

МОРСКИЕ ЛАБИРИНТУЛОМИЦЕТЫ

© 2023 г. Д. Д. Перебоев¹, Е. Н. Бубнова², *

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, 119071 Россия

²Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, 119234 Россия

*e-mail: katya.bubnova@wsbs-msu.ru

Поступила в редакцию 09.12.2022 г.

После доработки 30.03.2023 г.

Принята к публикации 30.03.2023 г.

Лабиринтуломицеты — небольшая, но очень важная группа морских грибоподобных организмов. Они распространены повсеместно, могут быть ассоциированы с живыми растениями, водорослями и животными, а также разлагать разнообразные органические остатки. Эти организмы способны к синтезу и обильному накоплению липидов, в частности, полиненасыщенных жирных кислот, отдельные из которых представляют большой интерес для биотехнологии. Сведения о лабиринтуломицетах в настоящее время накапливаются очень быстро. Наша работа посвящена обзору современных данных о строении, биологии и таксономии этих организмов. Затрагиваются проблемы методических подходов к их изучению, а также вопросы разнообразия, распространения и значения в морских экосистемах.

Ключевые слова: Labyrinthulomycetes, морские экосистемы, грибоподобные организмы, сапротрофы, паразиты

DOI: 10.31857/S0134347523040101, **EDN:** UMQJML

Лабиринтуломицеты — относительно небольшая группа грибоподобных протистов, распространенных в различных экосистемах, однако главное их разнообразие сосредоточено в Мировом океане. Среди морских лабиринтуломицетов известны как сапротрофные, так и симбиотрофные организмы, играющие значимую экосистемную роль. В то же время ряд представителей этого класса — продуценты жирных кислот и каротиноидов с высоким биотехнологическим потенциалом. Учитывая эти факты, неудивительно, что лабиринтуломицеты вызывают повышенный интерес ученых, что приводит к быстрому накоплению данных об их разнообразии, распространении и биологии.

В настоящее время опубликованы не только многочисленные оригинальные работы, но и несколько обзоров отдельных направлений их изучения (Lewis et al., 1999; Dick, 2001; Raghukumar, 2008; Raghukumar, Damare, 2011; Leano, Damare, 2012; Sullivan et al., 2013; Nakai, Naganuma, 2015; Scholz et al., 2016; Bennett et al., 2017; Morabito et al., 2019; Jaseera, Kaladharan, 2020; Rau, Ertesvag, 2021). В силу экологической гетерогенности группы, в большинстве даже обзорных работ рассматриваются отдельные вопросы их биологии и разнообразия. Кроме того, как уже было сказано, знания об этих организмах накапливаются быстро, а последние наиболее полные обзоры по морским представителям Labyrinthulomycetes вышли

уже более 10 лет назад (Raghukumar, Damare, 2011; Leano, Damare, 2012). Поэтому мы посчитали полезным рассмотреть весь объем сведений о морских представителях группы, затронуть вопросы их строения и биологии, распространения и значения в морских экосистемах с учетом новейших данных, не вошедших в предыдущие сводки.

Строение и биология морских лабиринтуломицетов

Талломы морских лабиринтуломицетов можно обнаружить на поверхности подходящего субстрата — частичек детрита, морского снега, клеток водорослей, пыльцевых зерен высших растений (Dick, 2001; Vochdansky et al., 2016; Phuphumirat et al., 2016). Симбиотические представители обычно развиваются в межклеточном пространстве (Bower, 1986; Qarri et al., 2021), однако известен случай внутриклеточного эндосимбиоза в морской амебе (Dyková et al., 2008). Некоторые паразитические лабиринтуломицеты могут вызывать характерные симптомы поражения, например черные пятна на листьях морских трав (Sullivan et al., 2013), пурпурные пятна на кораллах — морских веерах (Burge et al., 2012), изменение цвета и образование воспалительных узлов на мантии больших моллюсков (Geraci-Yee et al., 2021). Но для большинства лабиринтуломицетов такие проявления не характерны, а их присутствие может быть обнаружено только при

микроскопировании, например планктонных проб (Scholz et al., 2016), талломов нитчатых водорослей (Mystikou et al., 2014) или тканей умерших животных (Bower, 1986). Многие лабиринтуломицеты можно выделить в культуру. На твердых питательных средах они образуют некрупные слизистые колонии – от бесцветных до ярко-желтых, оранжевых или розовых (Dick, 2001; Damare, 2015; Abdel-Wahab et al., 2021a).

Морфология и строение клетки

Клетки лабиринтуломицетов обычно не превышают 10–30 мкм (Raghukumar, 1979; Bongiorno et al., 2005; Rosa et al., 2006; Li et al., 2013; Namamoto, Honda, 2019; Hassett, 2020; Abdel-Wahab et al., 2021a, 2021b; Qarri et al., 2021), но иногда могут достигать 40–50 мкм (Dick, 2001). Клетки в основном округлые, у некоторых представителей – веретеновидные (Sullivan et al., 2013; Popova et al., 2020). По окраске они могут быть гиалиновыми, желтыми или оранжевыми (Raghukumar, 1979; Bongiorno et al., 2005; Hassett, 2020; Abdel-Wahab et al., 2021a, 2021b; Qarri et al., 2021). Кроме основного типа клеток, в жизненном цикле могут присутствовать амебоидные стадии (Raghukumar, 1979; Bongiorno et al., 2005; Rosa et al., 2006; Yokoyama et al., 2007).

Важнейшей морфологической особенностью лабиринтуломицетов традиционно считалось наличие цитоплазматических выростов и ботросом (Bennett et al., 2017; Adl et al., 2018), называемых также сагеногенами или сагеногенетосомами (Honda et al., 1999; Leano, Damare, 2012; Sullivan et al., 2013; Geraci-Yee et al., 2021).

Цитоплазматические выросты у большинства лабиринтуломицетов формируют эктоплазматическую сеть, которая выглядит как система тонких нитей длиной до 50 мкм (Namamoto, Honda, 2019), служащих для прикрепления, перемещения и/или питания (Raghukumar, 1979; Bongiorno et al., 2005; Bennett et al., 2017; Abdel-Wahab et al., 2021a). Они могут формироваться из одной точки клетки (Hassett, 2020), из многих (Raghukumar, 1979; Namamoto, Honda, 2019), на двух противоположных полюсах (Gomaa et al., 2013) или в некоторых случаях вовсе отсутствовать (Geraci-Yee et al., 2021). У рода *Labyrinthula* эктоплазма развита очень сильно, она обволакивает и соединяет клетки в так называемый “сетчатый плазмодий” (Dick, 2001; Sullivan et al., 2013; Popova et al., 2020). Эктоплазматические выросты не содержат оргanelл, но могут включать мембранные структуры, а также актин-миозиновые филаменты. На их поверхности присутствует слой фиброзного материала, предположительно состоящего из сульфатированных мукополисахаридов (Iwata, Honda, 2018).

Ботросомы – это электронно-плотные образования, расположенные внутри клеточной оболочки эктоплазматической сети и в непосредственной связи с цистернами эндоплазматического ре-

тикулума. Их число может быть различным, и они отсутствуют у части видов (Anderson, Cavalier-Smith, 2012; Gomaa et al., 2013; Bennet et al., 2017). Предполагается участие ботросом в транспорте между эктоплазматической сетью и остальной частью клетки, хотя детали их строения и функционирования до сих пор не ясны (Iwata et al., 2017).

Не менее важным общим морфологическим признаком всех лабиринтуломицетов является наличие на поверхности клетки, за исключением эктоплазмы, чешуек диктиосомального происхождения (Gomaa et al., 2013; Bennett et al., 2017). Точный состав чешуек не определен, но в него входят сульфатированные полисахариды, белки, минеральные вещества и липиды (Darley et al., 1973). Представители отряда Thraustochytrida могут секретировать слизистую капсулу из аморфных полимеров, сходных по составу с чешуйками (Jain et al., 2005; Xiao et al., 2018a).

В целом лабиринтуломицеты характеризуются довольно бедной и зачастую плохо изученной морфологией. Кроме того, многие авторы указывали на чрезвычайно высокую вариабельность морфологических признаков, что можно наблюдать даже между особями в одной культуре (Rosa et al., 2006). В то же время при внешнем сходстве представители лабиринтуломицетов могут различаться генетически (Honda et al., 1999; Dellerio et al., 2018). В ряде случаев организмы, относящиеся даже к разным порядкам, не могут быть разделены на основе морфологических критериев (Gomaa et al., 2013; Takahashi et al., 2016). В большинстве современных работ не проводится идентификации организмов по морфологическим критериям, хотя могут выделяться морфотипы на уровне рода. В дальнейшем для установления таксономической принадлежности к ним применяют молекулярно-генетические методы (Bogo et al., 2018; Abdel-Wahab et al., 2021a, 2021b).

Размножение и жизненный цикл

Талломы морских лабиринтуломицетов – холокarpические (целиком превращаются в спорангии), иногда – эукарпические (в этом случае способность к нескольким спороношениям проявляется за счет обособления пролиферирующих телец), при этом у большинства описанных представителей образуются зооспоры (Bennett et al., 2017). Число зооспор в одном зооспорангии может составлять от 1 до 8 (Dick, 2001), или от 10 до 75 (Bongiorno et al., 2005). Для рода *Aplanochytrium* типично образование апланоспор, способных к движению с помощью эктоплазматической сети (Leander et al., 2004; Namamoto, Honda, 2019). Зооспоры лабиринтуломицетов обычно почковидные с двумя латеральными жгутиками: длинным передним, покрытым трехчастными мастигонемами, и коротким бичевидным задним (Bennett et al., 2017). В некоторых работах указывается наличие овальных зооспор с апикальными или

субапикальными жгутиками (Raghukumar, 1979; Bower, 1986; Bongiorno et al., 2005). У зооспор рода *Labyrinthula* присутствует глазок, но отсутствуют чешуйки, при этом в большинстве случаев ситуация обратная (Dick, 2001; Bennett et al., 2017). Созревание зооспор происходит довольно быстро — от начала их образования до выхода может пройти примерно 60 мин (Bongiorno et al., 2005) или даже меньше (Rosa et al., 2006). Освободившиеся зооспоры находят подходящий субстрат с помощью хемотактических стимулов, главными из которых являются аминокислоты (Fan et al., 2002).

Особенности жизненного цикла, такие как наличие зоо- или апланоспор, амебоидных клеток, дробление зооспорангия, наряду с общей морфологией талломов были традиционной основой для разграничения родов (Dick, 2001; Rosa et al., 2006; Leano, Damare, 2012; Bennett et al., 2017). Но некоторые исследования демонстрировали вариативность жизненных циклов в зависимости от конкретных условий культивирования (Dellero et al., 2018). Наиболее ярко изменчивость цикла показало недавнее подробное изучение *Aurantiochytrium acetophilum*, у которого в зависимости от конкретных условий культивирования может происходить образование и взаимопревращение различных типов зоо- или амебоспорангиев, вегетативных клеток и цист (Ganuza et al., 2019). Таким образом, особенности жизненных циклов, также, как и особенности морфологии, уже не выглядят действительно надежными признаками для идентификации представителей данной группы.

Хотя свидетельства о наличии мейоза у рода *Labyrinthula* появились давно (Moens, Perkins, 1969), очень долго лабиринтуломицеты рассматривали как в основном аноморфные организмы (Dick, 2001; Leano, Damare, 2012; Bennett et al., 2017). Но недавнее исследование уже упомянутого *A. acetophilum* показало наличие у него сингамии, генов, ассоциированных с мейозом, и диплоидность вегетативных клеток (Ganuza et al., 2019). Это первое подробное изучение полового процесса у сапротрофных траустохитрид. При описании паразита диатомовых *Phycophthorum isakeiti* (Hassett, 2020) было отмечено наличие в культуре мелких (1–2 мкм) клеток, которые, возможно, являются половыми, но для подтверждения этого требуются дополнительные исследования. Совсем недавно появилось сообщение о гомоталлической изо- или анизогамной копуляции гамет у представителя рода *Aurantiochytrium* из Красного моря (Abdel-Wahab et al., 2021b). Таким образом, в последнее время стали появляться сообщения о наличии полового процесса в разных группах лабиринтуломицетов, но в целом этот вопрос еще требует серьезного изучения.

Биология питания

Основной тип питания у всех лабиринтуломицетов — осмотрофный. Амебоидные стадии, при-

сутствующие у некоторых представителей, могут быть как питающимися фаготрофно (Raghukumar, 1992), так и вообще не питающимися (Bongiorno et al., 2005). Ведущая роль в осмотрофном питании принадлежит эктоплазматической сети. В общем виде можно констатировать, что через эктоплазму выделяются литические ферменты, а образующиеся питательные вещества поглощаются эктоплазмой и транспортируются обратно в клетку, хотя нюансы функционирования этой системы пока еще очень слабо изучены (Iwata, Honda, 2018). Экзополлимерный матрикс поддерживает оптимальную среду для работы ферментов, облегчает минеральное питание, может быть использован как пищевой резерв при голодании, а также играет роль в конкуренции за субстрат за счет бактериостатического эффекта (Xiao et al., 2018a).

Лабиринтуломицеты используют широкий спектр ферментов в процессе питания. В частности, для сапротрофных *Thraustochytrida* показана секреция амилаз, каррагиназ, ксиланаз, липаз, пектиназ, хитиназ, целлюлаз и других ферментов (Damare, 2015; Marchan et al., 2017; Xiao et al., 2018b). Лабиринтуломицеты предпочитают органические источники азота, некоторые из них неспособны к росту на средах с аммонием или нитратом (Jennings, 1983). Для нормальной жизнедеятельности морских лабиринтуломицетов необходим натрий (Jennings, 1983), от концентрации которого зависит, например, эффективность поглощения фосфатов (Siegenthaler et al., 1967).

Липиды лабиринтуломицетов

Яркой особенностью морских лабиринтуломицетов является способность многих из них к синтезу и обильному накоплению жиров, в том числе содержащих полиненасыщенные жирные кислоты (ПНЖК), а также сквалена. В основном такие способности известны и исследуются у сапротрофных траустохитрид (Lewis et al., 1999; Raghukumar, 2008; Marchan et al., 2017; Morabito et al., 2019; Jaseera, Kaladharan, 2020). Однако недавно стало известно об обильном накоплении особо ценной докозагексаеновой кислоты паразитическим *Labyrinthula zosterae* (Yoshioka et al., 2019).

Траустохитриды, в зависимости от таксономической принадлежности штамма и условий культивирования, могут накапливать от 4 до 73% сухого веса в виде липидов. При этом омега-3 докозагексаеновая кислота может составлять 4–53% от всех жирных кислот, а выход высокопродуктивных штаммов варьирует от 14.3 до 20.3 г/л среды (Marchan et al., 2017). Из-за такого богатства липидного состава в природных сообществах клетки лабиринтуломицетов являются ценнейшим пищевым ресурсом для беспозвоночных животных. В то же время многие липиды лабиринтуломицетов имеют большое практическое значение в качестве пищевых добавок, компонентов косметической промышленности или при производстве

биодизеля (Marchan et al., 2017; Dellero et al., 2018; Qarri et al., 2021). Обильное накопление веществ, имеющих биотехнологический потенциал, а также принципиальная возможность культивирования и отсутствие массивной клеточной стенки (что упрощает биотехнологические процедуры), стали причиной особого внимания со стороны промышленности и в настоящее время стимулируют общий интерес к изучению группы.

Таксономия и систематика лабиринтуломицетов

Современное положение в макросистеме

В современном понимании лабиринтуломицеты – отдельная монофилетичная ветвь с хорошей поддержкой в группе (царстве) страменопил (Stramenopiles, Straminipila или Heterokonta у разных авторов), где ей может придаваться ранг класса или отдела (см. таблицу). Монофилия страменопил подтверждена многочисленными молекулярными исследованиями и присутствием ярко выраженной синапоморфии – трехчастных трубчатых мастигонем на одном из жгутиков (Dick, 2001; Adl et al., 2018; Cavalier-Smith, 2018). Согласно Андерсену и Кавальер-Смиту, лабиринтуломицеты входят в подтип Sagenista типа Bigyга в ранге класса Labyrinthulea (Anderson, Cavalier-Smith, 2012).

Таксономия и разнообразие

Лабиринтуломицеты – группа так называемых амбирегнальных протистов, названия которых могут регулироваться как ботаническим, так и зоологическим кодексом номенклатуры (Bennett et al., 2017). Наиболее современная система, использующая названия с действительными номенклатурными статусами, была изложена в работе О.Р. Андерсена и Т. Кавальер-Смита (Anderson, Cavalier-Smith, 2012) с опорой на зоологический кодекс. В соответствии с ней, в классе Labyrinthulea выделяют два отряда: Thraustochytrida и Labyrinthulida (табл. 1). Последующие исследования, основанные на этой системе, обосновали необходимость присоединения к лабиринтуломицетам отряда Amphitremida, находившегося ранее в неясном таксономическом положении (Gomaa et al., 2013). Альтернативой системе Андерсена и Кавальер-Смита может выступать подход Беннетта с соавторами (Bennett et al., 2017), которые, во-первых, придают группе ранг отдела (табл. 1) с единственным классом Labyrinthulomycetes/Labyrinthulea. Во-вторых, они выделяют в этом классе большее количество порядков/отрядов: Labyrinthulales/Labyrinthulida, Oblongichytriales/Oblongichytrida, Thraustochytriales/Thraustochytrida, Amphitremida и Amphifilida. Однако в этой работе авторы сами оговаривают, что некоторые из использованных ими обозначений несут внешне номенклатурный характер, представляя собой лишь предложения для последующего описания,

которое так и не было никем сделано. Тем не менее, и в последней, наиболее полной таксономической сводке, представленной международным коллективом авторов (Adl et al., 2018), выделены те же пять отрядов лабиринтуломицетов. Видимо, несмотря на отсутствие правильных описаний для некоторых групп и неунифицированную таксономию, такое разделение становится широко принятым, учитывая высокую цитируемость и значение последней работы.

В целом объем класса лабиринтуломицетов небольшой: описано 25 родов и около 50 видов (табл. 1), из которых все представители порядка Amphitremida (менее 10 видов), а также отдельные виды из отрядов Amphifilida и Labyrinthulida (Adl et al., 2018) распространены вне морских экосистем. Большинство родов лабиринтуломицетов монотипные или с небольшим числом видов. Самый крупный род *Thraustochytrium* включает не менее 15 видов (Dick, 2001; Bongiorno et al., 2005). Относительно небольшой современный объем группы может быть связан с ограничениями культуральных методов (Li et al., 2013). Тем не менее лабиринтуломицеты – группа, в которой определено есть еще большой запас неописанных видов, что подтверждается, в первую очередь, молекулярными данными. При исследовании разнообразия молекулярными методами во всех случаях обнаруживаются клады, которые могут соответствовать неописанным пока видам или даже родам (Collado-Mercado et al., 2010; Li et al., 2013; Mystikou et al., 2014; Martin et al., 2016; Pagenkopp Lohan et al., 2020; Popova et al., 2020; Menning et al., 2021). В то же время для многих описанных ранее видов лабиринтуломицетов в общедоступных базах отсутствуют данные о последовательностях SSU (18S) и/или ITS (Popova et al., 2020). Таким образом, для многих родов лабиринтуломицетов в настоящее время наблюдается несоответствие морфологических и молекулярных данных, что, конечно, усложняет работу с ними, но и свидетельствует о большом потенциале группы как объекте исследования.

Методические подходы к исследованию разнообразия

Основой для исследования разнообразия лабиринтуломицетов в морских экосистемах традиционно является выделение чистых культур (Dick, 2001), причем это относится как к сапротрофным (Rosa et al., 2011; Abdel-Wahab et al., 2021a), так и к симбиотрофным формам (Bower, 1986; Bockelmann et al., 2013). Для ассоциантов диатомовых водорослей (Hamamoto, Honda, 2019; Hassett, 2020; Popova et al., 2020) и эндобионтов морских беспозвоночных (Qarri et al., 2021) используют бинарные культуры.

Для выделения сапротрофных лабиринтуломицетов широко применяют метод приманки, в качестве которой используют пыльцу сосны, ре-

Таблица 1. Положение в общей системе эукариот и внутренняя структура лабиринтуломицетов по разным источникам

Источник	Anderson, Cavalier-Smith, 2012	Bennett et al., 2017	Adl et al., 2018
Положение в макросистеме	— — Heterokonta • Bigyra подтип Sagenista	SAR Straminipila • Labyrinthulomycota/Labyrinthulomorpha	Diaphoretikes Sar Stramenopiles • Bigyra подтип Sagenista
Внутренняя система	•• Labyrinthulea •• Labyrinthulida ••• Aplanochytriidae (<i>Aplanochytrium</i>) ••• Labyrinthulidae (<i>Labyrinthula</i>) ••• Thraustochytrida ••• Thraustochytriidae (<i>Aurantiochytrium</i> , <i>Botryochytrium</i> , <i>Japonochytrium</i> , <i>Parietichytrium</i> , <i>Schizochytrium</i> , <i>Sicyoidochytrium</i> , <i>Thraustochytrium</i> , <i>Ulkenia</i>) ••• Oblongichytriidae (<i>Oblongichytrium</i>) ••• Althornidae (<i>Althornia</i>) ••• Diplophryidae (<i>Diplophrys</i>) ••• Amphifiliidae (<i>Amphifila</i>) ••• Sorodiplophryidae (<i>Sorodiplophrys</i>)	•• Labyrinthulomycetes/Labyrinthulea •• Labyrinthulales/Labyrinthulida ••• Aplanochytriaceae/Aplanochytriidae (<i>Aplanochytrium</i>) ••• Stellarchytriaceae/Stellarchytriidae (<i>Stellarchytrium</i> *) ••• Labyrinthulaceae/Labyrinthulidae (<i>Labyrinthula</i>) ••• Thraustochytriales/Thraustochytrida ••• Althornidiaceae/Althornidae (<i>Althornia</i>) ••• Thraustochytriaceae/Thraustochytriidae (<i>Aurantiochytrium</i> , <i>Botryochytrium</i> , <i>Japonochytrium</i> , <i>Schizochytrium</i> , <i>Sicyoidochytrium</i> , <i>Thraustochytrium</i> , <i>Ulkenia</i>) ••• Amphitremida ••• Amphitremidae (<i>Amphitrema</i> *, <i>Archerella</i> *, <i>Paramphitrema</i> *) ••• Diplophryaceae/Diplophryidae (<i>Diplophrys</i>) ••• Amphifiliida ••• Amphifiliaceae/Amphifiliidae (<i>Amphifila</i>) ••• Sorodiplophryidae (<i>Fibrophrys</i> *, <i>Sorodiplophrys</i>) ••• Oblongichytriales / Oblongichytriida ••• Oblongichytriaceae / Oblongichytriiidae (<i>Oblongichytrium</i>)	•• Labyrinthulida (<i>Aplanochytrium</i> , <i>Labyrinthula</i> , <i>Stellarchytrium</i> *) ••• Траустохиитрида (<i>Althornia</i> , <i>Aurantiochytrium</i> , <i>Botryochytrium</i> , <i>Japonochytrium</i> , <i>Monorhizochytrium</i> , <i>Parietichytrium</i> , <i>Schizochytrium</i> , <i>Sicyoidochytrium</i> , <i>Thraustochytrium</i> , <i>Ulkenia</i>) ••• Amphитремиды (<i>Amphitrema</i> *, <i>Archerella</i> *, <i>Diplophrys</i> , <i>Paramphitrema</i> *) ••• Амфилиды (<i>Amphifila</i> , <i>Fibrophrys</i> *, <i>Sorodiplophrys</i>) ••• Oblongихитриды (<i>Oblongichytrium</i>)
Число родов	15	21	21

Примечание. Все одинаковые ранги приведены к одинаковым обозначениям: • — уровень типа/отдела; •• — класса; ••• — порядка/отряда; •••• — семейства (в соответствии с ботанической/зоологической номенклатурой). Звездочкой (*) отмечены роды, отсутствующие у Андерсона и Кавальер-Смита (Anderson, Cavalier-Smith, 2012), но присутствующие в более поздних сводках (Bennett et al., 2017; Adl et al., 2018), вследствие присоединения к лабиринтуломицетам амфитремид (Goma et al., 2013), описания нового рода *Monorhizochytrium* и перенесения в него вида *Thraustochytrium globosum* как *M. globosum* (Doi, Honda, 2017), а также описания нового моно-типного рода — *Stellarchytrium* (Fiorito et al., 2016). После этих работ к настоящему времени описано еще четыре новых монотипных рода лабиринтуломицетов: *Hondaea* — выделен из прибрежных вод о-ва Майотта в Индийском океане (Delleo et al., 2018); *Labyrinthulochytrium*, в который по микроморфологическим и генетическим признакам был внесен вид, известный ранее как *Aplanochytrium halioitidis* (Hassett, Gradinger, 2017); *Physophorium* — паразит диатомовых водорослей из прибрежных вод Норвегии (Hassett, 2020); *Mucoschytrium* — паразит моллюсков, ранее известный как QPX (Geraci-Yee et al., 2021). Все перечисленные роды относятся к семейству Thraustochytriaceae.

же – пыльцу других растений, личинок беспозвоночных, луковую шелуху, льняное семя (Bongiorni et al., 2005; Rosa et al., 2006, 2011; Gupta et al., 2013; Damare, 2015; Marchan et al., 2017; Boro et al., 2018; Abdel-Wahab et al., 2021a). Приманки с развившимися талломами лабиринтуломицетов переносят на агаризованную среду (Rosa et al., 2006; Gupta et al., 2013; Marchan et al., 2017; Abdel-Wahab et al., 2021a, 2021b). Наиболее обычными являются среды с глюкозой, с добавлением пептона и дрожжевого экстракта или витаминов группы В, в частности, различные вариации глюкозо-пептонно-дрожжевой среды (Rosa et al., 2006, 2011; Collado-Mercado et al., 2010; Marchan et al., 2017; Boro et al., 2018; Hamamoto, Honda, 2019; Abdel-Wahab et al., 2021a; Qarri et al., 2021). В некоторых случаях пробы сразу распределяют по поверхности среды в чашках Петри, минуя стадию приманки (Collado-Mercado et al., 2010; Damare, 2015). Во всех случаях первичного получения культур лабиринтуломицетов на агаризованных средах необходимо применение смеси антибиотиков и противогрибных препаратов (Bower, 1986; Rosa et al., 2006; Qarri et al., 2021). Таким образом, можно получать культуры лабиринтуломицетов, пригодные для дальнейших исследований.

Выделение лабиринтуломицетов в чистые культуры необходимо при скрининговых исследованиях, а также для описания новых видов. Но оно сталкивается с целым рядом проблем и сложностей. Среди этих организмов, видимо, довольно много некультивируемых (Collado-Mercado et al., 2010; Hassett, 2020) или трудноуловимых – требовательных к приманкам и условиям культивирования, или медленно растущих форм (Rosa et al., 2011; Boro et al., 2018; Qarri et al., 2021). Культуры лабиринтуломицетов легко загрязняются мицелиальными и дрожжевыми грибами, бактериями и диатомовыми водорослями, многие из которых растут быстрее целевой группы. Кроме того, в некоторых случаях культуры лабиринтуломицетов довольно быстро деградируют, их сложно поддерживать (Qarri et al., 2021). В целом, культуральные работы с лабиринтуломицетами трудоемки, часто требуют долгого времени, большого внимания и творческого подхода.

Молекулярные методы в исследованиях разнообразия лабиринтуломицетов сейчас распространены не меньше, чем культуральные. При работах с этой группой обычным участком является малая субъединица SSU, содержащая 18S рДНК, которую используют при молекулярной идентификации (Дукова et al., 2008; Boro et al., 2018; Abdel-Wahab et al., 2021a, 2021b) и описании новых видов из культур (Bongiorni et al., 2005; FioRito et al., 2016; Dellerо et al., 2018; Hassett, 2020), при пересмотре объема групп и в таксономических построениях (Yokoуama et al., 2007), а также при метагеномном анализе состава и структуры сообществ (Collado-Mercado et al., 2010; Li et al., 2013; Pan et al., 2017; Hamamoto, Honda, 2019; Pagenkopp

Lohan et al., 2020). В некоторых работах используют область ITS, например при исследовании распространенности известных организмов в экосистеме (Pagenkopp Lohan et al., 2020) и при проведении количественной ПЦР (Bockelmann et al., 2013; Duffin et al., 2021). Заметим, что самая большая база последовательностей – GenBank – не очень подходит для серьезной работы с лабиринтуломицетами вследствие многочисленных ошибок и наличия непроверенных данных. Предпочтительнее опираться на курируемую базу данных PR2 последовательностей SSU протистов (Guil-lou et al., 2013).

Для прямого наблюдения и обнаружения лабиринтуломицетов в пробах можно использовать эпифлюорисцентную микроскопию с окраской акрифлавином (Raghukumar et al., 2001). При таком способе их клетки получают характерный вид: красную клеточную стенку и желто-зеленое содержимое (Li et al., 2013). Еще одним методом, удачным для лабиринтуломицетов, является применение FISH и специфических зондов, которые могут показать как численность, так и локализацию клеток (Damare, Raghukumar, 2010; Bochdansky et al., 2016).

Разнообразие, распространение и роль в экосистемах

География исследований

Судя по накопленным данным, лабиринтуломицеты могут быть обнаружены повсеместно в Мировом океане – от прибрежных зон до глубоководных областей. Что касается географического распределения, то накоплено значительно больше информации об их разнообразии в теплых морях (Collado-Mercado et al., 2010; Duffin et al., 2021), приэкваториальных районах (Damare, Raghukumar, 2006, 2010; Burge et al., 2012; Damare, 2015) и мангровых экосистемах (Fan et al., 2002; Bongiorni et al., 2005; Boro et al., 2018; Abdel-Wahab et al., 2021a, 2021b). Работы по морям Северного Ледовитого океана единичны и стали появляться лишь в последнее время (Hassett, Gradinger, 2017; Hassett, 2020), по Южному океану информации также пока относительно немного (Mystikou et al., 2014). Отметим, что в 1960–1970-х гг. в СССР, в Белом море, усилиями Н.Я. Артемчук и Е.А. Кузнецова, было выявлено большое разнообразие лабиринтуломицетов – 22 вида, включая три новых для науки, и один новый род (Кузнецов, 1979; Артемчук, 1981). Но данный список определенно требует верификации, учитывая большие изменения в систематике группы, произошедшие с того времени (Dick, 2001; Pan et al., 2017).

Численность лабиринтуломицетов

Численность представителей данного класса лучше всего изучена в морском планктоне. Их об-

шая биомасса здесь может соответствовать, а в некоторых случаях и превышать биомассу бактериопланктона (Li et al., 2013; Xie et al., 2018). Число последовательностей ДНК лабиринтуломицетов в планктоне составляет около 1/10 числа последовательностей диатомовых водорослей (Hamamoto, Honda, 2019), а численность клеток лабиринтуломицетов может достигать 0.63×10^6 (Li et al., 2013) или 1.31×10^6 на литр (Raghukumar et al., 2001). Естественно, в некоторых пробах они могут отсутствовать, или их численность может быть заметно ниже. С глубиной можно наблюдать увеличение численности лабиринтуломицетов, например, в зоне глубокого хлорофилла (Li et al., 2013), в горизонтах скопления терригенных частиц, вынесенных муссонами, или отмерших клеток фитопланктона на глубинах до 1000 м (Raghukumar et al., 2001). В целом можно сказать, что планктонные лабиринтуломицеты чрезвычайно обильны в специфических пространственных и функциональных нишах — скоплениях органического вещества различного происхождения — и практически отсутствуют в окружающей водной толще (Bochdansky et al., 2016).

Сапротрофные лабиринтуломицеты

Долгое время считалось, что две ветви морских лабиринтуломицетов различаются особенностями не только строения, но и экологии: траустохитриды — сапротрофы, лабиринтулиды — паразиты (Bennett et al., 2017). Сейчас уже понятно, что это не совсем так, хотя для большей части организмов из этих ветвей, видимо, верно. В отношении роли сапротрофных лабиринтуломицетов в морских сообществах широко распространен взгляд на них как на “остаточных мусорщиков”, подключающихся к разложению сложных молекул после того, как бактерии израсходуют более простые вещества (Xie et al., 2018).

Обычным субстратом для сапротрофных лабиринтуломицетов являются разлагающиеся фрагменты высших растений и талломы водорослей-макрофитов (Xie et al., 2018; Abdel-Wahab et al., 2021a, 2021b). Зачастую лабиринтуломицеты выделяют из морских грунтов и воды на приманки и среды, считая всех их сапротрофами (Abdel-Wahab et al., 2021a). Наиболее распространенными на разлагающихся растительных остатках, в грунтах и водах различных морей являются представители родов *Aplanochytrium* из лабиринтулид и *Aurantiochytrium*, *Schizochytrium*, *Thraustochytrium*, *Ulkenia* из траустохитрид. Причем большинство видов или космополиты, или имеют очень широкие ареалы (Артемчук, 1981; Rosa et al., 2006; Damare, 2015; Xie et al., 2018; Abdel-Wahab et al., 2021a, 2021b). Большая численность и разнообразие сапротрофных лабиринтуломицетов зачастую связаны с приустьевыми участками прибрежной зоны, куда поступает детрит из наземных экоси-

стем, также являющийся для них привычным субстратом (Xie et al., 2018).

Интересным экотопом, с которым связаны сапротрофные лабиринтуломицеты, являются прозрачные экзополлимерные частицы, так называемые TEPs, — внеклеточные кислые полисахариды, продуцируемые фито- и бактериопланктоном. Они образуют липкие скопления в толще воды, на которых могут развиваться клетки лабиринтуломицетов (Raghukumar et al., 2001; Passow, 2002). Еще одна ниша, с которой могут быть связаны сапротрофные лабиринтуломицеты в открытом океане, — это частицы морского снега, своеобразные питательные оазисы в батипелагической пустыне. Они обильно заселены микробными сообществами, включающими и лабиринтуломицетов (Bochdansky et al., 2016).

Лабиринтуломицеты, ассоциированные с живыми организмами

Среди таких лабиринтуломицетов есть определенно как паразиты, так и организмы, относительно трофического статуса которых нет четкого понимания.

Наиболее широко известные лабиринтуловые паразиты — представители рода *Labyrinthula*, в частности *L. zosterae*. Этот вид считается причиной эпифитотии и массового вымирания *Zostera marina* и других морских трав в начале 1930-х гг. в Северной Атлантике (Sullivan et al., 2013; Martin et al., 2016). Впоследствии в этом районе полного восстановления исходного уровня распространения zostеры так и не произошло (Bockelmann et al., 2013; Brakel et al., 2014; Duffin et al., 2021). Это явление получило название “болезнь истощения морских трав”. В настоящее время исследование состояния лугов морских трав и его связи с лабиринтулой вызывают постоянный интерес как с точки зрения экологического мониторинга (Bockelmann et al., 2013; Groner et al., 2014; Duffin et al., 2021; Graham et al., 2021; Lee et al., 2021), так и в качестве удачной модели взаимоотношений паразит — хозяин в изменяющихся условиях природной среды (Groner et al., 2014; Olsen et al., 2015; Martin et al., 2016; Brakel et al., 2019; Pagenkopp Lohan et al., 2020; Graham et al., 2021; Lee et al., 2021; Menning et al., 2021). Представители рода *Labyrinthula* могут быть связаны не только с zostерой и другими морскими травами, но и с различными водорослями — от нитчатых зеленых и сине-зеленых до крупных тканевых талломов типа ламинарий (Sullivan et al., 2013).

Важнейшей нишей для лабиринтуломицетов являются планктонные и бентосные диатомовые водоросли, хотя зачастую непонятна природа этого сожительства. Например, апладохитриды, ассоциированные с планктонными диатомеями, видимо, являются паразитами (Hamamoto, Honda, 2019). Причем авторы указывают на принципиальную важность именно такого типа взаимо-

отношений для формирования “грибной петли”, которая через многочисленные зооспоры лабиринтуломицетов, а также за счет образования достаточно крупных агрегатов из клеток лабиринтуломицетов и водорослей передает питательные вещества от продуцентов к следующим участникам пищевой цепи. Для двух недавно описанных видов, ассоциированных с диатомовыми водорослями — *Labyrinthula diatomea* (Popova et al., 2020) и *Phycophthorum isakeiti* (Hassett, 2020), авторы высказывают более осторожные предположения о возможном факультативном паразитизме или других вариантах сожительства, учитывая распространенность генетических клад, соответствующих описанным видам, в окружающей среде.

Что касается лабиринтуломицетов, связанных с морскими животными, то они также широко распространены и довольно разнообразны. Например, было показано их обильное присутствие в сообществах зоопланктона, где они могут быть как комменсалами или мутуалистами, так и сапротрофами на мертвых животных, хотя указания на их паразитическую природу отсутствуют (Damare, Raghukumar, 2006, 2010; Damare, 2015). Использование FISH продемонстрировало скопления клеток апланохитрид на поверхности живых тел хетогнат и в кишечниках веслоногих рачков. Последнее указывает на то, что данные организмы определенно могут являться пищевым ресурсом для планктонных животных (Damare, Raghukumar, 2010).

Исследования ассоциаций лабиринтуломицетов с морскими животными часто связаны с обнаружением каких-либо патологических состояний у хозяев и выяснением их причин (Wower, 1986). Например, известна болезнь истощения морских звезд, которая была изучена в Британской Колумбии на примере *Pisaster ochraceus* (FioRito et al., 2016). Из пораженных животных были выделены и описаны один новый род и три новых вида. Несмотря на то, что данные виды были выделены с пораженных морских звезд, авторы склонны считать их оппортунистами, вследствие распространенности аналогичных им последовательностей ДНК в грунтах и на здоровых животных. Другой пример, болезнь кораллов — морских вееров, проявляющаяся как многоочаговая пурпурная пятнистость, была изучена у *Gorgonia ventalina* в Карибском бассейне (Burge et al., 2012). Клетки, сходные с апланохитридами, были обнаружены при микроскопии поврежденных участков, выделены в культуру и идентифицированы по участку SSU как представитель рода *Aplanochytrium*. В данном случае также было высказано предположение, что эти организмы являются условно-патогенными вследствие распространенности сходных с ними последовательностей в окружающей среде и невозможности выполнить третий постулат Коха — заразить здоровые веера культурой, выделенной из больных. Возможно, самым ярким примером ассоциации лабиринтуломицетов с морскими животными (с однозначно

трактуемым характером этой ассоциации) являются QPX, траустохитриевый паразит съедобного моллюска *Mercenaria mercenaria*, недавно описанный как *Mucochytrium quahogii* (Geraci-Yee et al., 2021) и неописанный пока C9G (Anderson et al., 2003). Мерценария — один из наиболее широко распространенных съедобных моллюсков в Северной Америке, встречающийся в дикой природе и выращиваемый в аквакультуре. Перечисленные выше паразиты смертельно опасны для моллюсков и приносят многомиллионные убытки отрасли. Они распространены вместе со своими хозяевами вдоль всего восточного побережья Северной Америки — от Канады до Вирджинии — как в хозяйстве, так и в диких популяциях. Вместе с тем последовательности 18S рДНК, идентичные *M. quahogii*, часто встречаются в различных морских экотопах (Geraci-Yee et al., 2021), что также может свидетельствовать об оппортунистической природе этого паразита.

В целом можно заметить, что связи лабиринтуломицетов как с водорослями и высшими растениями, так и с животными в большинстве случаев не вполне устойчивы и могут носить факультативный характер. Вероятно, среди таких связей преобладает паразитизм лабиринтуломицетов на различных организмах. Отмечены случаи, сходные с комменсализмом (сапротрофия лабиринтуломицетов на поверхностях или в выделениях других организмов), но нет подтвержденных и описанных примеров мутуализма. Характер этих связей может изменяться в зависимости от условий — от полного отсутствия и сапротрофии во внешней среде до смертельно опасного паразитизма. В то же время складывающаяся картина может быть связана с неполнотой сведений, и более подробные исследования смогут объяснить природу таких взаимоотношений.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итак, в настоящее время уже понятно, что лабиринтуломицеты — один из важных компонентов морских экосистем. Они участвуют в разложении органических остатков, а также связаны с живыми морскими организмами разнообразными отношениями. Богатые жирами клетки лабиринтуломицетов — ценный пищевой ресурс для морских животных. Липидный состав также вызывает большой интерес с точки зрения биотехнологии. Вместе с тем нельзя не отметить, что в исследованиях этой группы есть еще огромный потенциал. Это касается как работ в области филогении, биоразнообразия, биогеографии и экологии, так и физиологии и биохимии этих организмов.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

Настоящая статья не содержит описания каких-либо исследований с использованием людей и животных в качестве объектов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 20-04-00882а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Артемчук Н.Я. Микофлора морей СССР. 1981. М.: Наука. 192 с.
- Кузнецов Е.А. Морские низшие грибы пролива Великая Салма Белого моря // Биол. моря. 1979. Т. 1. С. 3–9.
- Abdel-Wahab M.A., El-Samawaty A.-R.M.A., Elgorban A.M., Bahkali A.H. Fatty acid production of thraustochytrids from Saudi Arabian mangroves // Saudi J. Biol. Sci. 2021a. V. 28. № 1. P. 855–864.
- Abdel-Wahab M.A., El-Samawaty A.-R.M.A., Elgorban A.M., Bahkali A.H. Thraustochytrids from the Red Sea mangroves in Saudi Arabia and their abilities to produce docosahexaenoic acid // Bot. Mar. 2021b. V. 64. № 6. P. 489–501.
- Adl S.M., Bass D., Lane C.E. et al. Revisions to the classification, nomenclature, and diversity of eukaryotes // J. Eukaryot. Microbiol. 2018. V. 66. P. 4–119.
- Anderson O.R., Cavalier-Smith T. Ultrastructure of *Diplophrys parva*, a new small freshwater species, and a revised analysis of Labyrinthulea (Heterokonta) // Acta Protozool. 2012. V. 51. P. 291–304.
- Anderson R.S., Kraus B.S., McGladdery S.E. et al. A thraustochytrid protist isolated from *Mercenaria mercenaria*: molecular characterization and host defense responses // Fish Shellfish Immunol. 2003. V. 15. P. 183–194.
- Bennett R.M., Honda D., Beakesand G.W., Thines M. Labyrinthulomycota // Handbook of the Protists / Archibald J.M., Simpson A.G.B., Slamovits C.H. Eds. Springer International Publishing. 2017. P. 507–542.
- Bohdansky A.B., Melissa A., Clouse M.A., Herndl G.J. Eukaryotic microbes, principally fungi and labyrinthulomycetes, dominate biomass on bathypelagic marine snow // ISME J. 2016. V. 11. № 2. P. 1–12.
- Bockelmann A.-C., Tams V., Ploog J. et al. Quantitative PCR reveals strong spatial and temporal variation of the wasting disease pathogen, *Labyrinthula zosterae* in Northern European eelgrass (*Zostera marina*) beds // PLoS One. 2013. V. 8. № 5. e62169.
- Bongiorni L., Jain R., Raghukumar S., Aggarwal R.K. *Thraustochytrium gaertnerium* sp. nov.: a new thraustochytrid stramenopilan protist from mangroves of Goa, India // Protist. 2005. V. 156. № 3. P. 303–315.
- Boro M.C., Harakava R., Pires-Zottarelli C.L.A. Labyrinthulomycota from Brazilian mangrove swamps // Bot. Mar. 2018. V. 61. № 1. P. 65–74.
- Bower S.M. *Labyrinthuloides haliotidis* n.sp. (Protozoa: Labyrinthomorpha), a pathogenic parasite of small juvenile abalone in a British Columbia mariculture facility // Can. J. Zool. 1986. V. 65. P. 1996–2007.
- Brakel J., Jakobsson-Thor S., Bockelmann A.-C., Reusch T.B.H. Modulation of the eelgrass – *Labyrinthula zosterae* interaction under predicted ocean warming, salinity change and light limitation // Front. Mar. Sci. 2014. V. 6. P. 268.
- Brakel J., Werner F.J., Tams V. et al. Current European *Labyrinthula zosterae* are not virulent and modulate seagrass (*Zostera marina*) defense gene expression // PLoS One. 2019. V. 9. № 4. e92448.
- Burge C.A., Douglas N., Conti-Jepre I. et al. Friend or foe: the association of Labyrinthulomycetes with the Caribbean sea fan *Gorgonia ventalina* // Dis. Aquat. Organ. 2012. V. 101. P. 1–12.
- Cavalier-Smith T. Kingdom Chromista and its eight phyla: a new synthesis emphasizing periplastid protein targeting, cytoskeletal and periplastid evolution, and ancient divergences // Protoplasma. 2018. V. 255. P. 297–357.
- Collado-Mercado E., Radway J.A.C., Collier J.L. Novel uncultivated labyrinthulomycetes revealed by 18S rDNA sequences from seawater and sediment samples // Aquat. Microb. Ecol. 2010. V. 58. P. 215–228.
- Damare V.S. Diversity of thraustochytrid protists isolated from brown alga, *Sargassum cinereum* using 18S rDNA sequencing and their morphological response to heavy metal // J. Mar. Biol. Assoc. 2015. V. 95. № 2. P. 265–276.
- Damare V., Raghukumar S. Morphology and physiology of the marine straminipilan fungi, the aplanochytrids isolated from the equatorial Indian Ocean // Indian J. Mar. Sci. 2006. V. 35. № 4. P. 326–340.
- Damare V., Raghukumar S. Association of the stramenopilan protists, the aplanochytrids, with zooplankton of the equatorial Indian Ocean // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2010. V. 399. P. 53–68.
- Darley W.M., Porter D., Fuller M.S. Cell wall composition and synthesis via Golgi-directed scale formation in the marine eucaryote, *Schizochytrium aggregatum* with a note on *Thraustochytrium* sp. // Arch. Mikrobiol. 1973. V. 90. № 2. P. 89–106.
- Dellero Y., Cagnac O., Rose S. et al. Proposal of a new thraustochytrid genus *Hondaea* gen. nov. and comparison of its lipid dynamics with the closely related pseudo-cryptic genus *Aurantiochytrium* // Algal Res. 2018. V. 35. P. 125–141.
- Dick M.W. Straminipilous fungi: systematics of the peronosporomycetes, including accounts of the marine straminipilous protists, the plasmodiophorids, and similar organisms. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. 2001.
- Doi K., Honda D. Proposal of *Monorhizochytrium globosum* gen. nov., comb. nov. for former *Thraustochytrium globosum* based on morphological features and phylogenetic relationships // Phycol. Res. 2017. V. 65. P. 188–201.
- Duffin P., Martin D.L., Furman B.T., Ross C. Spatial patterns of *Thalassia testudinum* immune status and *Labyrinthula* spp. load implicate environmental quality and history as modulators of defense strategies and wasting disease in Florida Bay, United States // Front. Plant Sci. 2021. V. 12. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.612947>
- Dyková I., Fiala I., Dvořáková H., Pechková H. Living together: the marine amoeba *Thecamoeba hilla* Schaeffer,

- 1926 and its endosymbiont *Labyrinthula* sp. // Eur. J. Protist. 2008. V. 44. № 4. P. 308–316.
- Fan K.W., Vrijmoed L.L.P., Jones E.B.G. Zoospore chemotaxis of mangrove thraustochytrids from Hong Kong // Mycologia. 2002. V. 94. № 4. P. 569–578.
- Fiorito R., Leander C., Leander B. Characterization of three novel species of Labyrinthulomycota isolated from ochre sea stars (*Pisaster ochraceus*) // Mar. Biol. 2016. P. 163–170.
- Ganuza E., Yang S., Amezcua M. et al. Genomics, biology and phylogeny *Aurantiochytrium acetophilum* sp. nov. (Thraustochytriaceae), including first evidence of sexual reproduction // Protist. 2019. V. 170. P. 209–232.
- Geraci-Yee S., Brianik C.J., Rubin E. et al. Erection of a new genus and species for the sathogen of hard clams 'Quahog Parasite Unknown' (QPX): *Mucochytrium quahogii* gen. nov., sp. nov. // Protist. 2021. V. 172. <https://doi.org/10.1016/j.protis.2021.125793>
- Gomaa F., Mitchell E.A.D., Lara E. Amphitritmida (Poche, 1913) is a new major, ubiquitous labyrinthulomycete clade // PloS One. 2013. V. 8. № 1. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0053046>
- Graham O.J., Aoki L.R., Stephens T. et al. Effects of seagrass wasting disease on eelgrass growth and belowground sugar in natural meadows // Front. Mar. Sci. 2021. V. 8. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.768668>
- Groner M.L., Burge C.A., Courtney S.C. et al. Host demography influences the prevalence and severity of eelgrass wasting disease // Dis. Aquat. Organ. 2014. V. 108. P. 165–175.
- Guillou L., Bachar D., Audic S. et al. The protist ribosomal reference database (RP2): a catalog of unicellular eucariote small sub-unit rRNA sequences with curated taxonomy // Nucleic Acids Res. 2013. V. 41. P. D597–D604. <https://doi.org/10.1093/nar/gks1160>
- Gupta A., Wilkens S., Adcock J.L. et al. Pollen baiting facilitates the isolation of marine thraustochytrids with potential in omega-3 and biodiesel production // J. Ind. Microbiol. Biotechnol. 2013. V. 40. P. 1231–1240.
- Hassett B.T. A widely distributed thraustochytrid parasite of diatoms isolated from the Arctic represents a gen. and sp. nov. // J. Eucariot. Microbiol. 2020. V. 67. № 4. P. 480–490. <https://doi.org/10.1111/jeu.12796>
- Hassett B.T., Gradinger R. New species of saprobic Labyrinthulea (=Labyrinthulomycota) and the erection of a gen. nov. to resolve molecular polyphyly within the Aplanochytrids // J. Eukaryot. Microbiol. 2017. V. 65. № 4. P. 475–483.
- Hamamoto Y., Honda D. Nutritional intake of *Aplanochytrium* (Labyrinthulea, Stramenopiles) from living diatoms revealed by culture experiments suggesting the new prey-predator interactions in the grazing food web of the marine ecosystem // PLoS One. 2019. V. 14. № 1. e0208941.
- Honda D., Yocochi T., Nakahara T. et al. Molecular phylogeny of labyrinthulids and thraustochytrids based on the sequencing of 18S ribosomal RNA gene // J. Eukaryot. Microbiol. 1999. V. 46. P. 637–647.
- Iwata I., Honda D. Nutritional intake by ectoplasmic nets of *Schizochytrium aggregatum* (Labyrinthulomycetes) // Protist. 2018. V. 169. № 5. P. 727–743.
- Iwata I., Kimura K., Tomaru Y. et al. Bothrosome formation in *Schizochytrium aggregatum* (Labyrinthulomycetes, Stramenopiles) during zoospore settlement // Protist. 2017. V. 168. № 2. P. 206–219.
- Jain R., Raghukumar S., Tharanathan R., Bhosle N.B. Extracellular polysaccharide production by thraustochytrid protists // Mar. Biotechnol. 2005. V. 7. P. 184–192.
- Jaseera K.V., Kaladharan P. An overview of systematics, morphology, biodiversity and potential utilisation of Thraustochytrids // J. Mar. Biol. Assoc. India. 2020. V. 62. № 2. P. 13–21.
- Jennings D.H. Some aspects of the physiology and biochemistry of marine fungi // Biol. Rev. 1983. V. 58. P. 423–459.
- Leander C.A., Porter D., Leander B.S. Comparative morphology and molecular phylogeny of aplanochytrids (Labyrinthulomycota) // Eur. J. Protistol. 2004. V. 40. P. 317–328.
- Leano E.M., Damare V. Labyrinthulomycota (Chapter 12) // Marine fungi and fungal-like organisms / Gareth Jones E.B., Pang K.L. Eds. 2012. De Gruyter. P. 215–244.
- Lee S.J., Shim J.B., Lee S.-R. First report of *Labyrinthula zosterae* (Labyrinthulomycetes) as the causal pathogen of wasting disease in the seagrass *Zostera marina* in Korea // Plant Dis. 2021. <https://doi.org/10.1094/PDIS-12-20-2751-PDN>
- Lewis T., Nichols P., McMeeki T. The biotechnological potential of Thraustochytrids // Mar. Biotechnol. 1999. V. 1. P. 580–587.
- Li Q., Wang X., Liu X. et al. Abundance and novel lineages of Thraustochytrids in Hawaiian waters // Microb. Ecol. 2013. V. 66. P. 823–830.
- Marchan L.F., Chang K.J.L., Nichols P.D. et al. Screening of new British thraustochytrids isolates for docosahexaenoic acid (DHA) production // J. Appl. Phycol. 2017. V. 29. P. 1–13.
- Martin D.L., Chiari Y., Boone E. et al. Functional, phylogenetic and host-geographic signatures of *Labyrinthula* spp. provide for putative species delimitation and a global-scale view of seagrass wasting disease // Estuaries and Coasts. 2016. V. 39. P. 140–1421.
- Menning D.M., Gravley H.A., Cady M.N. et al. Metabarcoding of environmental samples suggest wide distribution of eelgrass (*Zostera marina*) pathogens in the north Pacific // Metabarcoding and Metagenomics. 2021. V. 5. P. 35–42.
- Moens P.B., Perkins F.O. Chromosome number of a small protist: accurate determination // Science. 1969. V. 166. № 3910. P. 1289–1291.
- Morabito C., Bournaud C., Maës C. et al. The lipid metabolism in thraustochytrids // Progr. Lipid Res. 2019. V. 76. 101007.
- Mystikou A., Peters A.F., Asensi A.O. et al. Seaweed biodiversity in the south-western Antarctic Peninsula: surveying macroalgal community composition in the Adelaide Island / Marguerite Bay region over a 35-year time span // Polar Biol. 2014. V. 37. № 11. P. 1607–1619.
- Nakai R., Naganuma T. Diversity and ecology of thraustochytrid protists in the marine environment // Marine protists. Diversity and dynamics / Ohtsuka S., Suzuki T., Horiguchi T., Eds. 2015. Springer IP. P. 331–346.
- Olsen Y.S., Potouroglou M., Garcias-Bonet N., Duarte C.M. Warming reduces pathogen pressure on a climate-vul-

- nerable seagrass species // *Estuaries and Coasts*. 2015. V. 38. P. 659–667.
- Pagenkopp Lohan K.M., DiMaria R., Martin D.L. et al. Diversity and microhabitat associations of *Labyrinthula* spp. in the Indian River Lagoon system // *Dis. Aquat. Org.* 2020. V. 137. P. 145–157.
- Pan J., del Campo J., Keeling P.J. Reference tree and environmental sequence diversity of labyrinthulomycetes // *J. Eukaryot. Microbiol.* 2017. V. 64. P. 88–96.
- Passow U. Transparent exopolymer particles (TEP) in aquatic environments // *Progr. Oceanogr.* 2002. V. 55. № 3–4. P. 287–333.
- Phumphumirat W., Ferguson D.K., Gleason F.H. The colonization of palynomorphs by chytrids and thraustochytrids during pre-depositional taphonomic processes in tropical mangrove ecosystems // *Fungal Ecol.* 2016. V. 23. P. 11–19.
- Popova O.V., Belevich T.A., Golyshev S.A. et al. *Labyrinthula diatomea* sp. nov. — a labyrinthulid associated with marine diatoms // *J. Eukariot. Microbiol.* 2020. V. 67. № 3. P. 393–402.
- Qarri A., Rinkevich Y., Rinkevich B. Employing marine invertebrate cell culture media for isolation and cultivation of thraustochytrids // *Bot. Mar.* 2021. V. 64. № 6. P. 447–454.
- Raghukumar S. Observations of the life cycle and movement of the thraustochytrid *Ulkenia amoeboides* from the North Sea // *J. Protozool.* 1979. V. 26. № 4. P. 564–566.
- Raghukumar S. Bacterivory: a novel dual role for thraustochytrids in the sea // *Mar. Biol.* 1992. V. 113. P. 165–169.
- Raghukumar S. Thraustochytrid marine protists: production of PUFAs and other emerging technologies // *Mar. Biotechnol.* 2008. V. 10. № 6. P. 631–640.
- Raghukumar S., Damare V.S. Increasing evidence for the important role of Labyrinthulomycetes in marine ecosystems // *Bot. Mar.* 2011. V. 54. № 1. P. 3–11.
- Raghukumar S., Ramaiah N., Raghukumar C. Dynamics of thraustochytrid protists in the water column of the Arabian Sea // *Aquat. Microb. Ecol.* 2001. V. 24. P. 175–186.
- Rau E.M., Ertsevåg H. Method development progress in genetic engineering of Thraustochytrids // *Mar. Drugs*. 2021. V. 19. P. 515–533.
- Rosa S.M., Galvagno M.A., Vélez C.G. Primeros aislamientos de Thraustochytriales (Labyrinthulomycetes, Heterokonta) de ambientes estuariales y salinos de la Argentina // *Darwiniana*. 2006. V. 44. № 1. P. 81–88.
- Rosa S.M., Galvagno M.A., Vélez C.G. Adjusting culture conditions to isolate thraustochytrids from temperate and cold environments in southern Argentina // *Mycoscience*. 2011. V. 52. № 4. P. 242–252.
- Siegenthaler P.A., Belsky M.M., Goldstein S., Menna M. Phosphate uptake in an obligately marine fungus II. Role of culture conditions, energy sources, and inhibitors // *J. Bacteriol.* 1967. V. 93. № 4. P. 1281–1288.
- Scholz B., Guillou L., Marano A.V. et al. Zoospore parasites infecting marine diatoms — a black box that needs to be opened // *Fungal Ecol.* 2016. V. 19. P. 59–76.
- Sullivan B.K., Sherman T.D., Damare V.S. et al. Potential roles of *Labyrinthula* spp. in global seagrass population declines // *Fungal Ecol.* 2013. V. 6. № 5. P. 328–338.
- Takahashi Y., Yoshida M., Inonye I., Watanabe M.M. *Fibrophrys columna* gen. nov., sp. nov.: a member of the family Amphifilidae // *Protistology*. 2016. V. 56. P. 41–50.
- Xiao R., Yang X., Li M. et al. Investigation of composition, structure and bioactivity of extracellular polymeric substances from original and stress-induced strains of *Thraustochytrium striatum* // *Carbohydr. Polym.* 2018a. V. 195. № 17. P. 515–524. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2018.04.126>
- Xiao R., Li X., Zheng Y. Enzyme production by a fungoid protist, *Thraustochytrium striatum* // *Eur. J. Protistol.* 2018b. V. 66. P. 136–148.
- Xie N., Sen B., Song Z. et al. High phylogenetic diversity and abundance pattern of Labyrinthulomycete protists in the coastal waters of the Bohai Sea // *Envir. Microbiol.* 2018. V. 20. № 8. P. 3042–3056.
- Yokoyama R., Salleh B., Honda D. Taxonomic rearrangement of the genus *Ulkenia* sensu lato based on morphology, chemotaxonomical characteristics, and 18S rRNA gene phylogeny: emendation for *Ulkenia* and erection of *Botryochytrium*, *Parietichytrium*, and *Sicyoidochytrium* gen. nov. // *Mycoscience*. 2007. V. 48. P. 329–341.
- Yoshioka R.M., Schram J.B., Galloway A.W.E. Eelgrass pathogen *Labyrinthula zosterae* synthesizes essential fatty acids // *Dis. Aquat. Org.* 2019. V. 135. P. 89–95.

Marine Labyrinthulomycetes

D. D. Pereboev^a and E. N. Bubnova^b

^aSevertsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia

^bLomonosov Moscow State University, Moscow, 119234 Russia

Labyrinthulomycetes are a small but very important group of marine fungi-like organisms. Labyrinthulomycetes are ubiquitous, can be associated with living plants, algae, and animals and can decompose a variety of organic remains. These organisms are able to synthesize and abundantly accumulate lipids, in particular, polyunsaturated fatty acids, some of which are of great interest for biotechnology. The scientific information about labyrinthulomycetes is currently accumulating very quickly. Our study is devoted to reviewing presently available data on the structure, biology and taxonomy of these organisms. The review examines the problems of methodological approaches to the study of these organisms, as well as the diversity, distribution and significance of Labyrinthulomycetes in marine ecosystems.

Keywords: Labyrinthulomycetes, marine ecosystems, fungi-like organisms, saprotrophs, parasites