

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 595.132

ОБЗОР ВИДОВ РОДА *Tobrilus* (Nematoda, Triplonchida)

© 2024 г. Т. В. Наумова^{а, *}, В. Г. Гагарин^{б, **}

^аЛимнологический институт Сибирского отделения Российской академии наук, Иркутск, Россия

^бИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия

*e-mail: tvnaum@lin.irk.ru

**e-mail: gagarin@ibiw.ru

Поступила в редакцию 22.06.2023 г.

После доработки 09.01.2024 г.

Принята к публикации 10.01.2024 г.

На собственном материале и по литературным данным проведено обобщение сведений по роду *Tobrilus* Andrassy, 1959. Частично изменен диагноз рода, проанализированы видовые диагностические признаки, проведена инвентаризация видового состава. В состав рода включены 29 валидных видов. Дан ключ для определения видов рода и сводная таблица морфологических характеристик валидных видов.

Ключевые слова: пресноводные виды, нематоды, род *Tobrilus*, таксономия

DOI: 10.31857/S0320965224040028, **EDN:** YKJILE

ВВЕДЕНИЕ

Виды рода *Tobrilus*, как и все представители сем. Tobrilidae, обитают в пресных водоемах и водотоках, входя в состав мейобентоса и перифитонного сообщества (Gerlach, Riemann, 1974; Цалолихин, 1983; Гагарин, 1993; Zullini, 2005). Родовое название *Tobrilus* было введено венгерским нематологом Андраши (Andrassy, 1959) взамен первоначального названия *Trilobus* Bastian, 1865, ставшего омонимом *Trilobus* из группы *Trilobita*. Морфологическая гетерогенность рода потребовала его ревизии с выделением ряда новых родов (Цалолихин, 1981): *Eutobrilus*, *Neotobrilus*, *Brevitobrilus* и т.д. В составе номинального рода *Tobrilus* были оставлены 11 видов с типовым видом *T. gracilis* (Bastian, 1865). Впоследствии было описано значительное число новых для науки видов данного рода и число валидных видов увеличилось до 29 (Tsalolikhin, 2005; Zullini, 2005; Andrassy, 2007; Цалолихин, 2009, 2015; Nemys eds., 2023). Поскольку виды морфологически очень близки и трудно различимы, цель работы — провести обзор рода и дать ключ для определения его видов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В работе использованы описания и иллюстрации видов рода *Tobrilus*, взятые из различных ли-

тературных источников. Из материалов авторов в наличии имелись препараты следующих видов: *T. gracilis* (Bastian, 1865); *T. helveticus* (Hofmänner, 1914); *T. brevisetosus* (Schneider, 1925); *T. wesenbergi* (Micoletzky, 1925); *T. amabilis* Tsalolikhin, 1974; *T. tenuis* (Gagarin, 1989) Andrassy, 2007; *T. unisexus* Gagarin, 1989; *T. tripylis*, Gagarin, 1991; *T. parvus* Gagarin, 1991; *T. modestus* Gagarin, 1996; *T. minor* Gagarin, Gusakov, 1998; *T. minimus* (Gagarin, 2004) Gagarin, 2006; *T. kamtschaticus* Gagarin, 2004; *T. longisetosus* Gagarin, Naumova, 2011; *T. securus* Gagarin, Naumova, 2011; *T. methanus* Gagarin, Naumova, 2016; *T. saprophagus* Naumova, Gagarin, 2017; *T. elginus* Naumova, Gagarin, 2019; *T. juliae* Naumova, Gagarin, 2019; *T. gigas* Naumova, Gagarin, 2021. Перечисленные виды обнаружены в различных водоемах и водотоках Евразии.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Рассмотрены морфологические признаки, применяемые при описании видов рода *Tobrilus*. Поскольку виды тобрилид определяют в основном по самцам (Цалолихин, 1983), то, как правило, проанализированы признаки, характеризующие последних (табл. 1, рис. 1). Если у вида самцы не обнаружены, анализ проводят по самкам (табл. 1).

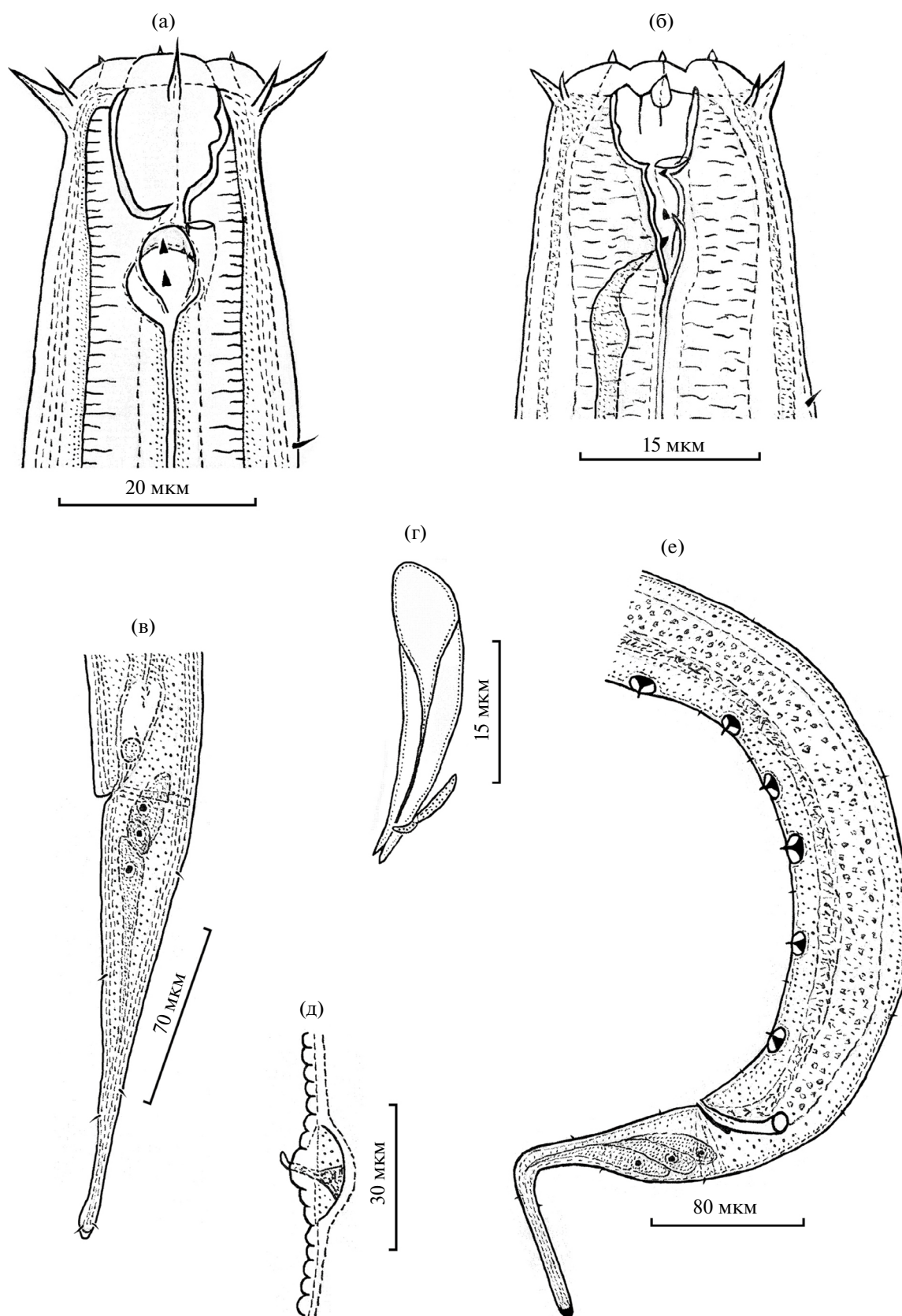


Рис. 1. Некоторые детали строения нематод рода *Tobrilus*: а, б – голова, в – хвост самки, г – спикула и рулек, д – супплемент, е – задний конец самца; а, в – *T. wesenbergi* (по: Andrassy, 1971), б – *T. helveticus* (по: Andrassy, 1967), г, д – *T. tenuis* (по: Гагарин, 1989), е – *T. parvus* (по: Гагарин, 1991).

Таблица 1. Морфологическая характеристика валидных видов рода *Tobrilus*

Видовое название, пол	<i>L</i> , мм	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>c'</i>	Ширина области губ, мкм	Длина внешних губных щетинок, мкм	Отношение длины внешних губных щетинок к ширине области губ, %	Длина стомы, мкм	Наличие биокри- сталлов	Наличие субтерми- нальных щетинок на хвосте	Длина спикул, мкм	Кол-во суппле- ментов
<i>T. aberrans</i> , ♂	1.52–1.72	28–41	5.2–5.8	12.4–16.6	3–4	19–22	5–8	26–36	23–26	есть	нет	30–39	6
<i>T. anabilis</i> , ♂	3.0–3.1	50–59	5.8–6.5	17.0–17.4	4	35	17–18	50	32–35	нет	есть	55–58	6
<i>T. bekmanae</i> , ♂	2.7–3.1	25–40	5.1–5.6	8.5–13.7	6	35–38	14–18	50	40–56	нет	есть	46–55	6–8
<i>T. brevisetosus</i> , ♂	1.16–1.54	23–34	3.8–4.7	10.1–14.2	3–4	20–22	3	15–17	20–22	есть	нет	28–32	6, 7
<i>T. elginus</i> , ♂	2.24–2.85	39–56	4.8–5.6	14.2–18.7	3.3–4.4	27–30	14–17	45–57	28–33	нет	есть	50–53	6
<i>T. gigas</i> , ♂	3.61–4.27	21–26	5.2–6.5	13.1–16.8	3.7–4.2	41–45	15–17	32–42	35–37	есть	нет	72–88	9–12
<i>T. gracilis</i> , ♂	1.5–2.6	25–40	4.8–6.3	10.9–17.0	3.5	30–33	15	44–45	30–40	есть	нет	37–40	6–8
<i>T. heveticus</i> , ♂	1.7–2.1	30–40	4.0–5.5	9.0–12.3	3.5	25	5–7	25	20–30	нет	нет	36	9
<i>T. incognitus</i> , ♂	1.41	35	5.5	12.0–17.0	3.1–4.0	30	10	30–33	30–40	нет	нет	34	6
<i>T. juliae</i> , ♂	1.89–2.39	43–63	6.4–7.3	17.5–23.4	2.4–3.6	15–19	4–6	24–35	18–20	нет	есть	45–50	6, 7
<i>T. kamtschaticus</i> , ♂	2.80–3.03	30–39	5.6–6.8	12.0–17.0	3.1–4.0	28–35	10–12	30–33	9–11	есть	нет	45–50	7–10
<i>T. latens</i> , ♂	2.5	42	7.0	25.4	2	25	5	20	18	нет	нет	53	6
<i>T. longisetosus</i> , ♂	1.51–1.68	36–40	4.0–4.1	8.7–9.6	5.6–6.6	17–19	15–17	84–94	21–22	нет	есть	34–36	6–8
<i>T. macramphus</i> , ♂	2.85–3.47	24–27	5.3–5.4	13.6–16.5	4	?	10–12	40–45	25–30	нет	нет	61–62	6
<i>T. methanus</i> , ♂	1.07–1.43	23–29	3.7–4.4	11.3–12.1	3.4–3.8	13–16	3–4	20–27	22–27	есть	есть	30–37	6
<i>T. minimus</i> , ♀	1.41–1.50	18–21	3.9–4.0	8.3–9.2	4.7–5.1	24–28	12–14	47–55	31–32	нет	нет	—	—
<i>T. minor</i> , ♀	1.29–1.50	18–20	4.2–4.4	8.5–9.8	3.7–4.9	18–20	7	35–39	22–24	есть	нет	—	—
<i>T. modestus</i> , ♂	1.18–1.26	15–19	6.2–6.6	12.6–13.8	2.0–2.2	27–29	4	14–15	18	есть	есть	36–38	7, 8
<i>T. nepalensis</i> , ♂	1.64	29	4.1	14.4	3	24–30	7–8	33	27–33	нет	нет	33	9
<i>T. parvus</i> , ♂	1.09–1.32	22–28	4.3–4.7	10.6–13.1	4.2–4.5	19–22	9–10	40–50	14–15	есть	есть	31–32	6
<i>T. phantasus</i> , ♂	1.32–1.49	38–48	4.5–5.2	13.1–21.5	3	29–30	9–10	30–40	21	нет	нет	25–31	9–10
<i>T. saprophagus</i> , ♂	2.07–2.56	33–43	4.8–5.5	11.5–16.1	2.9–3.9	24–27	10–11	37–46	25–31	нет	есть	45–48	6, 7
<i>T. securus</i> , ♂	2.34–2.60	29–40	5.7–6.3	6.7–8.4	6.3–9.3	18–20	7–9	40–45	20–26	нет	нет	52–58	6, 7
<i>T. tenuis</i> , ♂	1.89–2.00	24–35	5.5–6.0	12.8–14.7	4.0–4.4	24–30	9–11	30–40	15–17	есть	нет	32–34	8–11
<i>T. tripylis</i> , ♂	1.51–1.58	18–22	7.1–7.3	15.2–16.2	2.5–2.7	26–32	8	30–31	35–37	есть	нет	40–41	8–10
<i>T. undophylus</i> , ♂	2.78–3.82	30–56	5.3–6.8	12.8–17.5	2.9–4.5	33–40	10–13	33	33–40	нет	есть	53–75	10–13
<i>T. unisexus</i> , ♀	1.90–2.55	30–33	4.9–5.5	8.5–8.7	8.2–9.3	36–40	15	40–50	18–21	нет	нет	—	—
<i>T. wesenbergi</i> , ♂	1.76	25	4.5–5.1	11.4–13.0	3.7–5.0	16–29	9–14	35–48	26–32	есть	есть	43	7
<i>T. zakorapanensis</i> , ♂	1.63–1.90	27–39	4.3–5.0	9.0–11.0	6	32	11–13	30–35	40	есть	нет	36	3–5

“—” — данные отсутствуют

Индексы формулы Де Мана

Абсолютная длина тела (индекс “L”). Длина тела нематод варьирует от 1.07 до 4.27 мм. Большинство имеют размеры 1.5–3.0 мм, что часто затрудняет использование этого признака при определении видов. Наиболее мелкие — *T. parvus*, *T. minor*, *T. minimus*, *T. modestus*, *T. incognitus*, *T. phantasus*, *T. brevisetosus*; наиболее крупные — *T. gigas*, *T. undophylus*, *T. macramphis*, *T. kamtschaticus*, *T. amabilis* и *T. bekmanae*.

Относительная толщина тела (индекс “a” — отношение длины тела к его наибольшей ширине). Величина этого индекса колеблется в пределах 15–63. Наиболее стройный вид *T. amabilis*, наиболее толстые — *T. minor*, *T. modestus*, *T. minimus* и *T. tripylis* (табл. 1). Значение величины данного индекса часто зависит от “правильного” приготовления препаратов нематод. Если покровное стекло препарата сильно придавливает червя, его толщина увеличивается и, соответственно, искажается величина индекса. Это в значительной степени снижает ценность индекса “a” при определении нематод.

Относительная длина фаринкса (индекс “b” — отношение длины тела к длине фаринкса). На уровне рода этот индекс изменяется от 3.7 до 7.3. У большинства видов он находится в пределах 4.5–6.0, что обесценивает данный индекс и делает его малоприменимым при определении. Относительно длинный фаринкс у *T. minimus*, *T. longisetosus* и *T. nepalensis*, относительно короткий — у *T. tripylis* и *T. latens* (табл. 1).

Относительная длина хвоста (индекс “c” — отношение длины тела к длине хвоста). Величина индекса у большинства видов перекрывается, в среднем колеблется в пределах 8.5–13.0 (min 6.7 — max 25.4). Из известных видов относительно длинный хвост у *T. securus*, *T. minimus*, *T. unisexus*, самый короткий — у *T. latens* (табл. 1).

Стройность хвоста (индекс “c’” — отношение длины хвоста к ширине тела в области ануса или клоаки). Величина этого индекса хорошо коррелирует с таковой предыдущего индекса, поэтому они оба могут служить довольно хорошими признаками дифференциации видов. Так, у длиннохвостого вида *T. unisexus* значение индекса наиболее высокое, у короткохвостого *T. latens* — наиболее низкое (табл. 1).

Таким образом, при определении видов индексы формулы де Мана могут успешно применяться только в случае, если их величины у разных видов значительно различаются. Это наиболее крупные или наиболее мелкие виды, наиболее толстые или тонкие, наиболее длиннохвостые или короткохвостые и т.д.

Абсолютная ширина области губ. Признак малоприменим для дифференциации видов. Шири-

на губ тесно связана с размерами тела. У крупных видов область губ более широкая, у мелких видов — более узкая (табл. 1).

Абсолютная и относительная длина внешних губных щетинок. Оба эти признака связаны между собой и могут служить хорошими критериями при определении видов, особенно второй признак — отношение длины внешних губных сенсилл к ширине области губ. У большинства видов длина внешних губных сенсилл достигает 30–40% ширины области губ (табл. 1). Очень короткие внешние губные сенсиллы у *T. brevisetosus* (3 мкм или 17% ширины области губ) и у *T. latens* (5 мкм или 20% ширины области губ). У некоторых видов (*T. parvus*, *T. unisexus*, *T. amabilis*, *T. bekmanae* и *T. elginus*) длина этих сенсилл может достигать ~50% ширины области губ, у *T. longisetosus* — 84–94% ширины области губ.

Форма и длина стомы. Стома всех видов рода состоит из двух частей: бокаловидной буккальной полости и двух накладывающихся друг на друга карманов, в каждом из которых расположен онх. В большинстве случаев стенки обоих карманов симметрично изогнуты, только у *T. helveticus* дорсальные стенки карманов прямые, а вентральные сильно выпуклые (рис. 1). Это хороший диагностический признак. Однако значение длины стомы малоприменимо для определения видов. Во-первых, длина и ширина ротовой полости зависят от физиологического состояния червя в период его фиксации. Так, если червей фиксировали при заглатывании пищи или ее переработке в ротовой полости, то размеры стомы, как правило, увеличены. Если червей фиксировали в момент проталкивания пищевого комка из стомы в пищевод, то буккальная полость сужена. Во-вторых, форма и величина стомы могут сильно изменяться при фиксации проб и при приготовлении препаратов. При “жесткой” фиксации” все ткани сильно сжимаются. Длина стомы у большинства видов находится в пределах 20–35 мкм (табл. 1), у *T. kamtschaticus* она чрезвычайно короткая (9–11 мкм), у *T. bekmanae* — довольно длинная (40–56 мкм).

Наличие или отсутствие кристаллоидов. Этот признак может быть надежным критерием при дифференциации видов. У большинства видов кристаллоиды в тканях имеются. У *T. helveticus*, *T. minimus* и большинства байкальских видов кристаллоиды отсутствуют (табл. 1).

Наличие или отсутствие субтерминальной щетинки. У 18 видов субтерминальная щетинка отсутствует, у 11 видов она имеется (рис. 1). Возможно, этот признак пригоден для определения видов.

Абсолютная длина спикул и их форма. Форма спикул у всех самцов из данного рода одинакова: спикулы сравнительно толстые, изогнутые,

проксимальный конец их несет хорошо развитую головку, дистальный конец заострен (рис. 1). Длина спикул связана с абсолютной длиной червя, поскольку у крупных видов они более длинные, у мелких — более короткие. У большинства самцов длина спикул колеблется в пределах 35–50 мкм. Сравнительно длинные спикулы у *T. securus* (52–58 мкм), *T. amabilis* (55–58 мкм), *T. macramphus* (61–62 мкм), *T. undophylus* (53–75 мкм), *T. gigas* (72–88 мкм); сравнительно короткие спикулы у *T. phantassus* (25–31 мкм), *T. brevisetosus* (28–32 мкм) и *T. parvus* (31–32 мкм) (табл. 1).

Число супплементов. Супплементы у всех самцов одинакового размера и формы (рис. 1), в среднем число супплементов у большинства видов колеблется от 6 до 8. У *T. zakopanensis* их меньше — от 3 до 5, у ряда видов их >8. Так, у самцов *T. helveticus* и *T. nepalensis* их 9, у *T. tripylis* число супплементов колеблется от 8 до 10, у *T. tenuis* их 8–11, у *T. phantassus* — 9–10, у *T. gigas* — 9–12, у *T. undophylus* — 10–13 (табл. 1).

Род *Tobrilus* Andrassy, 1959
(Syn.: *Trilobus* Bastian, 1865)

Диагноз (по: Цалолихин, 1983 с незначительными изменениями). Длина тела от 1 мм до 4.5 мм. Кутикула визуальна гладкая или, реже, тонкоколючатая. Соматические щетинки короткие и малочисленные. Внутренние губные сенсиллы в форме папилл. Внешние губные и головные сенсиллы в форме щетинок, причем первые более длинные и обычно равны 1/3 ширины области губ. Стома состоит из бокаловидной буккальной полости и накладывающихся друг на друга карманов, в каждом из которых находится по одному онху. Фовеи амфидов расположены на уровне основания ротовой полости. Вагина короткая, со слабо развитой мускулатурой. Спикулы короткие и широкие. Супплементы погруженные. Амбула супплементов маленькая, приплюснутая; шапочка почти не выражена, с одним очень маленьким шипом. Число супплементов варьирует от 3 до 13, но обычно их 6–8. Расстояние между супплемен-тами примерно одинаковое. Субтерминальная щетинка имеется или отсутствует.

Род *Tobrilus* Andrassy, 1959 морфологически наиболее близок к роду *Eutobrilus* Tsalolikhin, 1981. Отличается от него только формой стомы (карманы стомы полностью перекрывают друг друга, у видов рода *Eutobrilus* карманы стомы только передним или задним краями перекрывают друг друга) и формой супплементов самцов (у самцов рода *Tobrilus* супплементы мелкие, “неежевидные” и почти полностью погружены под кутикулу, у видов рода *Eutobrilus* супплементы более крупные, “ежевидные” и довольно сильно выступают над кутикулой).

Типовой вид: *T. gracilis* (Bastian, 1865) Andrassy, 1959 (syn.: *Trilobus gracilis* Bastian, 1865). **Другие**

валидные виды: *T. aberrans* (Schneider, 1925) Andrassy, 1959 (syn.: *Trilobus gracilis* subsp. *typicus* var. *aberrans* W. Schneider, 1925; *Tobrilus abberans* Filipjev, 1928; *Trilobus gracilis* subsp. *typicus* var. *conjungens* W. Schneider, 1925); *T. amabilis* Tsalolikhin, 1974; *T. bekmanae* Tsalolikhin, 1975; *T. brevisetosus* (Schneider, 1925) Andrassy, 1959 (syn.: *Trilobus gracilis* subsp. *typicus* var. *brevisetosus* W. Schneider, 1925; *Trilobus brevisetosus* Filipjev, 1929); *T. elginus* Naumova, Gagarin, 2019; *T. gigas* Naumova, Gagarin, 2021; *T. helveticus* (Hofmänner, 1914) Andrassy, 1959 (syn.: *Trilobus helveticus* Hofmänner, 1914; *Trilobus armatus* Allgen, 1925; *Trilobus gracilis* subsp. *allophysis* var. *allophysoides* W. Schneider, 1925; *Trilobus allophysoides* Micoletzky, 1925; *Trilobus gracilis* var. *helveticus* Rahm, 1938); *T. incognitus* Tsalolikhin, 1972; *T. juliae* Naumova, Gagarin, 2019; *T. kamtschaticus* Gagarin, 2004; *T. latens* Tsalolikhin, 1974; *T. longisetosus* Gagarin, Naumova, 2011; *T. macramphus* Tsalolikhin, 1977; *T. methanus* Gagarin, Naumova, 2016; *T. minimus* (Gagarin, 2004) Gagarin, 2006 (syn.: *T. minor* Gagarin, 2004; *T. vladimiri* Andrassy, 2007); *T. minor* Gagarin, Gusakov, 1998 (syn. *T. shoshinorum* Tsalolikhin, 2015); *T. modestus* Gagarin, 1996; *T. nepalensis* Tsalolikhin, 1983; *T. parvus* Gagarin, 1991; *T. phantassus* Tsalolikhin, 1983; *T. saprophagus* Naumova, Gagarin, 2017; *T. securus* Gagarin, Naumova, 2011; *T. tenuis* (Gagarin, 1989) Andrassy, 2007 (syn.: *T. tenuicaudatus* Gagarin, 1989); *T. tripylis* Gagarin, 1991; *T. undophylus* Shoshin, 1988; *T. unisexus* Gagarin, 1989; *T. wesenbergi* (Micoletzky, 1925) Andrassy, 1959 (syn.: *Trilobus wesenbergi* Micoletzky, 1925); *T. zakopanensis* (Stefanski, 1924) Andrassy, 1959 (syn.: *Trilobus gracilis* subsp. *zakopanensis* Stefanski, 1924; *Trilobus zakopanensis* Stefanski, 1938).

Комментарии к валидным видам

Tobrilus gracilis (Bastian, 1865). Вид очень вариабелен, но довольно хорошо описан и иллюстрирован (Цалолихин, 1983, 2009). Краткая характеристика вида: среднего размера ($L = 1.5–2.6$ мм), не слишком толстый ($a = 25–40$), фаринкс средней длины ($b = 4.8–6.3$), хвост средней длины и толщины ($c = 10.9–17.0$, $c' = 3.5$), внешние губные сенсиллы длиной 15 мкм и достигают 44–45% ширины области губ. В теле многочисленные кристаллоиды, субтерминальная щетинка отсутствует. Спикулы длиной 37–40 мкм, 6–8 супплементов.

Вид описан из солоноватого водоема в Великобритании. Довольно широко распространен в пресных и солоноватых водоемах и водотоках Европы, Азии, обеих Америк и Африки, в России встречается повсеместно (Gerlach, Riemann, 1974; Ггарин, 1993; Цалолихин, 1983, 2009; Zulini, 2005).

T. aberrans (Schneider, 1925). Вид характеризуется узкой областью губ (ее ширина 19–22 мкм) и

сравнительно короткими головными щетинками (их длина 5–8 мкм) (табл. 1).

Вид описан из оз. Кирхензее, Германия (Schneider, 1925). Известен также из других водоемов Германии, водоемов Канады, Израиля и Литвы (Gerlach, Riemann, 1974; Tsalolikhin, 2005; Zullini, 2005). На территории России обнаружен в р. Ока, Финском заливе, эстуарии р. Невы и в р. Волге (Цалолихин, 1983).

T. amabilis Tsalolikhin, 1974. Характерные признаки: крупное и стройное тело ($L = 3.0\text{--}3.1$ мм, $a = 50\text{--}59$), широкая область губ (35 мкм), длинные внешние губные щетинки (17–18 мкм) достигают 50% ширины области губ, субтерминальная щетинка имеется, спикулы крупные (55–58 мкм).

Вид описан из оз. Байкал (Цалолихин, 1974), обнаружен также в среднем течении р. Енисея и Усть-Илимском водохранилище, Россия (Гагарин, 1993).

T. bekmanae Tsalolikhin, 1975. Характерные признаки вида: крупное тело ($L = 2.6\text{--}3.1$ мм), длинный и стройный хвост ($c = 8.5\text{--}13.7$, $c' = 6$), длинные внешние губные сенсиллы (13–18 мкм) достигают 50% ширины области губ, крупные стома и спикулы (40–56 и 46–55 мкм соответственно) и наличие субтерминальной щетинки (табл. 1).

Эндемик оз. Байкал, Россия. Населяет все зоны глубин, от зоны заплеска (выше уреза воды) до абиссали (глубина 1520 м) (Цалолихин, 1983).

T. brevisetosus (Schneider, 1925). Характерные признаки вида: короткое и сравнительно толстое тело ($L = 1.16\text{--}1.54$ мм, $a = 23\text{--}34$), сравнительно длинный фаринкс ($b = 3.8\text{--}4.7$), узкая область губ (20–22 мкм), короткие внешние сенсиллы (3 мкм) достигают 15–17% ширины области губ, короткие спикулы (28–32 мкм).

Описан из оз. Медве в Польше (Schneider, 1925). Обнаружен также в различных водоемах Европы и Африки (Andrássy, 1967, 1971; Gerlach, Riemann, 1974; Цалолихин, 1983; Zullini, 2005). На территории России зарегистрирован в Финском заливе и в устье р. Невы, Лужских озерах, Ладожском озере, Рыбинском водохранилище, а также в разнообразных водоемах и водотоках Западной Сибири (Гагарин, 1993).

T. elginus Naumova, Gagarin, 2019. Тело средней длины, но тонкое ($\sigma\sigma L = 2.24\text{--}2.85$ мм, $a = 30\text{--}56$), внешние губные щетинки сравнительно длинные (длиной 14–17 мкм или 45–57% ширины области губ), кристаллоиды отсутствуют.

Эндемик оз. Байкал (Россия), обнаружен в прибрежном грунте зал. Малое море.

T. gigas Naumova, Gagarin, 2021. Характеризуется длинным и сравнительно толстым телом ($\sigma\sigma L = 3.61\text{--}4.28$ мм, $a = 21\text{--}26$), длинными внеш-

ними губными щетинками (длиной 15–17 мкм), наличием кристаллоидов и длинными спикулами (их длина равна 72–88 мкм).

Эндемик оз. Байкал (Россия), найден в литорали южной части озера.

T. helveticus (Hofmänner, 1914). Характерные признаки вида: ассиметричные карманы стомы, короткие внешние губные сенсиллы (5–7 мкм) достигающие 25% ширины области губ, отсутствие кристаллоидов (рис. 1).

Описан из Женевского озера в Швейцарии. Распространен в водоемах и водотоках Европы (Gerlach, Riemann, 1974; Zullini, 2005). Найден также в пресных и солоноватых водоемах Монголии и оз. Иссык-Куль в Киргизии (Лемзина, 1989; Гагарин, 1993). На территории России встречается повсеместно.

T. incognitus Tsalolikhin, 1972. Характерные признаки вида: длина тела 1.41 мм, сравнительно короткие спикулы (34 мкм), круги головных щетинок заметно расставлены.

Описан из оз. Байкал (Россия) (Цалолихин, 1972), обнаружен также в минеральном источнике в Иркутской обл. (Наумова и др., 2010).

T. juliae Naumova, Gagarin, 2019. Вид среднего размера, сравнительно тонкий ($\sigma\sigma L = 1.89\text{--}2.39$ мм, $a = 43\text{--}63$), хвост сравнительно длинный ($c = 17.5\text{--}23.4$), короткие внешние губные щетинки (их длина 4–6 мкм), субтерминальная щетинка присутствует.

Эндемик оз. Байкал (Россия), обитает в грунте прибрежного мелководья озера.

T. kamtschaticus Gagarin, 2004. Вид характеризуется крупным телом ($L = 2.30\text{--}3.03$ мм), короткой стомой (9–11 мкм), длинными спикулами (45–50 мкм) и большим числом супплементов (7–10).

Найден в оз. Курильское на п-ове Камчатка и в минеральных источниках на севере Иркутской обл., Россия (Гагарин, 1993; Наумова и др., 2010).

T. latens Tsalolikhin, 1974. Характерные признаки вида: крупное и тонкое тело ($L = 2.5$, $a = 42$), короткий фаринкс ($b = 7.0$), короткий и толстый хвост ($c = 25.4$, $c' = 2$), короткие внешние губные сенсиллы (5 мкм) достигают 20% ширины области губ, короткая стома (18 мкм) и крупные спикулы (53 мкм).

Эндемик оз. Байкал, Россия (Цалолихин, 1983).

T. longisetosus Gagarin, Naumova, 2011. Характерные признаки вида: тело сравнительно короткое ($L = 1.51\text{--}1.68$ мм), внешние губные щетинки длинные (15–17 мкм или 84–94% ширины области губ), биокристаллы отсутствуют, длина спикул 34–36 мкм.

Эндемик оз. Байкал, Россия.

T. macramphis Tsalolikhin, 1977. Вид характеризуется крупным телом ($L = 2.85\text{--}3.47$ мм) и длинными спикулами (53 мкм).

Эндемик оз. Байкал, Россия (Цалолихин, 1977).

T. methanus Gagarin, Naumova, 2016. Вид характеризуется сравнительно коротким телом ($L = 1.07\text{--}1.43$ мм), сравнительно коротким хвостом ($\sigma\sigma$ $c = 11.3\text{--}12.1$ мкм), наличием кристаллоидов; короткими спикулами (30–37 мкм).

Обнаружен в абиссали оз. Байкал, в районе выходов метана (Naumova et al., 2023).

T. minimus (Gagarin, 2004) Gagarin, 2006. Краткая характеристика вида: тело относительно короткое и толстое ($\sigma\sigma$ $L = 1.41\text{--}1.50$ мм, $a = 18\text{--}21$), длина внешних губных щетинок равна 12–14 мкм и достигает 47–55% ширины области губ, кристаллоиды и субтерминальная щетинка отсутствуют.

Описан из оз. Курильское на п-ове Камчатка, Россия.

T. minor Gagarin, Gusakov, 1998. Характерные признаки вида: короткое и толстое тело ($L = 1.29\text{--}1.50$ мм, $a = 18\text{--}20$), длинный фаринкс ($b = 4.2\text{--}4.4$), длинный хвост ($c = 8.5\text{--}9.6$), узкая область губ (18–20 мкм), короткие внешние губные сенсиллы (7 мкм) и наличие субтерминальной щетинки.

Обнаружен в р. Шексна и в Рыбинском водохранилище, Россия.

T. modestus Gagarin, 1996. Для вида характерно короткое и толстое тело ($L = 1.18\text{--}1.2$ мм, $a = 38\text{--}48$), короткие внешние губные сенсиллы (4 мкм), длина которых лишь 14–15% ширины области губ, короткая стома (18 мкм) и сравнительно толстый хвост ($c' = 2.0\text{--}2.2$).

Найден в нижнем течении р. Енисей, Россия.

T. nepalensis Tsalolikhin, 1983. Характерные признаки вида: длинный фаринкс ($b = 4.1$), относительно короткие внешние губные сенсиллы (7–8 мкм) и короткие спикулы (33 мкм).

Описан из оз. Джонгла в Гималаях, Непал (Цалолихин, 1983).

T. parvus Gagarin, 1991. Краткая характеристика вида: короткое и толстое тело ($L = 1.09\text{--}1.32$ мм, $a = 22\text{--}28$), узкая область губ (18–22 мкм), относительно длинные губные сенсиллы (40–50% ширины области губ), короткие спикулы (31–32 мкм) (рис. 1).

Обнаружен в оз. Таймыр и в Рыбинском водохранилище, Россия (Гагарин, 1993).

T. phantassus Tsalolikhin, 1983. Вид характеризуется коротким и тонким телом ($L = 1.32\text{--}1.49$ мм, $a = 38\text{--}48$), короткими спикулами (25–31 мкм) и большим числом супплементов (9–12).

Обнаружен в солоноватых озерах Монголии (Цалолихин, 1983).

T. saprophagus Naumova, Gagarin, 2017. Крупный вид с довольно коротким хвостом ($\sigma\sigma$ $L = 2.07\text{--}2.56$ мм, $c = 11.5\text{--}16.1$). Кристаллоиды отсутствуют, субтерминальная щетинка имеется.

Эндемик оз. Байкал (Россия), обнаружен на больных и мертвых губках *Lubomirskia baikalensis* (Pallas, 1776).

T. securus Gagarin, Naumova, 2011. Краткая характеристика: тело длинное ($\sigma\sigma$ $L = 2.34\text{--}2.61$ мм), с относительно длинным и стройным хвостом ($\sigma\sigma$ $c = 6.7\text{--}8.4$, $c' = 6.3\text{--}9.3$), кристаллоиды и субтерминальная щетинка отсутствуют, спикулы крупные, длиной 52–58 мкм.

Эндемик оз. Байкал (Россия), обнаружен в абиссали озера.

T. tenuis (Gagarin, 1989) Andrassy, 2007. Черви среднего размера ($\sigma\sigma$ $L = 1.89\text{--}2.00$ мм), кристаллоиды имеются, субтерминальная щетинка отсутствует, спикулы длиной 3.2–3.4 мкм, 8–11 преклоакальных супплементов.

Описан из мелких озер Вологодской обл., обнаружен также в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища, Россия (Гагарин, 1989).

T. tripylis Gagarin, 1991. Краткая характеристика вида: довольно тонкое тело ($a = 18\text{--}20$), короткий фаринкс ($b = 7.1\text{--}7.3$), относительно толстый хвост ($c' = 2.5\text{--}2.7$), короткие внешние головные сенсиллы (8 мкм) и большое число супплементов (8–10).

Найден в ручье на п-ове Таймыр, Россия (Гагарин, 1991).

T. undophylus Shoshin, 1988. Краткая характеристика вида: крупное и сравнительно тонкое тело ($L = 2.78\text{--}3.82$ мм, $a = 30\text{--}56$), довольно широкая область губ (33–40 мкм), длинная стома (33–40 мкм), крупные спикулы (53–75 мкм) и большое число супплементов (10–13).

Эндемик оз. Байкал, Россия (Шошин, 1988).

T. unisexus Gagarin, 1989. Вид характеризуется длинным и стройным хвостом ($c = 8.5\text{--}8.7$ мм, $c' = 8.2\text{--}9.3$), сравнительно широкой областью губ (36–40 мкм, длинными внешними губными сенсиллами (10–13 мкм) и отсутствием кристаллоидов.

Итальянский нематолог Зуллини (Zullini, 2005) перенес *T. unisexus* в род *Eutobrilus*, не объяснив, на каком основании он это сделал. Авторы считают, что строение стомы данного вида (сильно накладывающиеся друг на друга карманы и близко расположенные друг к другу онхи) предполагает помещение его в род *Tobrilus* Andrassy, 1959.

Обнаружен в двух мелких водоемах в Ярославской обл., Россия (Гагарин, 1989).

T. wesenbergi (Micoletzky, 1925). Характерные признаки: узкая стома (16–29 мкм) и наличие субтерминальной щетинки.

Типовое местонахождение – оз. Фурезее, п-ов Зеландия, Дания. Найден также в водоемах Чехии и Словакии, в Горьковском водохранилище, Россия (Gerlach, Riemann, 1974).

T. zakopanensis (Stefanski, 1924). Характерные признаки: длинный и стройный хвост ($c = 9-11$, $c' = 6$), крупная стома (длиной 40 мкм) и малое число супплементов (3–5). Описан из водоемов в Татрах, Польша. Найден также в озерах Чехии, Словакии и во мхах в Италии (Gerlach, Riemann, 1974).

Вид *T. affinis* Gagarin, 1996 на основании строения преклоакальных супплементов ранее был переведен в род *Asperotobrilus* Shoshin, 1991 под названием *Asperotobrilus affinis* (Gagarin, 1996) Gagarin, Naumova, 2021 comb. nov.

Зуллини (Zullini, 2005) поместил вид *Eutobrilus annetteae* (Joubert, Heyns, 1979) в род *Tobrilus* Andrassy, 1959. Но самцы данного вида имеют супплементы, типичные для рода *Eutobrilus*: ежевидные, шапочка выдается над поверхностью тела, с хорошо развитым центральным шипом и микрошипиками. В связи с этим, данный вид должен находиться в составе рода *Eutobrilus* Tsalolikhin, 1981.

Ключ для определения валидных видов рода *Tobrilus* (в основном, по самцам)

- 1 (2). Карманы стомы асимметричные *T. helveticus* (Hofmänner, 1914)
- 2 (1). Карманы стомы симметричные
- 3 (8). Имеются только самки; самцы отсутствуют
- 4 (5). Длина тела 1.90–2.55 мм; $a = 30-33$ *T. unisexus* Gagarin, 1989
- 5 (4). Длина тела < 1.60 мм; $a < 30$ 6
- 6 (7). Длина внешних губных щетинок 7 мкм; кристаллоиды имеются *T. minor* Gagarin, Gusakov, 1998
- 7 (6). Длина внешних губных щетинок 12–14 мкм; кристаллоиды отсутствуют *T. minimus* (Gagarin, 2004) Gagarin, 2006
- 8 (3). Имеются самцы и самки
- 9 (10). Супплементов 3–5 *T. zakopanensis* (Stefanski, 1924)
- 10 (9). Супплементов > 6
- 11 (46). Длина тела ≤ 2.6 мм
- 12 (29). Кристаллоиды имеются
- 13 (18). Субтерминальная щетинка имеется
- 14 (15). Длина внешних губных щетинок 9–14 мкм; длина спикул 43 мкм *T. wesenbergi* (Micoletzky, 1925)

15 (14). Длина внешних губных щетинок < 5 мкм; длина спикул < 40 мкм

16 (17). ♂♂ $a = 23-29$, $b = 3.7-4.4$ *T. methanus* Gagarin, Naumova, 2016

17 (16). ♂♂ $a = 15-19$, $b = 6.2-6.6$ *T. modestus* Gagarin, 1996

18 (13). Субтерминальная щетинка отсутствует

19 (20). Длина внешних губных щетинок равна 3 мкм *T. brevisetosus* (Schneider, 1925)

20 (19). Длина внешних губных щетинок > 4 мкм

21 (24). Ширина области губ 19–22 мкм 23

22 (23). Длина внешних губных щетинок 5–8 мкм; длина стомы 23–26 мкм *T. aberrans* (Schneider, 1925)

23 (22). Длина внешних губных щетинок 9–10 мкм; длина стомы 14–15 мкм *T. parvus* Gagarin, 1991

24 (21). Ширина области губ > 23 мкм

25 (26). Длина стомы 15–17 мкм; длина спикул 32–34 мкм *T. tenuis* (Gagarin, 1989) Andrassy, 2007

26 (25). Длина стомы ≥ 30 мкм

27 (28). ♂♂ $a = 25-40$, $b = 4.8-6.3$ *T. gracilis* (Bastian, 1865)

28 (27). ♂♂ $a = 18-22$, $b = 7.1-7.3$ *T. tripylis* Gagarin, 1991

29 (12). Кристаллоиды отсутствуют

30 (37). Субтерминальная щетинка на хвосте имеется

31 (32). Длина внешних губных щетинок 4–6 мкм, $c = 17.5-23.4$ *T. juliae* Naumova, Gagarin, 2019

32 (31). Длина внешних губных щетинок > 6 мкм; $c < 17$

33 (34). Ширина области губ 27–30 мкм; длина спикул 50–53 мкм *T. elginus* Naumova, Gagarin, 2019

34 (33). Ширина области губ менее 27 мкм; длина спикул < 50 мкм

35 (36). ♂♂ $L = 1.51-1.68$ мм; длина внешних губных щетинок 15–17 мкм *T. longisetosus* Gagarin, Naumova, 2011

36 (35). ♂♂ $L = 2.07-2.56$ мм; длина внешних губных щетинок 10–11 мкм *T. saprophagus* Naumova, Gagarin, 2017

37 (30). Субтерминальная щетинка отсутствует

38 (43). Длина тела < 2.0 мм

39 (40). ♂♂ $a = 29$; длина головных щетинок 7–8 мкм *T. nepalensis* Tsalolikhin, 1983

40 (39). ♂♂ $a > 30$; длина внешних губных щетинок ≥ 9

41 (42). ♂♂ $a = 35$; длина стомы 30–40 мкм; длина спикул 34 мкм *T. incognitus* Tsalolikhin, 1972

- 42 (41). ♂♂ $a = 38-48$; длина стомы 21 мкм; длина спикул 25–31 мкм *T. phantasus* Tsalolikhin, 1983
- 43 (38). Длина тела > 2.0 мм
- 44 (45). ♂♂ $c = 25.4$, $c' = 2$; длина головных щетинок 5 мкм *T. latens* Tsalolikhin, 1974
- 45 (44). ♂♂ $c = 6.7-8.4$; $c' = 6.3-9.3$; длина головных щетинок 7–9 мкм *T. securus* Gagarin, Naumova, 2011
- 46 (11). Длина тела > 2.7 мм
- 47 (52). Субтерминальная щетинка имеется
- 48 (49). Длина внешних губных щетинок 10–13 мкм, супплементов 10–13 *T. undophylus* Shoshin, 1988
- 49 (48). Длина внешних губных щетинок > 13 мкм, супплементов < 10
- 50 (51). Длина стомы 32–35 мкм; $a = 50-59$ *T. amabilis* Tsalolikhin, 1974
- 51 (50). Длина стомы 40–56 мкм; $a = 25-40$ *T. bekmanae* Tsalolikhin, 1975
- 52 (47). Субтерминальная щетинка на хвосте отсутствует
- 53 (54). Длина спикул 72–88 мкм; 9–12 супплементов у самцов *T. gigas* Naumova, Gagarin, 2021
- 54 (53). Длина спикул < 70 мкм; число супплементов у самцов < 9
- 55 (56). Длина стомы 9–11 мкм; длина спикул 45–50 мкм *T. kamchaticus* Gagarin, 2004
- 56 (55). Длина стомы 25–30 мкм; длина спикул 61–62 мкм *T. macramphis* Tsalolikhin, 1977

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета ФГБУН Лимнологического института СО РАН (в рамках темы государственного задания РАН № 121032300180-7) и ФГБУН Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН (в рамках темы государственного задания РАН № 121051100109-1). Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гагарин В.Г. 1989. Новые и редкие виды семейства Tobrilidae (Nematoda, Enoplida) // Зоол. журн. Т. 68. № 8. С. 18.
- Гагарин В.Г. 1991. Нематоды семейства Tobrilidae (Enoplida) // Зоол. журн. Т. 70. № 9. С. 11.
- Гагарин В.Г. 1993. Свободноживущие нематоды пресных вод России и сопредельных стран (отряды Monhysterida, Aphaeolimida, Chromadorida, Enoplida, Mononchida). СПб.: Гидрометеиздат.
- Лемзина Л.В. 1989. Свободноживущие нематоды озер Иссык-Куль и Сок-Куль. Фрунзе: "Илим".
- Наумова Т.В., Гагарин В.Г., Щербаков Д.Ю., Ситникова Т.Я. 2023. Видовой состав и распределение свободноживущих нематод (Nematoda) в районе метанового сипа Посольская банка оз. Байкал // Биология внутр. вод. № 1. С. 72. <https://doi.org/10.31857/S0320965223010126>
- Наумова Т.В., Гагарин В.Г., Тимошкин О.А. 2010. Первые данные о фауне свободноживущих нематод (Nematoda) в водоемах Севера Иркутской области // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Т. 2. Кн. 1. Новосибирск: Наука. С. 1009.
- Цалолыхин С.Я. 1972. Новые виды свободноживущих нематод из озера Байкал // Зоол. журн. Т. 51. № 10. С. 1559.
- Цалолыхин С.Я. 1974. Новые виды нематод — комменсалов байкальских губок // Зоол. журн. Т. 53. № 7. С. 1081.
- Цалолыхин С.Я. 1977. Новые виды нематод из озера Байкал // Зоол. журн. Т. 56. № 7. С. 989.
- Цалолыхин С.Я. 1981. Ревизия рода *Tobrilus* // Зоол. журн. Т. 60. № 9. С. 1302.
- Цалолыхин С.Я. 1983. Нематоды семейств Tobrilidae и Tripylidae мировой фауны. Л.: Наука.
- Цалолыхин С.Я. 2009. Обзор рода *Tobrilus* (Nematoda, Enoplida, Tobrilidae): "Классические виды" // Зоол. журн. Т. 88. № 7. С. 783.
- Цалолыхин С.Я. 2015. Современное состояние рода *Tobrilus* (Nematoda: Enoplida: Tobrilidae) // Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 319. № 4. С. 545.
- Шошин А.В. 1988. Новые виды байкальских нематод семейства Tobrilidae // Нематологический сборник. Л.: Зоол. ин-т РАН. С. 43.
- American Veterinary Medical Association. [Internet] 2020. AVMA guidelines for the euthanasia of animals: 2020 ed. Available at: <https://www.avma.org/sites/default/files/2020-02/Guidelines-on-Euthanasia-2020.pdf>
- Andrássy I. 1959. Neubenennungen einiger homonymen Nematoden-Gattungen // Nematologica. V. 4. № 1. S. 223.
- Andrássy I. 1967. Nematodes aus euterstillen Biotopen Scandinauiens gesammelt von Enkell // Opusc. Zool. (Budapest). Т. 7. № 2. S. 3.
- Andrássy I. 1971. Überprüfung einiger von Micoletzky beschriebener Nematodenarten an Hand der typen-prenárate // Mit. Zool. Mus. Berlin. Heft 2. S. 241.
- Andrássy I. 2007. Free-living nematodes of Hungary (Nematoda Errantia). V. 2. Hungarian National History Museum and Systematic Zoology Research Group of the Hungarian Academy of Sciences. Budapest. P. 1.
- Gerlach S., Riemann P. 1974. The Bremerhaven checklist of Aquatic Nematodes // Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerch Suppl. 4. Heft 2. S. 405.

- Nemys eds. 2023. Nemys: World Database of Nematodes. Accessed at <https://nemys.ugent.be> on 2023-06-19. <https://doi.org/10.14284/366>
- Schneider W. 1925. Freilebende Süßwassernematoden aus ostholsteinischen Seen nebs Bemerkungen über die Nematodenfauna des Madü- und Schaalsees // Arch. Hydrobiol. Bd 15. S. 536.
- Tsalolikhin S. Ya. 2005. Redescription of *Tobrilus aberrans* (Filipjev, 1928) (Nematoda, Enoplida: Tobrilidae) // Zoosystematica Rossica. V. 14. № 1. P. 17.
- Zullini A. 2005. Order Triplonchida // Freshwater nematodes. Ecology and Taxonomy. L.: CABI Publ. P. 293.

Review of the Species of the Genus *Tobrilus* (Nematoda, Triplonchida)

T. V. Naumova^{1, *}, V. G. Gagarin^{1, **}

¹Limnological Institute, Siberian Branch of the Russia Academy of Sciences, Irkutsk, Russia

²Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences,
Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia

*e-mail: tvnaum@lin.irk.ru

**e-mail: gagarin@ibiw.ru

On own material and on the basis of literary data, a synthesis of information on the genus *Tobrilus* Andrassy, 1959. The diagnosis this genus has been changed; species diagnostic characteristics have been analyzed; the species structure of the genus has been examined. The genus includes 29 valid species. The key to the definition of species of genus and the summary table of morphological characteristics of valid species are given.

Keywords: freshwaters, nematodes, genus *Tobrilus*, taxonomy