губки в отличие от рыб – достаточно бедный субстрат. Однако отмечено, что органические вещества, выделяемые симбионтами пресноводных зеленых губок, могут служить питательной средой для некоторых видов водных плесеней (Czeczuga *et al.*, 2015). В то же время известно, что многие губки, а также населяющие их микроорганизмы вырабатывают биологически активные вещества, способные подавлять развитие патогенной микрофлоры. Исследования изолятов *Pseudomonas* spp. в пресноводной зеленой губке *Ephydatia fluviatilis* (Linnaeus, 1759) показали их высокую активность в отношении оомицетов (Keller-Costa *et al.*, 2014). По-видимому, в естественных условиях активного развития представителей порядка Saprolegniales не происходит в силу действия всех факторов.

В аквариумной экспозиции результаты молекулярно-генетического анализа выявили сходный спектр видов оомицет у рыб и байкальских губок (*S. parasitica*, *S. delica* и *N. oligocantha*). Частота встречаемости этих видов в исследованных образцах *L. baicalensis* составила 100%. Данный факт, скорее всего, свидетельствует об их переносе на губок с больных рыб. В экспозиции байкальские губки находились в аквариумах вместе с различными видами рыб, манипуляции с которыми во время отлова, транспортировки и последующей адаптации к искусственным условиям содержания часто приводили к травмированию их внешних покровов и были основными факторами стресса, что в совокупности приводило к возникновению заболеваний (Пастухов, 2010). Большинство видов Saprolegniales – этиологические агенты микозов рыб. Это условно-патогенные организмы, которые вызывают заболевание “сапролегниоз” у всех искусственно воспроизводимых видов рыб. Сапролегниозом обычно поражается травмированная или ослабленная рыба как в искусственных, так и в естественных условиях. У обеих особей каменной широколобки из оз. Байкал была детектирована *S. parasitica*, обнаруженная и в аквариумной экспозиции (табл. 3). Ранее у байкальского омуля из Баргузинского залива оз. Байкал была отмечена *S. ferax* (Дзюба и др., 2011).

Повреждение участков и отсутствие слизи на внешних покровах рыб способствуют прикреплению подвижных зооспор видов *Saprolegnia* и дальнейшему их прорастанию в здоровые ткани (Noga, 1993; Veakes *et al.*, 1994). Гифы *Saprolegnia* не только вторгаются в эпидермальные ткани и приводят к клеточному некрозу, вызывающему повреждение кожи, глаз и жабр (Pickering, Willoughby, 1982; Bruno, Wood, 1999), но также проникают в мышцы и кровеносные сосуды (Hatai, Hoshiai, 1992; Shin *et al.*, 2017). Кроме того, вторичные зооспоры рыбных патогенов *S. parasitica* обладают характерными пучками длинных крючковатых структур, которые способствуют их адгезии к субстрату. Установлено, что на длину структур влияет характер поверхности: зооспоры активизируются при перемешивании, добавлении углерода в среду и воздействии шероховатых поверхностей, таких как чешуя рыб (Rezinciuc *et al.*, 2018). Возможно, в аквариумной экспозиции формируются условия гиперинфекции и эпителий губок также становится привлекательным субстратом для зооспор.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые проведен сравнительный анализ представителей порядка Saprolegniales в байкальских губках и на внешних покровах рыб в нативных условиях оз. Байкал и в условиях аквариумной экспозиции. Однородный спектр водных плесе-

ней порядка Saprolegniales, ассоциированных с рыбами и байкальскими губками в аквариумной экспозиции, можно рассматривать как свидетельство заражения губок от больных рыб либо в результате прямого переноса, либо в процессе фильтрации губками планктонных стадий представителей порядка Saprolegniales. Действием схожего механизма можно объяснить наличие у губок из оз. Байкал вида, близкого к *L. chapmanii*, паразитирующего на водных личинках насекомых. Поскольку полученные данные не позволяют полностью оценить предполагаемое разнообразие представителей порядка Saprolegniales в ассоциациях с байкальскими губками, требуется проведение дальнейших исследований организмов консорциев с учетом сезонной динамики их развития.

Работа выполнена в рамках темы 0345-2019-0002 (AAAA-A16-116122110066-1) “Молекулярная экология и эволюция живых систем Центральной Азии в условиях глобальных экологических изменений”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Воронин Л.В. Грибы на растительных субстратах в малых озерах тундровой и лесной зон Восточной Европы: Автореф. дис. докт. биол. наук. М.: Ярослав. гос. пед. ун-т, 2005. 299 с.
- Гладких А.С., Калюжная О.В., Белых О.И., Ан Т.С., Парфенова В.В. Анализ бактериального сообщества двух эндемичных видов губок из озера Байкал // Микробиология. 2014. Т. 83. № 6. С. 682–693.
- Глызина О.Ю., Глызин А.В., Любочка С.А. Изучение симбиотических сообществ в условиях живых музейных экспозиций // Матер. междунар. науч. конф. “Актуальные вопросы деятельности академических естественно-научных музеев”. пос. Листвянка Иркутск. обл. Новосибирск: ГЕО, 2010. С. 82–84.
- Грачев М.А., Гранин Н.Г., Синюкович В.Н., Макаров М.М., Дзюба Е.В., Тимошкин О.А., Ханаев И.В., Белых О.И., Чебыкин Е.П., Федотов А.П. Выступление на бюро Совета по науке РАН и ФАНО. Иркутск: Репроцентр А1, 2015. 44 с.
- Деникина Н.Н., Дзюба Е.В., Белькова Н.Л., Ханаев И.В., Феранчук С.И., Макаров М.М., Гранин Н.Г., Беликов С.И. Первый случай заболевания губки *Lubomirskia baicalensis*: исследование микробиома // Изв. РАН. Сер. биол. 2016. № 3. С. 315–322.
- Дзюба Е.В., Деникина Н.Н., Пастухов В.В., Суханова Е.В., Белькова Н.Л. Разработка и апробация молекулярно-генетического способа диагностики патогенных микроорганизмов на внешних покровах рыб // Вода: Химия и экология. 2014. № 2. С. 57–62.
- Дзюба Е.В., Деникина Н.Н., Суханова Е.В., Белых М.П., Ханаев И.В., Пронин Н.М., Белькова Н.Л. Высокочувствительная детекция возбудителей бактериального язвенного синдрома байкальского омуля *Coregonus migratorius* (Georgi, 1775) // Изв. ИГУ Сер. Биология. Экология. 2011. Т. 4. № 4. С. 46–52.

- Ефремова С.М. Губки (Porifera) // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Т. 1. Озеро Байкал. Кн. 1. Новосибирск: Наука, 2001. С. 179–192.
- Ефремова С.М. Новый род и новые виды губок сем. Lubomirskiidae Rezvoj, 1936 // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Т. 1. Озеро Байкал. Кн. 2. Новосибирск: Наука, 2004. С. 1261–1278.
- Калюжная О.В., Кривич А.А., Ицкович В.Б. Разнообразие генов 16S рРНК в метагенном сообществе пресноводной губки *Lubomirskia baicalensis* // Генетика. 2012. Т. 48. № 8. С. 1003–1006.
- Парфенова В.В., Теркина И.А., Косторнова Т.Я., Никулина И.Г., Черных В.И., Максимова Э.А. Микробное сообщество пресноводных губок озера Байкал // Изв. РАН. Сер. биол. 2008. № 4. С. 435–441.
- Пастухов В.В. Методы и условия содержания байкальских гидробионтов // Матер. междунар. науч. конф. “Актуальные вопросы деятельности академических естественно-научных музеев”. пос. Листвянка Иркутск. обл. Новосибирск: ГЕО, 2010. С. 131–134.
- Пыстина К.А. Оомицеты Ленинградской области, паразитирующие на водных организмах // Новости систематики низших растений. 2005. Т. 38. С. 171–175.
- Beakes G.W., Wood S.E., Burr A.W. Features which characterize *Saprolegnia* isolates from salmon fish lesions: a review // Environment, fish and wildlife division Salmon Saprolegniasis / Ed. Mueller G.J. Portland, Oregon: Rep. Bonneville Power Administration, 1994. P. 33–66.
- Bruno D.W., Wood B.P. *Saprolegnia* and other Oomycetes // Fish diseases and disorders. V. 3. Viral, bacterial and fungal infections / Eds Woo P.T., Bruno D.W. Wallingford: CABI Publ., 1999. P. 559–659.
- Cao H., Ou R., Li G., Yang X., Zheng W., Lu L. *Saprolegnia australis* R. F. Elliott 1968 infection in Prussian carp *Carassius gibelio* (Bloch, 1782) eggs and its control with herb extracts // J. Appl. Ichthyol. 2014. V. 30. Iss. 1. P. 145–150.
- Czczuga B. Zoospore fungi growing on freshwater molluscs // Pol. J. Environ. Stud. 2000. V. 9. № 3. P. 151–156.
- Czczuga B., Muszyńska E. Zoospore fungi growing on the dead glass eel (montee) and elver's (*Anguilla anguilla*) // Acta Ichthyol. Piscat. 2000. V. 30. P. 3–12.
- Czczuga B., Godlewska A., Kiziewicz B. Aquatic fungi growing on feathers of wild and domestic bird species in limnologically different water bodies // Pol. J. Environ. Stud. 2004. V. 13. № 1. P. 21–31.
- Czczuga B., Kozłowska M., Godlewska A. Zoospore aquatic fungi growing on dead specimens of 29 freshwater crustacean species // Limnologica. 2002. V. 32. P. 180–193.
- Czczuga B., Czczuga-Semieniuk E., Semieniuk-Grell A., Semieniuk J. Stimulatory activity of four green freshwater sponges on aquatic mycotal communities // Afr. J. Biotechnol. 2015. V. 14. № 45. P. 3093–3100.
- Czczuga B., Bartel R., Kiziewicz B., Godlewska A., Muszyńska E. Zoospore fungi growing on the eggs of Sea Trout (*Salmo trutta m. trutta* L.) in river water of varied trophicity // Pol. J. Environ. Stud. 2005. V. 14. № 3. P. 295–303.
- Geller W., Muller H. The filtration apparatus of cladocera – filter mesh-sizes and their implications on food selectivity // Oecologia. 1981. V. 49. P. 316–321.
- Hatai K., Hoshiai G. Mass mortality in cultured coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) due to *Saprolegnia parasitica* Coker // J. Wildl. Dis. 1992. V. 28. P. 532–536.
- Hirsch P.E., Nechwatal J., Fischer P. A previously undescribed set of *Saprolegnia* spp. in the invasive spiny-cheek crayfish (*Orconectes limosus*, Rafinesque) // FAL / Arch. Hydrobiol. 2008. V. 172. P. 161–165.
- Kagami M., de Bruin A., Ibelings B.W., Van Donk E. Parasitic chytrids: their effects on phytoplankton communities and food-web dynamics // Hydrobiologia. 2007. V. 578. P. 113–129.
- Kagami M., Van Donk E., de Bruin A., Rijkeboer M., Ibelings B.W. *Daphnia* can protect diatoms from fungal parasitism // Limnol. Oceanogr. 2004. V. 49. P. 680–685.
- Kamaltynov R.M., Chernykh V.I., Slugina Z.V., Karabanov E.B. The conorcium of the sponge *Lubomirskia baicalensis* in Lake Baikal, East Siberia // Hydrobiologia. 1993. V. 271. P. 179–189.
- Keller-Costa T., Jousset A., van Overbeek L., van Elsas J.D., Costa R. The freshwater sponge *Ephydatia fluviatilis* Harbours diverse *Pseudomonas* species (Gammaproteobacteria, Pseudomonadales) with broad-spectrum antimicrobial activity // PLoS One. 2014. V. 9. № 2. e88429.
- Kestrup A.M., Thomas S.H., van Rensburg K., Ricciardi A., Duffy M.A. Differential infection of exotic and native freshwater amphipods by a parasitic water mold in the St. Lawrence River // Biol. Invasions. 2010. V. 13. P. 769–779.
- Khanaev I.V., Kravtsova L.S., Maikova O.O., Bukshuk N.A., Sakirko M.V., Kulakova N.V., Butina T.V., Nebesnykh I.A., Belikov S.I. Current state of the sponge fauna (Porifera: Lubomirskiidae) of Lake Baikal: Sponge disease and the problem of conservation of diversity // J. Great Lakes Res. 2018. V. 44. P. 77–85.
- Kulakova N.V., Denikina N.N., Belikov S.I. Diversity of bacterial photosymbionts in Lubomirskiidae sponges from Lake Baikal // Int. J. Biodivers. 2014. V. 2014. Art. ID 152097. 6 p.
- López Lastra C.C., Scorsetti A.C., Marti G.A., García J.J. Host range and specificity of an Argentinean isolate of the aquatic fungus *Leptolegnia chapmanii* (Oomycetes: Saprolegniales), a pathogen of mosquito larvae (Diptera: Culicidae) // Mycopathologia. 2004. V. 158. P. 311–315.
- Maier M.A., Uchii K., Peterson T.D., Kagami M. Evaluation of Daphnid grazing on microscopic zoospore fungi by using comparative threshold cycle quantitative PCR // Appl. Environ. Microbiol. 2016. V. 82. № 13. P. 3868–3874.
- McInnis T., Jr., Zattau W.C. Experimental infection of mosquito larvae by a species of the aquatic fungus *Leptolegnia* // J. Invertebr. Pathol. 1982. V. 39. P. 98–104.
- McInnis T., Jr., Schimmel L., Noblet R. Host range studies with the fungus *Leptolegnia*, a parasite of mosquito larvae (Diptera: Culicidae) // J. Med. Entomol. 1985. V. 22. № 2. P. 226–227.

- Noga E.J. Water mold infections of freshwater fish: Recent advances // Annu. Rev. Fish Dis. 1993. V. 3. P. 291–304.
- Phillips A.J., Anderson V.L., Robertson E.J., Secombes C.J., van West P. New insights into animal pathogenic oomycetes // Trends Microbiol. 2008. V. 16. P. 13–19.
- Pickering A.D., Willoughby L.G. Saprolegnia infections of salmonid fish // Microbial diseases of fish / Ed. Roberts R.J. London: Acad. Press, 1982. P. 271–297.
- Pile A.J., Patterson M.R., Savarese M., Chernykh V.I., Filalkov V.A. Trophic effects of sponge feeding within Lake Baikal's littoral zone. 2. Sponge abundance, diet, feeding efficiency, and carbon flux // Limnol. Oceanogr. 1997. V. 42. P. 178–184.
- Rezinciuc S., Sandoval-Sierra J.-V., Diéguez-Uribeondo J. Molecular identification of a bronopol tolerant strain of *Saprolegnia australis* causing egg and fry mortality in farmed brown trout, *Salmo trutta* // Fungal Biology. 2014. V. 118. Iss. 7. P. 591–600.
- Rezinciuc S., Sandoval-Sierra J.V., Ruiz-León Y., van West P., Diéguez-Uribeondo J. Specialized attachment structure of the fish pathogenic oomycete *Saprolegnia parasitica* // PLOS ONE. 2018. V. 13. № 1. e0190361.
- Schmeller D.S., Martel A., Garner T.W.J., Fisher M.C., Azemar F., Clare F.C., Leclerc C., Jäger L., Guevara-Nieto M., Loyau A., Pasmans F. Microscopic aquatic predators strongly affect infection dynamics of a globally emerged pathogen // Curr. Biol. 2014. V. 24. Iss. 2. P. 176–180.
- Searle C.L., Mendelson J.R. III, Green L.E., Duffy M.A. *Daphnia* predation on the amphibian chytrid fungus and its impacts on disease risk in tadpoles // Ecol. Evol. 2013. V. 3. Iss. 12. P. 4129–4138.
- Seymour R. *Leptolegnia chapmanii* an oomycete pathogen of mosquito larvae // Mycologia. 1984. V. 76. P. 670–674.
- Shin S., Kulatunga D.C.M., Dananjaya S.H.S., Nikapitiya C., Lee J., De Zoysa M. *Saprolegnia parasitica* isolated from Rainbow Trout in Korea: characterization, anti-Saprolegnia activity and host pathogen interaction in Zebra-fish disease model // Mycobiology. 2017. V. 45. № 4. P. 297–311.
- Valois A.E., Burns C.W. Parasites as prey: *Daphnia* reduce transmission success of an oomycete brood parasite in the calanoid copepod *Boeckella* // J. Plankton Res. 2016. V. 38. № 5. P. 1281–1288.
- van den Berg A.H., McLaggan D., Diéguez-Uribeondo J., van West P. The impact of the water moulds *Saprolegnia diclina* and *Saprolegnia parasitica* on natural ecosystems and the aquaculture industry // Fungal Biol. Rev. 2013. V. 27. Iss. 2. P. 33–42.
- van West P. *Saprolegnia parasitica*, an oomycete pathogen with a fishy appetite: New challenges for an old problem // Mycologist. 2006. V. 20. № 3. P. 99–104.
- Weinberg I., Glyzina O., Weinberg E., Kravtsova L., Rozhkova N., Sheveleva N., Natyaganova A., Bonse D., Janussen D. Types of interactions in consortia of Baikalian sponges // Boll. Mus. Ist. Biol. Univ. Genova. 2004. № 68. P. 655–663.
- Wolinska J., King K.C., Vigneux F., Lively C.M. Virulence, cultivating conditions, and phylogenetic analyses of oomycete parasites in *Daphnia* // Parasitology. 2008. V. 135. P. 1667–1678.
- Yassin E.-K.H., El-Said A.A.N. Control of fish fungal pathogen *Saprolegnia parasitica* using rotifer *Brachionus plicatilis* and sodium chloride // Egypt. J. Exp. Biol. (Bot.). 2011. V. 7. № 2. P. 285–291.

Water Molds of the Order Saprolegniales (Oomycota) in Association with Baikalian Species of Fishes and Sponges

Y. V. Dzyuba¹, I. G. Kondratov^{1, #}, O. O. Maikova¹, I. A. Nebesnykh¹,
I. V. Khanaev¹, and N. N. Denikina¹

¹Limnological Institute Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, ul. Ulan-Batorskaya 3, Irkutsk, 664033 Russia

[#]e-mail: kondratovig@mail.ru

We performed first molecular identification and comparison of the spectrum of representatives of the order Saprolegniales (Oomycota) in Baikalian sponges and on investments of fishes under native conditions of Lake Baikal and under the conditions of aquarium exposition. We found out similar spectrum of water molds in fishes and Baikalian sponges in aquarium exposition and presence in Baikalian sponges of a species close to *Leptolegnia chapmanii*, which is parasite in insects larvae. We analyzed the results of detection of representatives of the order Saprolegniales and factors influencing the frequency of their occurrence in the samples of sponges from Lake Baikal.