

## АССОЦИИИ ГРИБОВ И НЕМАТОД В ЧЕРНОМ МОРЕ

Н. И. Копытина<sup>1,\*</sup>, Н. Г. Сергеева<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Институт биологии внутренних вод имени И.Д. Папанина РАН

152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: \* kopytina\_n@mail.ru

<sup>2</sup> Федеральный исследовательский центр Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН, 299011 г. Севастополь, просп. Нахимова, 2

Поступила в редакцию 5.05.2023

Впервые в Черном море обнаружены и изучены антагонистические взаимоотношения в ассоциациях микроскопических грибов и свободноживущих нематод: грибы и микотрофные нематоды; грибы-нематофаги и нематоды. Выявлено, что микотрофные нематоды в лабораторных условиях сохраняют жизнеспособность от 1.5 до 9 месяцев в присутствии 22 видов микромицетов из 20 родов, 11 семейств, 8 порядков, 5 классов отдела Ascomycota. В грунте, в составе ассоциаций обнаружено 5 видов грибов, на плавнике – 21. В эксперименте показано, что плодовые тела *Corollospora maritima*, *C. trifurcata*, *Halosphaeriopsis mediosetigera* со спорами могут служить единственным источником пищи для нематод *Viscosia minor*, *Oncholaimus* sp., *Monhystera* sp. Эпи- и эндобионтные грибы были обнаружены в процессе микроскопического анализа нематод после их фиксации, поэтому установить точную таксономическую принадлежность грибов было невозможно. Нематода *Anticomia pontica* из обрастаний подземного канала в горе Таврос (бухта Балаклава, г. Севастополь) была поражена грибом-эктопаразитом, сходным с *Drechmeria* sp. (отдел Ascomycota). Нематода *Axonolaimus setosus* из грунта на шельфе западного Крыма с глубины 83.5 м, по-видимому, была инфицирована грибоподобным (fungal-like) организмом из отдела Oomycota. Особи *A. setosus* с гифами грибов во внутренней полости и на кутикуле (Fungi sp.) обнаружены в районе пролива Босфор на глубине 250 м (сероводородная зона). Состояние морфо-анатомических структур червей свидетельствует о том, что они были поражены грибами прижизненно.

**Ключевые слова:** микотрофные нематоды, морские грибы, нематофаги, древесный плавник, донные отложения.

DOI: 10.47021/0320-3557-2023-36-46

### ВВЕДЕНИЕ

Грибы и свободноживущие нематоды – одни из самых распространенных организмов в морских и наземных экосистемах, которые играют ведущую роль в пищевых цепях и круговороте органических веществ. Взаимодействия организмов в ассоциациях могут быть антагонистическими и мутуалистическими. Микотрофные нематоды и грибы-нематофаги – антагонисты, поэтому способны изменять таксономический состав сообществ и значительно влиять на численность организмов в них. На официальном сайте, отображающем вопросы систематики и таксономического разнообразия морских грибов, на 15.07.2022 г. зарегистрировано 1857 видов [About Marine Fungi]. Свободноживущие нематоды (тип Nematoda) являются важным компонентом пресноводных, эстуарных и морских донных экосистем. Мицелиальные грибы известны в Черном море вплоть до максимальных глубин сероводородной зоны в виде скоплений гиф (прямое микроскопирование), а также выделены методом культивирования [Сергеева, Заика, 1999 (Sergeeva, Zaika, 1999); Зайцев и др., 2008 (Zaitsev et al., 2008); Sergeeva, Kopytina, 2014]. Эндопаразитические и эктопаразитические формы, заражающие мейофауну – не редкость, но, к сожалению, эта микобиота мало исследо-

вана, что вызывает затруднение в ее идентификации, также эти наблюдения являются попутными. Обычно пробы мейобентоса после отбора сразу фиксируются, поэтому выделить грибы уже неосуществимо. Можно только предполагать эндопаразитизм, если грибы заполняют не кишечник, а полость тела и обнаруживается прободение покровов организма с выходом гиф гриба наружу. Грибы регистрируются в теле нематод, остракод и простейших, в частности мягкораковинных фораминифер [Сергеева, Анисеева, 2018 (Sergeeva, Anikeeva, 2018)]. У некоторых морских и почвенных нематод есть симбионты: бактерии и грибы, как на внешней кутикуле, так и внутри тела [Hsueh et al., 2017].

Взаимоотношения грибов и нематод сводятся к следующим типам: нематоды, питающиеся грибами (микотрофные, fungal-feeding nematodes); грибы, которые охотятся или на них паразитируют (нематофаги, nematophagous fungi); нематоды, как переносчики грибковых спор (nematodes acting as vectors for fungal spores) [Bhadury et al., 2009].

Микотрофные нематоды выявлены в морских бентических экосистемах и местах активной деградации лигниноцеллюлозного материала [Meyers, Hopper, 1966, 1967].

Известно приблизительно 700 видов грибов-нематофагов, питающихся живыми нематодами и их яйцами [Jiang et al., 2016], из них >50 видов в водной среде [Hyde et al., 2014]. Грибы-хищники относятся к разным таксономическим отделам – Chytridiomycota, Zygomycota, Ascomycota, Basidiomycota и грибоподобным организмам (fungal-like) – Oomycota. Некоторые виды являются облигатными паразитами нематод. Грибы-нематофаги, ловящие нематод (nematode-trapping fungi), известны во всем мире, во всех типах климата, в наземных, пресноводных и морских средах обитания [Bhadury et al., 2009; Swe et al., 2009; Bhadury et al., 2011; Hyde et al., 2014]. Хищничество для грибов, в основном сапротитных форм, служит дополнительным источником азота и липидов. Улавливающие устройства грибов позволяют захватывать и вызывать гибель нематод и других мелких беспозвоночных животных [Yu et al., 2014]. Нематофагов подразделяют на четыре группы (иногда пять) по способу охоты: 1) грибы, отлавливающие животных с помощью липких (адгезивных) или механических гифальных ловушек; 2) облигатные грибы-эндопаразиты (заражают спорами, которые прорастают в теле животного); 3) условно-патогенные сапротрофные грибы, проникающие в цисты нематод или самку кончиками гиф; 4) токсинообразующие грибы (обездвиживают нематод до вторжения) [Hyde et al., 2014; Zhang et al., 2020]; 5) грибы, имеющие специальные устройства для нападения на животное [Soares et al., 2018]. В солоноватой воде первым обнаружен нематофаг *Arthrobotrys dactyloides* Drechsler 1937 [Johnson, Autery, 1961]. Микромицет, *Arthrobotry oligospora* Fresen. 1850, обитающий и в морской среде [Jones et al., 2015], с помощью обонятельной мимикрии заманивает нематод, вырабатывая соединения с запахами пищевых объектов и половых феромонов нематод (аскарозидов). Соединение, метил-3-метил-2-бутеноат, вызывает сильное половое и стадийное влечение у нескольких видов *Caenorhabditis*, но препятствует их спариванию. Выделяемые грибом вещества привлекают виды нематод *Caenorhabditis elegans* Maupas, 1900, *Pristionchus pacificus* Sommer,

Carta, Kim et Sternberg, 1996, *Panagrellus redivivus* (Linnaeus, 1767) Goodey, 1945 и *Bursaphelenchus xylophilus* (Steiner et Buhner, 1934) Nickle, 1970 [Hsueh et al., 2017]. Гриб проникает в нематоду и переваривает ее содержимое, что приводит к образованию грибковой биомассы внутри, а затем и снаружи нематод [Zhang et al., 2020]. С другой стороны, нематоды сами вырабатывают аскаротиды, на которые реагируют грибы, начиная формировать ловушки, но только в условиях недостатка питательных веществ. Исследования показывают, что грибы-хищники “подслушивают” химическую коммуникацию между их многоклеточными жертвами для регулирования ловчего морфогенеза [Hsueh et al., 2013].

Грибоподобные организмы (fungal-like) *Pythium monospermum* Pringsh. 1858, *P. aphanidermatum* (Edson) Fitzp. 1923 и *Phytophthora palmivora* (E.J. Butler) E.J. Butler 1919 (отдел Oomycota) способны уничтожать некоторые виды нематод. Съеденные зооспоры не перевариваются, а прорастают в теле животного. Зооспорангии образуются вне тела нематоды, в результате слияния антеридия и оогония. Есть мнение, что в природе оомицеты часто являются эндопаразитами свободноживущих нематод [Tzean, Estey, 1981].

Нематофаги перспективны в борьбе с червями, поэтому много работ посвящено таксономии, филогении, биологии, экологии этих грибов [Rubner, 1996; White et al., 2003; Hyde et al., 2014]. Исследования эндопаразитических нематофагов, и грибов, образующих ловушки, проведены в растениеводстве и животноводстве [Cruz et al., 2011; Naraguchi, Yoshiga, 2020; Zhang et al., 2020; Wan et al., 2021; Al-Ani et al., 2022].

Во время изучения культур грибов в лаборатории, а также в процессе обработки фиксированных проб мейобентоса, было замечено совместное присутствие этих организмов в пробах. В Черном море ранее не сообщалось об обнаружении данных ассоциаций.

Цель настоящей работы. Обобщить собственные данные исследований о взаимодействии грибов и нематод, полученных в лабораторных и природных условиях.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование микроскопических грибов (микромицеты) проводили в северо-западной части Черного моря и побережья полуострова Крым. В пробах донных отложений и древесного плавника, выращенных в течение 2001–2020 гг. в лабораторных условиях [Копытина, 2005, 2006, 2018 (Копытина, 2005, 2006, 2018);

Копытина, Тарасюк, 2010 (Копытина, Tarasyuk, 2010); Копытина, Vocharova, 2022], часто отмечали присутствие беспозвоночных животных: инфузорий, клещей, нематод, гарпактицид. Методика выделения грибов из природной среды (вода, донные отложения, створки моллюсков) на целлюлозосодержащие субстраты-

“приманки” (фильтровальная бумага, опилки листовых пород деревьев) отражена в работах перечисленных выше. Для выяснения ориентировочной частоты встречаемости нематод в ассоциациях с грибами проанализированы 175 образцов донных отложений и 120 проб плавника (5–15 фрагментов древесины, взятых в одном районе супралиторальной зоны моря). Рассчитана частота встречаемости видов грибов в пробах донных отложений и плавника, а также процент встречаемости нематод в них.

Грибы идентифицировали по “морфолого-культуральным признакам”, следуя работам J. Kohlmeyer, E. Kohlmeyer [1979], S.S. Tzean et al. [1981], J.F. White, et al. [2003]. Валидные названия и таксономическая принадлежность грибов соответствуют электронной международной базе данных Index Fungorum [Index Fungorum].

В эксперименте по питанию нематод грибами использовали плодовые тела грибов *Corollospora maritima*, *C. trifurcata* и *Halosphaeriopsis mediosetigera* без мицелия. Виды грибов выбраны как наиболее распространенные на плавнике в Черном море.

В чашку Петри помещали 30 плодовых тел грибов рода *Corollospora*, формирующиеся на зернах песка (внешне трудно идентифицировать плодовые тела рода из-за аналогичного морфологического строения) и 15 перитециев *Halosphaeriopsis mediosetigera* снятых с древесины, их трижды промывали в стерильной морской воде и помещали в стерильные чашки Петри с водой. Плодовые тела отбирали из проб песка и плавника, выращиваемых для изучения видового состава грибов на этих субстратах. Нематод извлекали из проб плавника, обмывали стерильной морской водой, затем помещали в чашки с плодовыми телами гри-

бов. Нематоды взяты с древесины, потому что грибы из донных отложений выделяли на целлюлозосодержащие субстраты. Эксперимент проводили в двукратной повторности, контролем служила стерильная морская вода с червями, в каждую чашку помещали по 10 червей. Длительность опыта 2 мес, чашки экспонировали в термостате при температуре 18°C, в течение экспозиции не вносили новые источники пищи. Идентификация нематод проведена после окончания опыта.

В пробах мейобентоса обнаружены свободноживущие нематоды, с признаками инфицирования грибами. Донные осадки для изучения мейобентоса отбирали на различных глубинах во всех регионах Черного моря. На небольших глубинах водолаз вырезал колонки грунта трубкой диаметром 50 мм, а на глубоководных станциях для отбора донных осадков использовали дночерпатели различных конструкций. Полученные образцы грунта промывали через серию сит, верхнее имело диаметр ячеей 1 мм, нижнее – 63 мкм, затем сконцентрированный на ситах осадок, фиксировали 75° спиртом. Перед микроскопическим анализом фиксированную пробу окрашивали Бенгальской розой для выявления живых и мертвых организмов *in situ* [Grego et al., 2013] определяли их до уровня крупного таксона под бинокулярным микроскопом в камере Богорова и просчитывали. Для детального морфоанатомического изучения под микроскопами CX41 и Nikon подготавливали временные препараты (глицериновые), при необходимости, постоянные глицерин-желатиновые препараты. Идентификацию нематод проводили, используя работы [Платонова, 1968 (Platonova, 1968)] и база данных “Nemys” [Deprez T. et al. 2007].

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

**Грибы – микотрофные нематоды.** Ассоциации грибов и нематод выявили в 13.4% культивируемых образцов донных отложений (преимущественно в заиленном песке и сером иле), а на плавнике в 33.3% проб. Микромицеты были представлены 22 видами из 20 родов, 11 семейств, 8 порядков, 5 классов из отдела Ascomycota. По количеству видов в видовом составе грибов доминировали представители семейства Halosphaeriaceae (9) (см. таблицу).

В составе ассоциаций, выявленных в донных отложениях, присутствовали виды грибов *C. maritima*, *C. trifurcata*, *Cumulospora marina*, *Penicillium* spp. и *Halosphaeriopsis mediosetigera*. Вид *H. mediosetigera* был представлен конидиальной стадией (анаморфа) – *Trichocladium achrasporum* (Meiers &

R.T. Moore) M. Dixon 1968. Частота встречаемости нематод с различными видами грибов изменялась от 4.00 до 8.57% (см. таблицу).

В ассоциациях на плавнике зафиксирован двадцать один вид грибов, частота встречаемости которых изменялась от 1.67 (*Nais inornata*, *Remispora maritima*, *Zalerion maritima*) до 20.83% (*Corollospora maritima*). Микромицеты *C. maritima*, *C. trifurcata*, *H. mediosetigera* – доминируют на целлюлозосодержащих субстратах в Черном море (встречаемость – 48.33–50.00%). Эти виды также преобладали в ассоциациях – 16.67–20.83%, практически в каждой второй или третьей пробе, в которых они присутствовали, обнаруживали нематод. В Черном море данные виды грибов на плавнике встречаются совместно от 27.22 (*C. trifurcata* и

*H. mediosetigera*) до 52.56% (*C. maritima* и *C. trifurcata*) (неопубликованные данные). Относительно редкие в Черном море виды грибов (*Lulworthia* sp., *Cumulospora marina*, *Cirrenalia basiminuta*, *Clavariopsis bulbosa*) также были выявлены с нематодами в каждой второй или третьей пробе, где они развивались. В данной работе 19 видов микромицетов

впервые указаны в подобных ассоциациях (виды без \*).

В наших исследованиях в донных отложениях и на древесном плавнике обитали микотрофные нематоды, они сохраняли жизнеспособность от полутора до девяти месяцев (до уничтожения пробы). Нематод, пораженных мицелием грибов, в пробах не обнаружено.

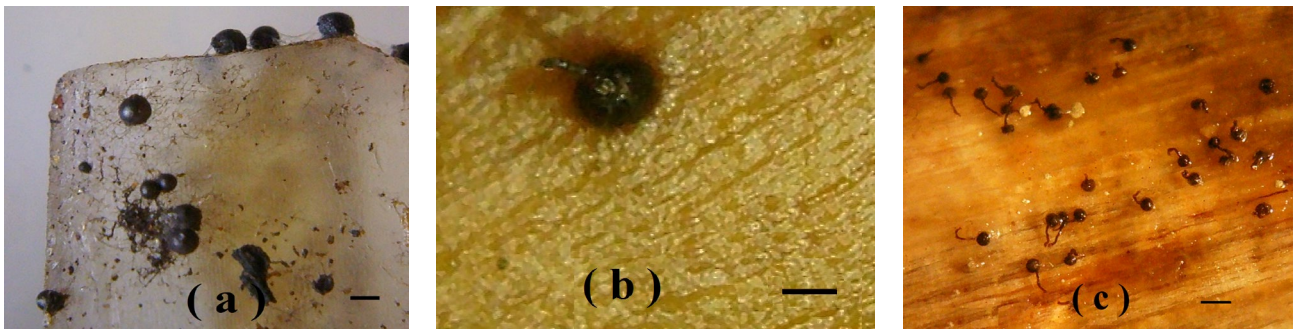
Видовой состав грибов в ассоциациях с микотрофными нематодами (лабораторные исследования)

Species composition of fungi in associations with mycotrophic nematodes (laboratory studies)

Вид гриба Species of fungi	Частота встречаемости нематод с грибами в донных отложениях, % Frequency of occurrence of nematodes with fungi in bottom sediments, %	Частота встречаемости видов грибов в донных отложениях, % Frequency of occurrence of micromycetes in bottom sediments, %	Частота встречаемости нематод с грибами на древесном плавнике, % Frequency of occurrence of nematodes with fungi in driftwood, %	Частота встречаемости грибов на древесном плавнике Frequency of occurrence of micromycetes in driftwood, %
<i>Alternaria tenuissima</i> (Kunze) Wiltshire 1933	0.00	11.43	8.33	26.67
<i>Ceriosporopsis halima</i> Linder 1944	0.00	0.00	10.00	44.17
<i>Cirrenalia basiminuta</i> Raghuk. & Zainal 1988	0.00	8.57	13.33	29.17
<i>C. macrocephala</i> (Kohlm.) Meyers & R.T. Moore 1960	0.00	11.43	5.83	33.33
<i>Clavariopsis bulbosa</i> Anastasiou 1962	0.00	0.00	2.50	5.00
<i>Corlosporopsis maritima</i> Werderm. 1922	8.57	14.29	20.83	50.00
<i>C. trifurcata</i> (Höhnk) Kohlm. 1962	7.43	9.14	16.67	45.83
<i>Cumulospora marina</i> Schmidt 1985	2.86	6.86	6.67	13.33
<i>Dryosphaera navigans</i> Jørg. Koch & E.B.G. Jones 1989	0.00	0.00	2.50	5.83
<i>Halosphaeriopsis mediosetigera</i> * (Cribb & J.W. Cribb) T.W. Johnson 1958	4.00	8.57	16.67	48.33
<i>Halosphaeria appendiculata</i> Linder 1944	0.00	0.00	2.50	14.17
<i>Halenospora varia</i> (Anastasiou) E.B.G. Jones 2009	0.00	10.29	2.50	14.17
<i>Humicola alopallonella</i> Meyers & R.T. Moore 1960	0.00	13.14	3.33	20.83
<i>Leptosphaeria albopunctata</i> (Westend.) Sacc. 1883	0.00	0.00	2.50	10.00
<i>Lulworthia</i> sp.*	0.00	1.14	3.33	8.33
<i>Nais inornata</i> Kohlm. 1962	0.00	0.00	1.67	7.50
<i>Paradendryphiella arenariae</i> * (Nicot) Woudenb. & Crous 2013	0.00	8.57	5.00	23.33
<i>Penicillium</i> spp.	8.00	28.57	12.50	16.67
<i>Piricauda pelagica</i> T. Johnson 1958	0.00	8.57	10.83	49.17
<i>Remispora maritima</i> Linder 1944	0.00	0.00	1.67	8.33
<i>Stachybotrys</i> spp.	0.00	6.86	3.33	16.67
<i>Zalerion maritima</i> (Linder) Anastasiou 1963	0.00	7.43	1.67	14.17

**Примечание.** “\*” – виды грибов, указанные ранее в пищевом рационе морских нематод по [Meyers, Hopper, 1966, 1967].

**Note.** “\*” – the species of fungi indicated previously in the diet of marine nematodes according to [Meyers, Hopper, 1966, 1967].



**Рис. 1.** Плодовые тела микромицетов: а – рода *Corollospora*; б – *Halosphaeriopsis mediosetigera*; с – *Ceriosporopsis halima*. Масштабный отрезок 200 мкм, увеличение  $\times 10$ .

**Fig. 1.** Ascocarps of micromycetes: а – species *Corollospora*; б – *Halosphaeriopsis mediosetigera*; с – *Ceriosporopsis halima*. Scale segment 200  $\mu\text{m}$ , magnification  $\times 10$ .

В эксперименте, длившемся два месяца, нематодам в качестве единственного источника пищи предлагали плодовые тела со спорами *C. maritima*, *C. trifurcata*, *H. mediosetigera*. К концу эксперимента все плодовые тела были разрушены, в воде не обнаружены споры и фрагменты мицелия грибов, количество червей уменьшилось до 8 и 9, они были активны, что свидетельствует о питании нематод спорами грибов. В контрольном варианте число нематод уменьшилось до 3 особей. В ассоциациях присутствовали нематоды *Viscosia minor* Filipjev, 1918, *Oncholaimus* sp., *Monhystera* sp.

**Грибы-нематофаги – нематоды.** Эпи- и эндобионтные грибы были обнаружены в процессе микроскопического анализа нематод после их фиксации и изготовления постоянных микроскопических препаратов, поэтому установить их точную таксономическую принадлежность было невозможно. Состояние морфоанатомических структур червей свидетельствует о том, что они были поражены грибами прижизненно.

Авторами высказано лишь предположение о таксономической принадлежности мик-

ромицетов. Нематода *Anticoma pontica* Filipjev 1918, найденная в биообрастаниях подземного канала в горе Таврос (бухта Балаклава, г. Севастополь), была поражена грибом-эктопаразитом похожим на *Drechmeria* sp. (отдел Ascomycota) (рис. 1а–с). Нематода *Axonolaimus setosus* Filipjev 1918 из донных отложений на шельфе западного Крыма с глубины 83.5 м, по-видимому, была инфицирована грибоподобным (fungal-like) организмом из отдела Оомycota. Данное предположение основано на том, что из тела червя выросли гифы, на которых образовался зооспорангий, состоящий из антеридия и оогония (мужской и женский половые органы) (рис. 1d). Особи *A. setosus* с гифами грибов (*Fungi* sp.) во внутренней полости и на кутикуле обнаружены в районе пролива Босфор на глубине 250 м (сероводородная зона) (рис. 1e, f). Со временем гриб-эндобионт приводит хозяина к гибели, но, возможно, нематоды *Anticoma pontica* и *Axonolaimus setosus* способны жить с паразитами (симбионтами?) внутри и на поверхности длительное время.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Факты, изложенные в работе, подтверждены литературными данными. Известно, что морские грибы *Paradendryphiella arenaria* (= *Dendryphiella arenaria*) и *Halosphaeriopsis mediosetigera* поддерживают развитие нематод *Aphelenchoides* spp. в ризосфере морской травы *Thalassia*. Целлюлозные маты, инфицированные этими видами грибов, были помещены в природную среду, а самки нематоды *Metoncholaimus scissus* Wieser and Horper, 1967, с яйцами в половых путях, активно их заселяли, но в донных отложениях рядом с экспериментальным полигоном наблюдали пропорциональное соотношение полов в сообществе червей [Meyers, Horper, 1966, 1967]. Установлено, что лигнофильные грибы *Lindra*

*thalassiae* Orpurt, Meyers, Boral & Simms 1964, *Lulworthia* sp., *Halosphaeriopsis mediosetigera*, *Hormodendron* sp., *Cephalosporium* sp. и *Paradendryphiella arenariae* являются эффективной приманкой для привлечения и развития популяций нематод из родов *Viscosia*, *Metoncholaimus*, *Oncholaimus*, *Symplocostoma*, *Prochromadorella*, *Chromadora*, *Leptolaimus*, *Acanthonchus*, *Monhystera*, *Diplolaimella* и *Araeolaimus*. Авторы сделали вывод, что мицелий грибов можно использовать для культивирования всеядных и микотрофных нематод. Возможно, грибные метаболиты стимулируют развитие других ассоциированных микроорганизмов, таких как бактерии, диатомовые водоросли, инфузории, простейшие, которые также



являются пищей нематод [Meysers, Hopper, 1967]. Нематоды *Viscosia minor*, *Oncholaimus* sp., *Monhystera* sp. широко распространены в северо-западной части Черного моря, обита-

ют в перифитоне каменистых субстратов, на макрофитах, песке, песчано-ракушечном грунте, друзах моллюсков [Воробьева и др., 2019 (Vorobieva et al., 2019)].



**Рис. 2.** а–с – нематода *Anticoma pontica* (искусственный подземный канал в горе Таврос (б. Балаклава), инфицированная грибом *Drechmeria* sp. (?); а–б – головной конец, с – срединная часть тела; d – нематода *Axonolaimus setosus* (донные отложения шельфа западного Крыма), из тела выросли: 1 – антеридий (мужской половой орган), 2 – оогоний (женский гаметангий) грибоподобного организма-эндопаразита из отдела Oomycota, образующие зооспорангии; e–f – гифы грибов *Fungi* sp., выступающие из тела зараженной нематоды *A. setosus* из донных отложений сероводородной зоны Босфорского района на глубине 250 м, *Fungi* sp.; Масштабные отрезки 20 мкм.

**Fig. 2.** a–c – the nematode *Anticoma pontica* (artificial underground canal in Mount Tavros (Balaklava Bay) infected with the fungus *Drechmeria* sp. (?); a–b – the head end, c – the middle part of the body; d – the nematode *Axonolaimus setosus* (bottom sediments on the shelf of the west Crimea), from the body grew out: 1 – antheridium (male sexual organ), 2 – oogonium (female gametangium) of fungal-like endoparasite organism from the division Oomycota, zoosporangium-forming; e–f – hyphae of the fungi *Fungi* sp. protruding from the body of the infected nematode *A. setosus* from the bottom sediments of the hydrogen sulfide zone of the Bosphorus region at a depth of 250 m, *Fungi* sp.; Scale segment 20  $\mu$ m.

Других данных по морским микотрофным нематодам и видам грибов, которые служат им пищей, авторы не нашли. В наших пробах грунта и плавника развивались не только грибы, поэтому нематоды сохраняли жизнеспособность длительное время (размножались или нет, не утверждаем, вспышки численности не наблюдали).

Нематода *Caenorhabditis elegans* служит моделью для изучения генетики старения, животные дикого типа в лаборатории живут в среднем 18 сут, но идентифицированы мутации, которые увеличивают продолжительность жизни в шесть раз [Hertweck et al., 2003].

Хищная нематода *Mononchus* живет ~18 нед [Языкова, 2011 (Yazykova, 2011)]. Также известно, что у разных видов нематод максимальная продолжительность жизни варьируется более чем в 1000 раз: от трех сут у свободноживущих взрослых червей *Rhabdias bufonis* (Schrank, 1788) Stiles & Hassall 1905 до 15 лет у филяриатозного паразита *Loa loa* (паразитирует в глазах) [Gems, 2000].

Экзоскелет нематоды обеспечивает защиту от негативных влияний окружающей среды и патогенов. Гриб должен распознать хозяина и приклеиться к его кутикуле. Генетические, ультраструктурные и гистохимические

исследования выявили внеклеточные гидролитические ферменты грибов: хитиназы, коллагеназы и протеазы, которые помогают проникнуть в кутикулу нематоды [Zhang et al., 2020]. Обычно, грибы на кутикуле нематод прорастают около ротовой полости, в области головы и вблизи вульвы [Jansson, 1994], подобная локализация грибных структур отмечена на нематоды *Anticoma pontica* (рис. 2a–b).

Нематофаги наиболее представлены в следующих родах (в скобках указаны коли-

чество видов, известных в морских местах обитания [по Jones et al., 2015]: *Purpureocillium* (1), *Pochonia*, *Hirsutella*, *Nematophthora*, *Arthrobotrys* (13 видов), *Fusarium* (4), *Dactylellina* (3) [Jiang et al., 2016], *Exophiala* (2) [Bhadury et al., 2009]. В настоящее время в Черном море известны представители родов *Exophiala* (неопубликованные данные авторов) и *Fusarium* [Корытина, Воcharova, 2022].

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые для Черного моря сообщается об обнаружении ассоциаций грибов и нематод в донных отложениях, на древесном плавнике и перифитоне. Выявлено, что микотрофные нематоды сохраняют жизнеспособность от 1.5 до 9 мес в присутствии 22 видов грибов из 20 родов, 11 семейств, 8 порядков, 5 классов, отдела Ascomycota. В донных отложениях в состав ассоциаций входили 5 видов грибов, на древесном плавнике – 21. Ассоциации грибов и нематод выявили в 13.4% культивируемых образцов донных отложений, а на плавнике – в 33.3% проб. В работе указаны 19 видов микромицетов, которые впервые выявлены в подобных ассоциациях. Показано, что плодовые тела со спорами аскомицетов *Corollospora maritima*, *C. trifurcata*, *Halosphaeriopsis mediosetigera* могут служить единственным источником пищи для нематод *Viscosia minor*, *Oncholaimus* sp., *Monhystera* sp.

Нематоды, пораженные грибами, обнаружены в пробах перифитона и мейобентоса

на разных глубинах. Высказано предположение, что на нематодах обнаружены грибы, схожие по морфологии с *Drechmeria* sp., грибоподобным организмом из отдела Oomycota и неидентифицированным видом Fungi sp. В морских донных отложениях нематоды (и другие бентосные беспозвоночные животные), инфицированные грибами, встречаются часто, но поскольку эти факты расценивались как попутные сведения и не всегда документировались, на данный момент невозможно оценить доли особей каждого таксона, пораженных грибами, к общему количеству проанализированных организмов. Постоянные препараты нематод, инфицированных грибами, находятся в коллекции ФИЦ “Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН”, г. Севастополь.

Необходимость понимания взаимодействия грибов и нематод в каждой ассоциации требует детальных исследований как в водных, так и в их наземных местообитаниях.

Работа выполнена в рамках государственных заданий: ИБВВ РАН “Роль прокариотных и эукариотных микроорганизмов и вирусов в структуре и функционировании водных экосистем” № 121051100102-2 и ФИЦ ИнБЮМ РАН “Фундаментальные исследования популяционной биологии морских животных, их морфологического и генетического разнообразия” № 121040500247–0.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Воробьева Л.В., Кулакова И.И., Бондаренко А.С., Портянко В.В. Контактные зоны Черного моря: мейофауна литоконтра северозападного шельфа. Одесса: “Фенікс”, 2019. 196 с.
- Зайцев Ю.П., Поликарпов Г. Г., Егоров В.Н., Гулин С.Б., Копытина Н.И., Курилов А.В., Нестерова Д.А., Нидзвецкая Л.М., Поликарпов И.Г., Стокозов Н.А., Теплинская Н.Г., Теренько Л.М. Биологическое разнообразие оксифионтов (в виде жизнеспособных спор) и анаэробов в донных осадках сероводородной батииали Черного моря // Доповіді Національної Академії наук України. 2008. № 5. С. 168–173.
- Копытина Н.И. Микобиота Хаджибейского лимана // Природничий альманах. Серія: Біологічні науки. 2006. Вып. 8. С. 108–116.
- Копытина Н.И. Распространение грибов рода *Chaetomium* Kze: Fr (Ascomycota) в северо-западной части Черного моря // Микол. и фитопатол. 2005. Т. 39, вып. 5. С. 12–18.
- Копытина Н.И. Морская микобиота заказника “Бухта Казачья” (Крым, Черное море) // Биота и среда заповедных территорий. 2018. № 4. С. 49–68.
- Копытина Н.И., Тарасюк И.В. Микобиота песчаной супралиторали пляжей Одесского залива // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. сер. біол. 2010. № 3 (44). С. 119–122.
- Платонова Т.А. Класс круглые черви – Nematoda Rudolphi, 1808. Определитель фауны Черного и Азовского морей. Ч. I. Киев: Наук. Думка, 1968. С. 111–183.
- Сергеева Н.Г., Анисеева О.В. Мягкораквинные фораминиферы Черного и Азовского морей. Симферополь: ООО “АРИАЛ”, 2018. 156 с. DOI: 10.21072/978-5-907118-84-3.

- Сергеева Н.Г., Заика В.Е. Донные стадии *Krassilnikoviae* в сероводородной зоне Черного моря // Экология моря. 1999. Вып. 48. С. 83–86.
- Языкова И.М. Зоология беспозвоночных: курс лекций. Ростов-на-Дону: Изд-во Южного федерального ун-та, 2011. Ч. 1. 431 с.
- About Marine Fungi. 2023 Режим доступа: <https://marinefungi.org/>.
- Al-Ani L.K.T., Soares F.E de F., Sharma A., de los Santos-Villalobos S., Valdivia-Padilla A.V., Aguilar-Marcelino L. Strategy of Nematophagous Fungi in Determining the Activity of Plant Parasitic Nematodes and Their Prospective Role in Sustainable Agriculture // *Front. Fungal Biol.* 2022. Vol. 3. Art. 863198. DOI: 10.3389/ffunb.2022.863198.
- Bhadury P., Bik H., Lamshead J.D., Austen M.C., Smerdon G.R., Rogers A.D. Molecular Diversity of Fungal Phylogenotypes Co-Amplified Alongside Nematodes from Coastal and Deep-Sea // *PLoS ONE*. 2011. Vol. 6. Iss. 10. e26445. DOI: 10.1371/journal.pone.0026445.
- Bhadury P., Bridge P.D., Austen M.C., Bilton D.T., Smerdon G.R. Detection of fungal 18S rRNA sequences in conjunction with marine nematode 18S rRNA amplicons // *Aquatic Biology*. 2009. Vol. 5. P. 149–155. DOI: 10.3354/ab00145.
- Cruz D.G., Araújo F.B., Molento M.B., DaMatta R.A., Santos C.P. Kinetics of capture and infection of infective larvae of trichostrongylides and free-living nematodes *Panagrellus* sp. by *Duddingtonia flagrans* // *Parasitol Res.* 2011. № 109. P. 1085–1091. DOI: 10.1007/s00436-011-2350-3.
- Deprez T. et al. 2007. NeMys. <http://www.nemys.ugent.be/>
- Gems D Longevity and ageing in parasitic and free-living nematodes // *Biogerontology*. 2000. Vol. 1. № 4. P. 289–307. DOI: 10.1023/a:1026546719091
- Grego M., Stachowitsch M., Troch M.D., Riedel B. CellTracker green labelling vs. rose Bengal staining: CTG wins by points in distinguishing living from dead anoxia-impacted copepods and nematodes // *Biogeosciences Discussion*. 2013. № 10. P. 2857–2887.
- Haraguchi S., Yoshiga T. Potential of the fungal feeding nematode *Aphelenchus avenae* to control fungi and the plant parasitic nematode *Ditylenchus destructor* associated with garlic // *Biological Control*. 2020. Vol. 143. Art. 104203. DOI: 10.1016/j.biocontrol.2020.104203.
- Hertweck M., Hoppe T., Baumeister R. *C. elegans*, a model for aging with high-throughput capacity // *Exp Gerontol.* 2003. Vol. 38, № 3. P. 345–346. DOI: 10.1016/s0531-5565(02)00208-5.
- Hsueh Y.P., Gronquist M.R., Schwarz E.M., Nath R.D., Lee C.H., Gharib S., Schroeder F.C., Sternberg P.W. Nematophagous fungus *Arthrobotrys oligospora* mimics olfactory cues of sex and food to lure its nematode prey // *eLife*. 2017. Vol. 6. P. 1–21. DOI: 10.7554/eLife.20023.001.
- Hsueh Y.P., Mahanti P., Schroeder F.C., Sternberg P.W. Nematode-trapping fungi eavesdrop on nematode pheromones // *Current Biology*. 2013. Vol. 7. № 23. P. 83–86. DOI: 10.1016/j.cub.2012.11.035.
- Hyde K.D., Swe A., Zhang K.Q. Nematode-Trapping Fungi. Chapter 1. Nematode-Trapping Fungi. In: *Nematode-Trapping Fungi* / K.D. Hyde (Ed.). Fungal Diversity Research Series, 2014. Vol. 23. P. 1–12.
- Index Fungorum. 2023. <http://www.indexfungorum.org/names/Names.asp>
- Jansson H.B. Adhesion of Conidia of *Drechmeria coniospora* to *Caenorhabditis elegans* Wild Type and Mutants // *Journal of Nematology*. 1994. Vol. 26. № 4. P. 430–435.
- Jiang X, Xiang M, Liu X. Nematode-trapping fungi // *Microbiol Spectrum*. 2016. Vol. 5. № 1. FUNK-0022-2016. DOI: 10.1128/microbiolspec.FUNK-0022-2016.
- Johnson T.W., Autery C.L. An *Arthrobotrys* from brackish water // *Mycologia*. 1961. №. 53. P. 432–433.
- Jones E.B.G., Suetrong S., Sakayaroj J., Bahkali A.H., Abdel-Wahab M.A., Boekhout T., Pang K.L. Classification of marine Ascomycota, Basidiomycota, Blastocladiomycota and Chytridiomycota // *Fungal Diversity*. 2015. Vol. 73. P. 1–72. DOI: 10.1007/s13225-015-0339-4.
- Kohlmeyer J., Kohlmeyer E. Marine mycology. The higher fungi. New York, USA: Academic Press, 1979. 690 p.
- Kopytina N.I., Bocharova E.A. Fouling communities of microscopic fungi on various substrates of the Black Sea // *Bio-systems Diversity*. 2022. Vol. 29, № 4. P. 345–353. DOI:10.15421/012144
- Meyers S.P., Hopper B.E. Attraction of the marine nematode, *Metoncholaimus* sp., to fungal substrates // *Bulletin of Marine Science*. 1966. Vol. 16. № 1. P. 142–150.
- Meyers S.P., Hopper B.E. Studies on marine fungal-nematode associations and pant degradation // *Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*. 1967. Vol. 15. P. 270–281.
- Rubner A. Revision of Predacious Hyphomycetes in the Dactylella-Monacrosporium Complex // *Studies in mycology*. 1996. № 39. 134 p.
- Sergeeva N.G., Kopytina N.I. The First Marine Filamentous Fungi Discovered in the Bottom Sediments of the Oxidic/Anoxic Interface and in the Bathyal Zone of the Black Sea // *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 2014. Vol. 14. № 1–2. P. 1–9.
- Soares F.E. de F., Sufiate B.L., Queiroz J.H. Nematophagous fungi: Far beyond the endoparasite, predator and ovidical groups // *Agriculture and Natural Resources*. 2018. Vol. 52. P. 1–8. DOI: 10.1016/j.anres.2018.05.010.
- Swe A., Jeewon R., Pointing S.B., Hyde K.D. Diversity and abundance of nematode-trapping fungi from decaying litter in terrestrial, freshwater and mangrove habitats // *Biodiversity and Conservation*. 2009. Vol. 18. P. 1695–1714.
- Tzean S.S., Estey R.H. Species of *Phytophthora* and *Pythium* as Nematode-destroying Fungi // *Journal of Nematology*. 1981. Vol. 13. № 2. P. 160–163.



- Wan J., Dai Z., Zhang K., Li G., Zhao P. Pathogenicity and Metabolites of Endoparasitic Nematophagous Fungus *Drechmeria coniospora* YMF1.01759 against Nematodes // *Microorganisms*. 2021. Vol. 9. № 8. Art. 1735. DOI: 10.3390/microorganisms9081735.
- White J.F., Bacon C.W., Hywel-Jones N.L., Spatafora J.W. Clavicipitalean Fungi. Evolutionary Biology, Chemistry, Biocontrol, and Cultural Impacts. New York, USA: CRC Press, Basel, 2003. Vol. 19. 640 p.
- Yu Z.F., Mo M.H., Zhang Y., Zhang K.Q. Taxonomy of Nematode-Trapping Fungi from *Orbiliaceae*, Ascomycota. Chapter 3 // *Nematode-Trapping Fungi*. Fungal Diversity Research Series, 2014. Vol. 23. P. 41–210.
- Zhang Y., Li S., Li H., Wang R., Zhang K.Q., Xu J. Fungi–Nematode Interactions: Diversity, Ecology, and Biocontrol Prospects in Agriculture // *J. Fungi*. 2020. Vol. 6. № 4. Art. 206. DOI: 10.3390/jof6040206.

## REFERENCES

- About Marine Fungi. 2023. <https://marinefungi.org/>.
- Al-Ani L.K.T., Soares F.EdF., Sharma A., de los Santos-Villalobos S., Valdivia-Padilla A.V., Aguilar-Marcelino L. Strategy of Nematophagous Fungi in Determining the Activity of Plant Parasitic Nematodes and Their Prospective Role in Sustainable Agriculture. *Front. Fungal Biol.*, 2022, vol. 3, art. 863198. doi: 10.3389/ffunb.2022.863198
- Bhadury P., Bik H., Lamshead J.D., Austen M.C., Smerdon G.R., Rogers A.D. Molecular Diversity of Fungal Phylogenotypes Co-Amplified Alongside Nematodes from Coastal and Deep-Sea. *PLoS ONE*, 2011, vol. 6, no. 10, e26445. doi: 10.1371/journal.pone.0026445.
- Bhadury P., Bridge P.D., Austen M.C., Bilton D.T., Smerdon G.R. Detection of fungal 18S rRNA sequences in conjunction with marine nematode 18S rRNA amplicons. *Aquatic Biology*, 2009, vol. 5, pp. 149–155. doi: 10.3354/ab00145.
- Cruz D.G., Araújo F.B., Molento M.B., DaMatta R.A., Santos C.P. Kinetics of capture and infection of infective larvae of trichostrongylides and free-living nematodes *Panagrellus* sp. by *Duddingtonia flagrans*. *Parasitol Res.*, 2011, no. 109, pp. 1085–1091. doi: 10.1007/s00436-011-2350-3.
- Gems D. Longevity and ageing in parasitic and free-living nematodes. *Biogerontology*, 2000, vol. 1, no. 4, pp. 289–307. doi: 10.1023/a:1026546719091
- Grego M., Stachowitsch M., Troch M.D., Riedel B. CellTracker green labelling vs. rose Bengal staining: CTG wins by points in distinguishing living from dead anoxia-impacted copepods and nematodes. *Biogeosciences Discussion*, 2013, no. 10, pp. 2857–2887.
- Haraguchi S., Yoshiga T. Potential of the fungal feeding nematode *Aphelenchus avenae* to control fungi and the plant parasitic nematode *Ditylenchus destructor* associated with garlic. *Biological Control*, 2020, vol. 143, art. 104203. doi: 10.1016/j.biocontrol.2020.104203
- Hertweck M., Hoppe T., Baumeister R. *C. elegans*, a model for aging with high-throughput capacity. *Exp Gerontol.*, 2003, vol. 38, no. 3, pp. 345–346. doi: 10.1016/s0531-5565(02)00208-5.
- Hsueh Y.P., Gronquist M.R., Schwarz E.M., Nath R.D., Lee C.H., Gharib S., Schroeder F.C., Sternberg P.W. Nematophagous fungus *Arthrobotrys oligospora* mimics olfactory cues of sex and food to lure its nematode prey. *eLife*, 2017, vol. 6, pp. 1–21. doi: 10.7554/eLife.20023.001.
- Hsueh Y.P., Mahanti P., Schroeder F.C., Sternberg P.W. Nematode-trapping fungi eavesdrop on nematode pheromones. *Current Biology*, 2013, vol. 7, no. 23, pp. 83–86. doi: 10.1016/j.cub.2012.11.035.
- Hyde K.D., Swe A., Zhang K.Q. Nematode-Trapping Fungi. Chapter 1. Nematode-Trapping Fungi. In: *Nematode-Trapping Fungi*. *Fungal Diversity Research Series*, 2014, vol. 23, pp. 1–12.
- Index Fungorum. 2023. <http://www.indexfungorum.org/names/Names.asp>.
- Jansson H.B. Adhesion of Conidia of *Drechmeria coniospora* to *Caenorhabditis elegans* Wild Type and Mutants. *Journal of Nematology*, 1994, vol. 26, no. 4, pp. 430–435.
- Jiang X., Xiang M., Liu X. Nematode-trapping fungi. *Microbiol. Spectrum*, 2016, vol. 5, no. 1. FUNK-0022-2016. doi: 10.1128/microbiolspec.FUNK-0022-2016.
- Johnson T.W., Autery C.L. An *Arthrobotrys* from brackish water. *Mycologia*, 1961, no. 53, pp. 432–433.
- Jones E.B.G., Suetrong S., Sakayaroj J., Bahkali A.H., Abdel-Wahab M.A., Boekhout T., Pang K.L. Classification of marine Ascomycota, Basidiomycota, Blastocladiomycota and Chytridiomycota. *Fungal Diversity*, 2015, vol. 73, pp. 1–72. doi: 10.1007/s13225-015-0339-4.
- Kohlmeyer J., Kohlmeyer E. Marine Mycology. The Higher Fungi. New York, USA, Acad. Press, 1979, 690 p.
- Kopytina N.I. Mikrobiota Khadzhibeiskogo limana [Mycobiota from the Khadzhibey Estuary]. *Prirodnichii almanakh. Seriya: Biologichni nauki*, 2006, iss. 8, pp. 108–116. (In Russian)
- Kopytina N.I. Morskaya mikrobiota zakaznika “Bukhta Kazachya” (Krim, Chyornoe more) [Aquatic Mycobiota of the Nature Reserve (Zakaznik) “Kazachya Bay” (Black Sea, Crimea)]. *Biota i sreda zapovednikh territorii*, 2018, no. 4, pp. 49–68. (In Russian)
- Kopytina N.I. Rasprostranenie gribov roda *Chaetomium* Kze: Fr (Ascomycota) v severo-zapadnoi chasti Chernogo morya [Distribution of the fungi from the genus *Chaetomium* (Ascomycota) in north-western part of the Black Sea]. *Mycol. and phytopatol.*, 2005, vol. 39, iss. 5, pp. 12–18. (In Russian)
- Kopytina N.I., Bocharova E.A. Fouling communities of microscopic fungi on various substrates of the Black Sea. *Bio-systems Diversity*, 2022. vol. 29, no. 4, pp. 345–353. doi: 10.15421/012144.
- Kopytina N.I., Tarasyuk I.V. Mikrobiota peschanoi supralitoralnoy plyazhei Odesskogo zaliva [Mikrobiota sand supralitoral beaches of Odessa gulf]. *Nauk. zap. Ternop. nats. ped. un-tu. ser. biol.*, 2010, no. 3 (44), pp. 119–122. (In Russian)

- Meyers S.P., Hopper B.E. Attraction of the marine nematode, *Metoncholaimus* sp., to fungal substrates. *Bulletin of Marine Science*, 1966, vol. 16, no. 1, pp. 142–150.
- Meyers S.P., Hopper B.E. Studies on marine fungal-nematode associations and pant degradation. *Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, 1967, vol. 15, pp. 270–281.
- Platonova T.A. Klass kruglye chervi – Nematoda Rudolphi, 1808. Opredelitel fauni Chernogo i Azov-skogo morei. Ch. I. Kiev, Nauk. Dumka, 1968, pp. 111–183. (In Russian)
- Platonova T.A. Klass kruglye chervi – Nematoda Rudolphi, 1808. [Class roundworms - Nematoda Rudolphi, 1808] Opredelitel' fauny Chernogo i Azovsko-go morej, I. Kiev, Nauk. dumka, 1968. pp. 111–183. (In Russian)
- Rubner A. Revision of Predacious Hyphomycetes in the Dactylella-Monacrosporium Complex. *Studies in mycology*, 1996, no. 39, 134 p.
- Sergeeva N.G., Anikeeva O.V. Myagkorakovinnie foraminiferi Chyornogo i Azovskogo morei [Soft-shelled foraminifera of the Black Sea and the Sea of Azov]. Simferopol, PP “ARIAL”, 2018. 156 p. doi: 10.21072/978-5-907118-84-3 (In Russian)
- Sergeeva N.G., Kopytina N.I. The first marine filamentous fungi discovered in the bottom sediments of the oxic/anoxic interface and in the bathyal zone of the Black Sea. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2014, vol. 14, no. 1–2, pp. 1–9.
- Sergeeva N.G., Zaika V.E. Donnie stadii Krassilnikoviae v serovodorodnoi zone Chernogo morya [The benthic stages of Krassilnikoviae are in the hydrogen sulfide zone of the Black Sea]. *Ekologiya morya*, 1999. iss. 48, pp 83–86. (In Russian)
- Soares F.E. de F., Sufiate B.L., Queiroz J.H. Nematophagous fungi: Far beyond the endoparasite, predator and ovicidal groups. *Agriculture and Natural Resources*, 2018, vol. 52, pp. 1–8. doi: 10.1016/j.anres.2018.05.010.
- Swe A., Jeewon R., Pointing S.B., Hyde K.D. Diversity and abundance of nematode-trapping fungi from decaying litter in terrestrial, freshwater and mangrove habitats. *Biodiversity and Conservation*, 2009, vol. 18, pp. 1695–1714.
- Tzean S.S., Estey R.H. Species of *Phytophthora* and *Pythium* as Nematode-destroying Fungi. *Journal of Nematology*, 1981, vol. 13. no. 2, pp. 160–163.
- Vorobyova L.V., Kulakova I.I., Bondarenko O.S., Portyanko V.V. Kontaktnie zoni Chernogo morya: meiofauna lito-kontura severo-zapadnogo shelfa. [The Black Sea Interaction Zones: meiobenthos of litho-contour in the Northwestern shelf]. Odessa, “Feniks”, 2019. 196 p. (In Russian)
- Wan J., Dai Z., Zhang K., Li G., Zhao P. Pathogenicity and Metabolites of Endoparasitic Nematophagous Fungus *Drechmeria coniospora* YMF1.01759 against Nematodes. *Microorganisms*, 2021, vol. 9, no. 8, art. 1735. doi: 10.3390/microorganisms9081735.
- White J.F., Bacon C.W., Hywel-Jones N.L., Spatafora J.W. Clavicipitalean Fungi. Evolutionary Biology, Chemistry, Biocontrol, and Cultural Impacts. New York USA, CRC Press, Basel, 2003, vol. 19, 640 p.
- Yazikova I.M. Zoologiya bespozvonochnikh: kurs lektsii. Rostov-na-Donu: Izd-vo Yuzhnogo federalnogo un-ta, 2011, Ch. 1, 431 p. (In Russian)
- Yu Z.F., Mo M.H., Zhang Y., Zhang K.Q. Taxonomy of Nematode-Trapping Fungi from *Orbiliaceae*, Ascomycota. Chapter 3. *Nematode-Trapping Fungi. Fungal Diversity Research Series*, 2014, vol. 23, pp. 41–210.
- Zaitsev Yu.P., Polikarpov G.G., Yegorov V.N., Gulin S.B., Kopitina N.I., Kurilov A.V., Nesterova D.A., Nidzvetzkaya L.M., Polikarpov I.G., Stokozov N.A., Teplinskaya N.G., Terenko L.M. Biologicheskoe raznoobrazie oksibiontov (v vide zhiznesposobnikh spor) i anaerobov v donnikh osadkakh serovodorodnoi batiali Chernogo morya. *Dopovidi Natsionalnoi Akademii nauk Ukraini*, 2008, no. 5, pp. 168–173. (In Russian)
- Zhang Y., Li S., Li H., Wang R., Zhang K.Q., Xu J. Fungi–Nematode Interactions: Diversity, Ecology, and Biocontrol Prospects in Agriculture. *J. Fungi*, 2020, vol. 6, no. 4, art. 206. doi: 10.3390/jof6040206.

## ASSOCIATIONS OF FUNGI AND NEMATODES IN THE BLACK SEA

N. I. Kopytina<sup>1\*</sup>, N. G. Sergeeva<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences,  
152742 Borok, Russia, e-mail: \*kopytina\_n@mail.ru

<sup>2</sup> Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, Russian Academy of Sciences,  
299011 Sevastopol, Russia

Revised 5.05.2023

For the first time, associations of microscopic fungi and nematodes were found in bottom sediments, periphyton and on driftwood in the Black Sea. Antagonistic relationships between microscopic fungi and nematodes are considered: fungi and fungal-feeding nematodes; nematophagous fungi and nematodes. In laboratory conditions, fungal-feeding nematodes remain viable for 1.5 to 9 months in the presence of 22 species of micromycetes from 20 genera, 11 families, 8 orders, 5 classes, and the phylum Ascomycota. The representatives of the family Halosphaeriaceae dominated in terms of the number of species in the species composition of fungi (9). Five species of fungi were found as part of the associations in bottom sediments and 21 species on driftwood. It is proved that the fruiting bodies of ascomycetes *Corollospora maritima*, *C. trifurcata*, *Halosphaeriopsis mediosetigera* with spores can be the only food source for nematodes *Viscosia minor*, *Oncholaimus* sp., *Monhystera* sp. Micromycetes *Corollospora maritima*, *C. trifurcata*, *Halosphaeriopsis mediosetigera* prevailed in the composition of as-

sociations on the driftwood, 16.67–20.83%. The paper presents 19 fungi which were for the first time identified in such associations. Epi- and endobiont fungi were detected during microscopic analysis of nematodes after their fixation and making constant microscopic preparations, but it was impossible to identify exactly their taxonomic affiliation. The nematode *Anticoma pontica* from the fouling in an underground canal inside Mount Tavros (Balaklava Bay, Sevastopol) was affected by a fungal ectoparasite similar to *Drechmeria* sp. (phylum Ascomycota). The nematode *Axonolaimus setosus* from the sediments on the shelf of the western Crimea from a depth of 83.5 m was apparently infected with a fungal-like organism from the phylum Oomycota. Individuals of *A. setosus* with hyphae of fungi in the inner cavity and on the cuticle (Fungi sp.) were found in the area of the Bosphorus Strait at a depth of 250 m (hydrogen sulfide zone). The state of morphological and anatomical structures of worms indicates that they were affected by fungi during their lifetime.

*Keywords:* marine fungi, mycotrophic nematodes, nematophagous fungi, driftwood, bottom sediments