



Подтверждение валидности рода *Raritobrilus* (Nematoda: Tobrilida) на основе вида *R. scallensis* (W. Schneider, 1925) из Ладожского озера

С.Я. Цалолыхин

Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия; e-mail: nematoda@zin.ru

Представлена 17 января 2023; после доработки 29 июня 2023; принята 7 ноября 2023.

РЕЗЮМЕ

Статья посвящена трём аспектам изучения свободноживущих пресноводных нематод: 1) таксономической позиции и валидности рода *Raritobrilus* в связи с необоснованной синонимизацией этого рода; 2) переописанию вида *R. scallensis* в связи с неполным его первоописанием и сведению в синонимы к *R. scallensis* вида *R. husmanni*; основанием для такой синонимизации послужил сравнительный анализ морфологии этих видов; 3) пополнению списка нематофауны Ладожского озера.

Ключевые слова: Ладожское озеро, свободноживущие нематоды, таксономия, *Raritobrilus*

Confirmation of the validity of the genus *Raritobrilus* (Nematoda: Tobrilida) based on the species *R. scallensis* (W. Schneider, 1925) from Lake Ladoga

S.Ya. Tsalolikhin

Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199134 Saint Petersburg, Russia; e-mail: nematoda@zin.ru

Submitted January 17, 2023; revised June 29, 2023; accepted November 7, 2023.

ABSTRACT

The article is devoted to three aspects of the study of free-living freshwater nematodes: 1) the taxonomic position and validity of the genus *Raritobrilus* due to the unjustified synonymization of this genus; 2) the redescription of the species *R. scallensis* due to its incomplete primary description and the reduction of the species *R. husmanni* to synonyms of *R. scallensis*; the basis for this synonymization was a comparative analysis of the morphology of these species; 3) replenishment of the list of nematofauna of Lake Ladoga.

Keywords: Ladoga lake, free-living nematodes, taxonomy, *Raritobrilus*

ВВЕДЕНИЕ

Ладожское озеро, будучи самым крупным пресноводным водоёмом Европы, с фаунистической точки зрения изучено недостаточно. В значительной степени это касается фауны нематод. Обобщённые данные по нематодам озера с упоминанием всех публикаций по этой

теме приведены в статье, посвящённой нематодам бассейна р. Невы (Цалолыхин [Tsalolikhin] 2011). Всего фауна Ладожского озера включает 19 видов, часть которых нуждается в подтверждении правильности определения. Наибольшим видовым разнообразием отличается сем. Tobrilidae, что характерно для крупных озёр. В Ладоге представлены роды *Tobrilus*, *Eutobrilus*,

Epitobrilus, *Brevitobrilus*, *Semitobrilus*, *Paratrilobus* и *Raritobrilus*. К последнему из перечисленных родов относится и *R. scallensis* (W. Schneider, 1925) Tsalolikhin, 1983, ранее здесь не встречавшийся. Таким образом, фауна Ладожского озера включает 20 видов свободноживущих нематод.

Raritobrilus scallensis в значительной степени интересен по причине некоторой таксономической неопределённости и редкой встречаемости. Под названием *Trilobus grac. ssp. scallensis* n.sp. вид описан из оз. Шаль (Schaal-Techiner Sees) бассейна р. Шаль, Германия, недалеко от впадения её в Любекскую бухту Северного моря (Schneider 1925) – впоследствии нигде не встречался. Указание на оз. Хубсугул, Монголия, ошибочно (Цалолихин [Tsalolikhin] 1985). В результате ревизии системы тобрилид (Цалолихин [Tsalolikhin] 1981, 1983) вид был отнесён к роду *Raritobrilus* Tsalolikhin, 1981.

Морфологически очень близкий вид, описанный под названием *Trilobus husmanni* (Altherr, 1958), был обнаружен в р. Везер (Weser), Германия (Altherr 1958) и в р. Редон в месте её впадения в оз. Леман, Франция (Juget 1969). Единичные находки, требующие уточнения, относятся к р. Заале (Saale), Германия, (Altherr 1968), к р. Мур (Mur), Австрия (Eder and Kirchengast 1982), к Куршскому заливу Балтийского моря (Цалолихин [Tsalolikhin] 1983) и к р. Волга (Гагарин [Gagarin] 1993). Типовой материал "*Trilobus husmanni*" был переисследован с выделением лектотипа *Eutobrilus husmanni* (Zullini and Villa 2005).

Сложные и запутанные перегруппировки видов определили положение вида "*husmanni*" в роде *Raritobrilus* (Гагарин [Gagarin] 1991). При этом возникла сложность в дифференцировке родов *Eutobrilus* Tsalolikhin, 1981 и *Raritobrilus* Tsalolikhin, 1981 (Цалолихин [Tsalolikhin] 1992). Проблема была разрешена в результате уточнения родовых диагнозов, и вид сохранил своё положение в системе сем. Tobrilidae как *R. husmanni* (Tsalolikhin 2001). Главным и принципиальным дифференцирующим признаком родов здесь является строение стомы: карманы стомы перекрывающиеся (*Eutobrilus*) vs. карманы стомы расположены друг за другом вдоль продольной оси тела (*Raritobrilus*). Несмотря на это в ряде публикаций сохраняется отношение к виду *R. husmanni* как представителю рода *Eutobrilus*

(Zullini and Villa 2005; Zullini 2006) или *Epitobrilus* (Andrássy 2007), что, безусловно, ошибочно. Для рода *Epitobrilus* Tsalolikhin, 1981 характерно не только другое строение стомы – передний карман слит с буккальной полостью и зуб (онх) расположен в её основании, но и супплементарный аппарат самцов устроен иначе (супплементы одинаковы и нуль-супплемент отсутствует).

Диагноз рода *Raritobrilus*. Tobrilidae. Кутикула тонкокольчатая, головные щетинки хорошо развиты, стома с двумя карманами, расположенными друг за другом вдоль продольной оси тела, проток между карманами короткий и довольно широкий, каждый карман содержит по одному онху, буккальная полость бокаловидная, отделена от карманов. Амфиды расположены на уровне основания буккальной полости или несколько ниже. Пищеводные прикардиальные железы хорошо развиты. Женская половая система дидельфная, вагина довольно широкая, с развитой мускулатурой. Семяпровод короткий и широкий, семяизвергательный канал длинный, слабомускулистый. Спикулы массивные, более чем в 50 раз короче тела самца. Супплементы ежевидные, супплементарный ряд дифференцирован (первый и последний, или только первый) супплементы мельче центральных, между вторым и третьим, или между третьим и четвёртым супплементами имеется нуль-супплемент, общее число супплементов 6 или 7. Субтерминальная щетинка отсутствует.

Состав рода. *Raritobrilus steineri* (Micoletzky, 1925) – типовой вид, *R. scallensis* (W. Schneider, 1925) syn. *R. husmanni* (Altherr, 1958), *R. heptapapillatus* (Joubert et Heyns, 1979).

Комментарий к диагнозу рода. За ранее относимом к роду *Raritobrilus* видом *R. elephas* (Tsalolikhin 2001) следует сохранить самостоятельную родовую позицию *Macrotobrilus* Tsalolikhin, 1981 по причине своеобразного строения стомы, расположения головных щетинок и особого строения супплементарного аппарата: спикулы в 30 раз короче тела самца, число супплементов более 7. Кроме этого, по первоописанию (Andrássy 1964) у вида *Tobrilus elephas* Andrassy, 1964 амфид расположен в области вестibuлума (что крайне мало вероятно!). Что касается вида *R. heptapapillatus* (Joubert et Heyns, 1979), который до недавнего времени включался в род *Epitobrilus* (Zullini 2006), то отнесение его к роду

Raritobrilus остаётся сомнительным, поскольку строение стомы и головного конца в большей степени соответствует таковым *M. elephas*. Длина спикул, по первоописанию (Joubert and Heuns 1979), у *R. heptapapillatus* равна 63–69 мкм, что в 30 раз короче тела самца; однако, если судить по рисунку [fig. 3(4)], длина спикул соответствует приблизительно 45 мкм, что делает их в 50 раз короче тела самца – признак рода *Raritobrilus*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал (верхний слой грунта – слабозаилённый песок – на глубине около 30 см) был собран 8 августа 2016 г. в Ладожском озере на песчаной литорали побережья о. Валаам у Никольского монастыря. Нематод фиксировали 4% формалином. Глицерин-желатиновые препараты исследованы с помощью микроскопа Carl Zeiss Iena-Ergoval, микрофотографии получены с помощью камеры Nikon DS-Fi 3. Все материалы хранятся в фондовой коллекции ЗИН РАН № 96-03-16.

Сокращения учреждений. ЗИН (ZIN) – Зоологический институт Российской академии наук (Санкт-Петербург, Россия).

Условные обозначения. Формула Де Мана – индексы L, a, b, c, c', V% (De Man formula – indices L, a, b, c, c', V%):

L – длина тела, мкм (body length, μm);

a – отношение длины тела к наибольшей ширине тела; у самок, как правило, в области вульвы (the ratio of body length to the largest body width; in females, as a rule, in vulva);

b – отношение длины тела к длине пищевода (the ratio of body length to esophagus);

c – отношение длины тела к длине хвоста (the ratio of body length to tail length);

c' – отношение длины хвоста к анальному диаметру (the ratio of tail length to anal diameter);

V% – отношение длины тела к длине тела от переднего конца до вульвы (the ratio of body length to body length from the anterior end to the vulva);

NR% – положение нервного кольца по отношению к длине пищевода (the position of the nerve ring in relation to the length of the esophagus);

Q₁ – длина передней женской гонады, мкм (length of the anterior female gonad, μm);

Q₂ – длина задней женской гонады, мкм (length of the posterior female gonad, μm);

T₁ – длина передней мужской гонады (length of the anterior male gonad, μm);

T₂ – длина задней мужской гонады (length of the posterior male gonad, μm);

Spic – длина спикул, мкм (length of spicules, μm);

SR – супплементарный ряд – расстояние от клоаки до последнего супплементарного ряда, мкм (supplementary row – the distance from cloaca to the nearest supplement, μm);

Cl-I – расстояние между клоакой и первым супплементарным рядом от клоаки, мкм (the distance between the cloaca and the first supplement from the cloaca, μm);

Sp/L% – отношение длины спикул к длине тела самца (the ratio of spicule length to male body length);

Sp/SR% – отношение длины спикул к длине супплементарного ряда (the ratio of spicule length to supplementary row);

SR/L% – отношение длины супплементарного ряда к длине тела самца (the ratio of supplementary row to male body length);

Sp/Cl-I% – отношение длины спикул к расстоянию между клоакой и первым супплементарным рядом (the ratio of spicule length to the distance between the cloaca and the first supplement from the cloaca).

Raritobrilus scallensis (W. Schneider, 1925)

из Ладожского озера

(Рис. 1–13)

Описание. Вид обнаружен на илисто-песчаной литорали. Основные морфометрические характеристики представлены в Табл. 1–3. Общая морфология соответствует родовому диагнозу. Кутикула тонкокольчатая, ширина кольца около 1 мкм. Длина больших головных щетинок превышает половину ширины головы. Вестибулум высокий, 4–6 мкм. Карманы стомы и амфиды маскируются пищеводной мускулатурой и поэтому плохо различимы. Между зубами 6–8 мкм. Прикардиальные железы хорошо выражены, нервное кольцо отчётливое. Женские гонады равномерно развиты: Q₁ = 245–343 (315) мкм, Q₂ = 275–368 (322) мкм; в матках содержится по одному зрелому яйцу: 70×20 мкм.

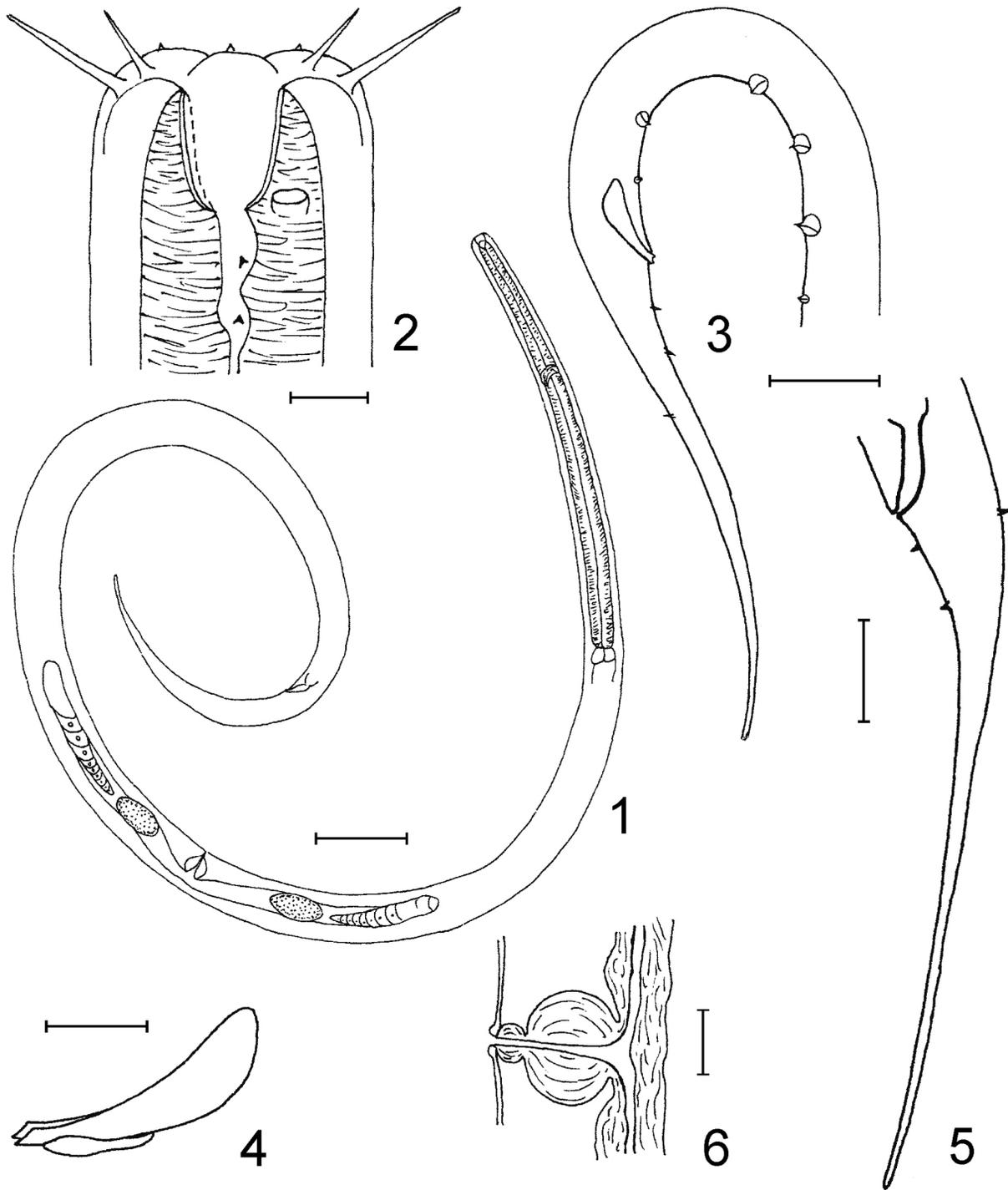


Рис. 1–6. *Raritobrilus scallensis* (W. Schneider, 1925). 1 – самка, общий вид; 2 – голова самца; 3 – каудальный отдел самца; 4 – спикулы и рудёк; 5 – хвост самки; 6 – вульварный отдел самки (вагина). Шкалы: 10 мкм = 2, 6; 20 мкм = 4; 50 мкм = 3, 5; 100 мкм = 1.

Figs 1–6. *Raritobrilus scallensis* (W. Schneider, 1925). 1 – female, general appearance; 2 – head of male; 3 – caudal region of male; 4 – spicules and gubernaculum; 5 – tail of female; 6 – female vulvar region (vagina). Scale bars: 10 μm = 2, 6; 20 μm = 4; 50 μm = 3, 5; 100 μm = 1.

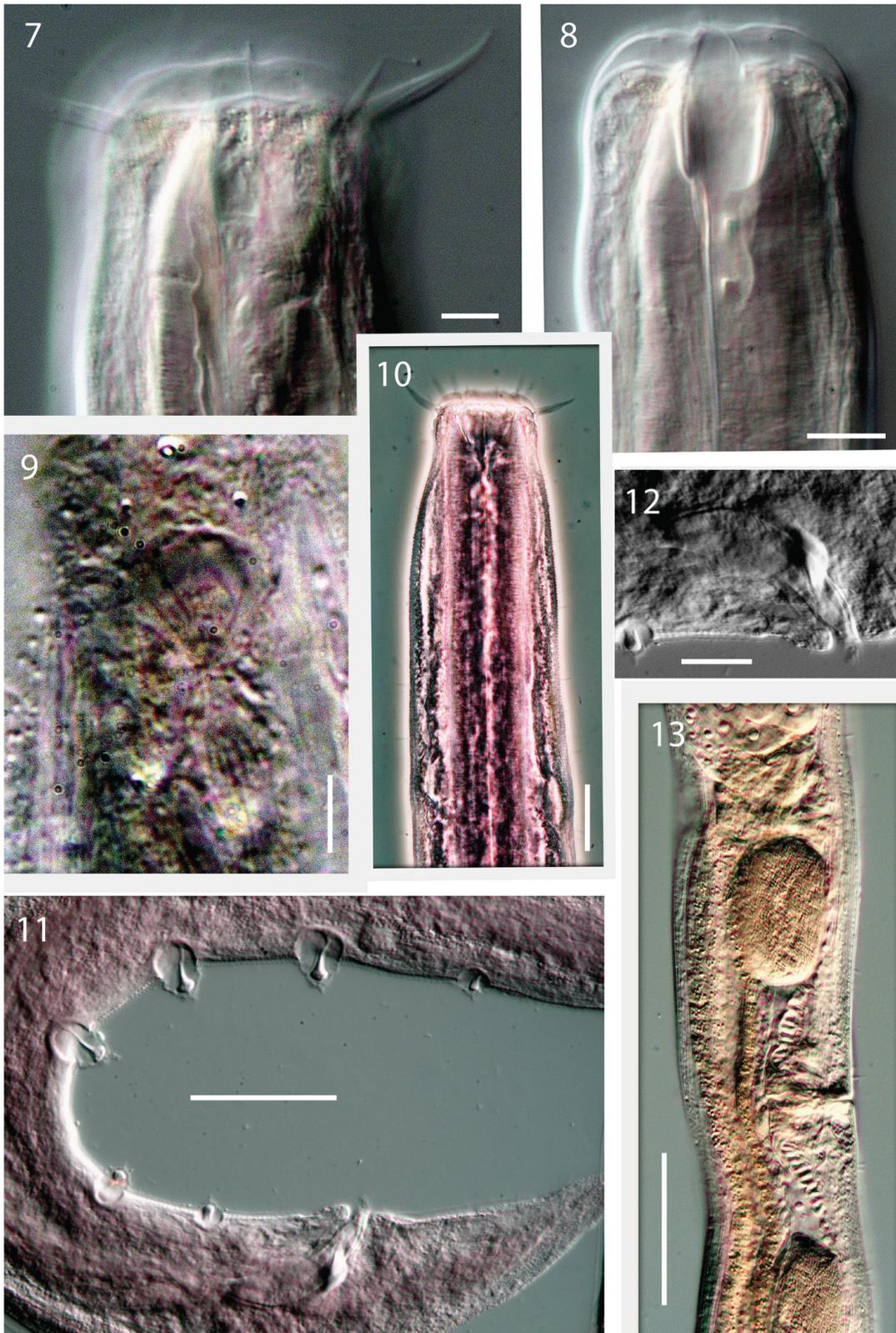


Таблица 1. Морфометрия *Raritobrilus scallensis* (самки).

Table 1. Morphometric measurements of *Raritobrilus scallensis* (female).

Признаки/Characters *	Ладога/Lake Ladoga (n = 8)	Schneider 1925 (n = 2)	Altherr 1958 (n = 1)	Juget 1969 (n = 5)
L	2344–2711 (2395±59)	2305–2700 (2502)	2100	2310–3050 (2680)
a	34.8–36.0 (40.0±1)	19.3–24.0 (21.7)	40	32–42 (37)
b	4.8–5.2 (5.0±0.1)	4.2–4.8 (4.5)	4.4	5.4–6.1 (5.7)
c	8.0–8.7 (8.4±0.1)	8.5–9.5 (9.0)	7.5	7.4–8.3 (7.8)
c	7.2–8.4 (8.0±0.2)	–	–	–
Ширина тела (Body width)	51–76 (65±3)	115	52	72
Пищевод (Esophagus)	450–535 (512±13)	556	477	470
Хвост (Tail)	292–311 (304±4)	278	280	343
Анальный диаметр (Anal diameter)	36–41 (45±1)	–	–	–
V%	46–51 (49±1)	50–56 (53)	55	43–49 (46)
Пищевод – V (Esophagus – V)	680–823 (747±24)	770	678	756
V – анус (V – anus)	922–1137 (1001±33)	898	665	1117
V – анус/хвост (V – anus/tail)	3.1–3.6 (3.3±0.1)	3.2	2.4	3.3
NR%	30–32 (31±0.5)	–	–	–
Ширина головы (Head width)	30–37 (34±1)	–	32	31
Головные щетинки (Cephalic setae)	19	–	16	16–18 (17)
Глубина стомы (Stoma depth)	27–29 (28)	–	~30	–
Буккальная полость (Buccal cavity)	14–16 14–19 (15 16)	–	16 20	–

* В этой и других таблицах все абсолютные размеры в мкм (In this and others tables all absolute dimensions are in µm).

Вульва поперечная, имеются паравульварные железы и щетинки, глубина вагины 20–23 мкм, вагинальная мускулатура хорошо развита. Ректум 40–48 (44) мкм. Субтерминальная щетинка отсутствует. Мужские гонады различимы плохо, T₁ = T₂ = 220 мкм, спикулы массивные, длина спикул превышает расстояние от клоаки до первого супплемент. Первый и последний супплемент: 6–7×7–9 мкм, центральные супплементы: 11–12×16–18 мкм. Нуль-супплемент между вторым и третьим супплементом выражен. Число супплементов 6. Субтерминальная щетинка отсутствует.

Обсуждение. Значительное морфологическое сходство *R. scallensis* и *R. husmanni* заставляет предположить идентичность этих видов и, соответственно, синонимизировать их. Основания для этого следующие (Табл. 1–3). При описании вида *R. husmanni* автор (Altherr 1958)

в качестве дифференцирующего приводит лишь один признак: «...преанальные папиллы менее грубые и более крупные» (“...par des papilles préanales moins rugueuses, plus grandes”). Структура супплементарных аппаратов этих видов практически полностью совпадает (Табл. 3). При этом следует учитывать ограниченное число исследованных экземпляров самцов во всех упомянутых работах. Так, *R. scallensis* описан по трём экземплярам (Schneider 1925), *R. husmanni* – по двум (Altherr 1958), далее этот вид был представлен одним самцом (Altherr 1968), пятью самцами (Juget 1969), двумя (Гагарин [Gagarin] 1989) и, наконец, в Ладожском озере были обнаружены 9 самцов. Далее в первоописании *R. scallensis* величина средних супплементов указана равной 18 мкм, около 1/4 ширины тела (Schneider 1925); для *R. husmanni* в первоописании эта величина равна 15 мкм, 1/3 ширины

Рис. 7–13. *Raritobrilus scallensis* (W. Schneider, 1925). 7 – голова самца (головные щетинки); 8 – стома (зубы); 9 – амфид; 10 – передний отдел тела; 11 – супплементарный аппарат; 12 – спикулы и рулёт; 13 – вульварный отдел самки. Шкалы: 5 мкм = 9; 10 мкм = 7, 8, 12; 20 мкм = 10, 12; 50 мкм = 11; 70 мкм = 13.

Figs 7–13. *Raritobrilus scallensis* (W. Schneider, 1925). 7 – head of male; 8 – stoma (teeth); 9 – amphid; 10 – anterior region; 11 – supplementary apparatus; 12 – spicules and gubernaculum; 13 – female vulvar region. Scale bars: 5 µm = 9; 10 µm = 7, 8; 20 µm = 10, 12; 50 µm = 11; 70 µm = 13.

Таблица 2. Морфометрия *Raritobrilus scallensis* (самцы).**Table 2.** Morphometric measurements of *Raritobrilus scallensis* (males).

Признаки/Characters	Ладога/Lake Ladoga (n = 9)	Schneider 1925 (n = 2)	Altherr 1958 (n = 1)	Juget 1969 (n = 5)	Zullini and Villa 2005 (n = 1)
L	2040–2314 (2232±31)	1865–2217 (2041)	1930	2250–2540 (2395)	1640
a	38.1–55.7 (46.6±)	20.0–22.8 (21.4)	45	45–51 (48)	44
b	4.6–5.2 (4.9±0.1)	4.0–4.4 (4.2)	4.7	5.3–5.5 (5.4)	4.3
c	9.0–13.4 (11.0±0.4)	10.6–15.3 (12.9)	10	10.2–11.6 (10.9)	9.4
c'	5.0–6.9 (6.2±0.2)	–	4.8	–	5.3
Ширина тела (Body width)	38–59 (49±3)	95	43	50	51
Пищевод (Esophagus)	440–485 (455±5)	486	411	444	380
Хвост (Tail)	190–240 (205±7)	158	193	230	
Анальный диаметр (Anal diameter)	32–36 (33±0.5)	–	36	–	32
NR%	30–35 (32±0.6)	–	–	–	–
Ширина головы (Head width)	28–30 (29)	–	–	31	~30
Головные щетинки (Cephalic setae)	14–17 (15)	–	16	16–18 (17)	19
Глубина стомы (Stoma depth)	24–29 (27)	–	18–21	–	17
Буккальная полость (Buccal cavity)	11–14×13–16 (12×14)	–	16×?	–	11×16
Spic	37–45 (40±1)	~40	45	44–46 (45)	47
SR	184–261 (223±6)	246–277 (261)	201	195	216

тела. В дальнейшем в р. Заале у предполагаемого *R. husmanni* (?) супплементы равнялись 13–16 мкм (Altherr 1968), в р. Волге – около 16 мкм, 1/3 ширины тела, в оз. Леман – 16–18 мкм, 1/3 ширины тела, в Ладожском оз. – 16–18 мкм, 1/3–1/4 ширины тела. При этом обращает на себя внимание величина индекса *a* формулы Де Мана у Шнейдера (Schneider 1925), что, возможно, связано с излишним сдавливанием препарата и, в свою очередь, влияет на отношение величины супплемента к ширине тела. Исходя из этого, совершенно очевидно, что такой признак, как относительная величина супплемента, не может служить дифференцирующим видовым признаком. Соответственно, сведение вида *R. husmanni* в синонимы к *R. scallensis* оправдано.

Дополнения к представленному материалу

Дополнение 1. В коллекцию ЗИН Ольгой Чабан были переданы пробы грунта (заилённый песок), собранные 28 июля 2022 г. в ручье у г. Оха в северной части о. Сахалин. В пробах были обнаружены нематоды нескольких видов, среди которых наибольший интерес представляет *R. scallensis*. Этот вид интересен не только с таксономической точки зрения, но и с точки зрения фаунистической. Дело в том, что в прес-

ных водах Сахалина и Курильских о-ов из более, чем 50 видов нематод, обнаруженных здесь (Гагарин [Gagarin] 1993, 2004), *R. scallensis* не упоминается. Более того, в указанных публикациях не упоминается даже род *Raritobrilus*. Сравнение материалов из Ладожского оз. и из сахалинского ручья показывает практически полную их идентичность (Табл. 4). Единственное отличие заключается в большей короткохвостости сахалинских представителей вида, не выходящей за рамки внутривидовой изменчивости тобрилид.

Дополнение 2. Обнаруженный на литорали оз. Байкал вид *Eutobrilus olkhonensis* Naumova et Gagarin, 2023 (Naumova and Gagarin 2023) со всей очевидностью должен быть отнесён к роду *Raritobrilus*. Этого требует устройство стомы (разделённые, неперекрывающиеся карманы) и супплементарного аппарата (близко от клоаки расположенный первый супплемент). Валидность вида *R. olkhonensis* sup. nov. сомнений не вызывает. Представитель рода *Raritobrilus* впервые отмечен в фауне Байкала.

Ключ для определения видов рода *Raritobrilus*

1(2). Длина тела, как правило, около 3 мм, хвост относительно короткий, индекс *c* у самок

Таблица 3. Структура супплементарного аппарата *Raritobrilus scallensis*.**Table 3.** Structure of the supplementary apparatus of *Raritobrilus scallensis*.

Признаки % (Characters) %	Ладога/Lake Ladoga (n = 8)	Schneider 1925 (n = 3)	Altherr 1968 (n = 1)	Juget, 1969 (n = 5)	Zullini and Villa 2005 (n = 2)
Cl-I/SR	13–20 (16±0.7)	16	19	18	20
I-II/SR	10–19 (13±1)	12	15	14	17
II-III/SR	19–26 (23±0.7)	23	21	23	22
III-IV/SR	14–21 (18±1)	18	16	17	16
IV-V/SR	11–17 (14±0.7)	16	14	15	13
V-VI/SR	12–19 (16±0.7)	14	14	13	13
Sp/L	1.6–1.9 (1.8)	2.0	2.1	1.9	2.9
Sp/SR	16–21 (19)	17	22	23	22
SR/L	7–11 (9)	12	10	8	13
Sp/Cl-I	102–136 (130)	107	115	132	107

Таблица 4. Морфометрия *Raritobrilus scallensis* (о. Сахалин).**Table 4.** Morphometric measurements of *Raritobrilus scallensis* (Sakhalin Island).

Признаки/Characters	Самка (n = 2)	Самец (n = 5)
L	2523–2815 (2669)	1825–2425 (2198±106)
a	36.6–37.1 (37.0)	30.4–49.8 (37.3±3.0)
b	4.8–5.4 (5.1)	4.2–5.8 (4.9±0.3)
c	10.6–10.8 (10.7)	12.2–17.5 (14.3±1.2)
c	5.4–5.6 (5.5)	3.2–5.1 (3.9±0.3)
Ширина тела (Body width)	68–77 (72)	43–70 (61±5)
Пищевод (Esophagus)	467–582 (524)	369–531 (454±34)
Хвост (Tail)	237–260 (248)	122–193 (157±13)
Анальный диаметр (Anal diameter)	42–49 (45)	33–45 (40±2)
V%	46	–
NR%	31–39 (35)	31–35 (32±0.5)
Пищевод – V (Esophagus – V)	694–728 (711)	–
V – анус (V – anus)	1125–1245 (1185)	–
V – анус/хвост (V – anus/tail)	4.7–4.8 (4.75)	–
Spic	–	46–52 (49±1)
SR	–	174–267 (221±16)
Ширина головы (Head width)	30–37 (35)	28–37 (33)
Головные щетинки (Cephalic setae)	11–18 (14)	13–19 (16)
Глубина стомы (Stoma depth)	29	32–37 (34)
Буккальная полость (Buccal cavity)	13–14 12–18 (13 15)	11–16 9–15 (13 12)

не ниже 11, у самцов не ниже 13, все супплементы почти одинаковых размеров. ... *R. steineri* (Mi-coletzky, 1925). Палеарктика.

2(1). Длина тела обычно менее 3 мм, хвост довольно длинный, индекс **c** у самок не выше 9, у самцов – не выше 16, супплементы разных размеров.

3(4). Длина спикул соответствует или несколько превышает расстояние между клоакой и первым супплементом, последний супплемент

мельче средних, нуль-супплемент между вторым и третьим супплементом. ... *R. scallensis* (W. Schneider, 1925). Палеарктика.

4(3). Длина спикул значительно превышает расстояние между клоакой и первым супплементом, последний супплемент такой же величины, как средние супплементы.

5(6). Нуль-супплемент между третьим и четвертым супплементами. ... *R. heptapapillatus* (Joubert et Heyns, 1979). Южная Африка.

6(5). Нуль-супплемент между вторым и третьим супплементами. ... *R. olkhonensis* (Naumova et Gagarin, 2023) Tsalolikhin syn. nov. Байкал.

БЛАГОДАРНОСТИ

Искренняя благодарность Татьяне Леонидовне Лазаревой за сбор материала в Ладожском озере у берегов о. Валаам, Ольге Александровне Чабан за сбор материала на о. Сахалин и Денису Владимировичу Туманову за помощь в микрофотографировании нематод.

ЛИТЕРАТУРА

- Altherr E. 1958.** Nématodes du bassin inférieur de la Weser et des dunes d Heligoland. Espèces nouvelles ou incomplètement décrites. *Mémoires de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles*, **12**(74): 45–63.
- Altherr E. 1968.** Nématodes de la nappe phréatique du réseau fluvial de la Saale (Turinge) et psammiques du Lac Stechlin (Bandenbourg du nord). *Limnologica*, **6**(2): 247–320.
- Andrássy I. 1964.** Süßwasser-nematoden aus den Grossen Gebirgsgegenden Ostafrikas. *Acta Zoologica Hungarica*, **10**: 1–59.
- Andrássy I. 2007.** Free-living nematodes of Hungary, II. Hungarian Natural History Museum, Budapest, 496 p.
- Eder R. and Kirchengast M. 1982.** The nematode-fauna of a polluted part of the River Mur (Styria, Austria). *Nematologia Mediterranea*, **10**(2): 127–134.
- Gagarin V.G. 1989.** New and rare species of the family Tobrilidae (Nematoda, Enoplida). *Zoologicheskii Zhurnal*, **68**: 18–25. [In Russian].
- Gagarin V.G. 1991.** Nematodes of the family Tobrilidae (Enoplida) from the Arctic water bodies. *Zoologicheskii Zhurnal*, **10**: 11–21. [In Russian].
- Gagarin V.G. 1993.** Free-living nematodes in freshwaters of Russia and adjacent lands. Gidrometeoizdat, Saint Petersburg, 352 p. [In Russian].
- Gagarin V.G. 2004.** Some tobrilids (Nematoda, Tobrilidae) from Kuril'skoe Lake (Kamchatka peninsula, Russia). *Zoologicheskii Zhurnal*, **83**: 526–535. [In Russian].
- Joubert A.P. and Heyns J. 1979.** Freshwater nematodes from South Africa. *Journal of the Limnological Society of Southern Africa*, **5**(1): 17–26.
- Juget J. 1969.** Description de quelques formes rares ou nouvelles de Nématodes libres du bassin du Léman. *Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences du Léman*, **70**(323): 141–173.
- Naumova T.V. and Gagarin V.G. 2023.** Two new nematode species of the genus *Eutobrilus* from lake Baikal (Russia). *Nature Conservation Research*, **8**(2): 106–112. <https://doi.org/10.24189/ncr.2023.012>
- Schneider W. 1925.** Freilebende Süßwassernematoden aus ostholsteinischen Seen. *Archiv für Hydrobiologie*, **25**: 536–584.
- Tsalolikhin S.Ya. 1981.** A revision of the genus *Tobrilus* (Nematoda, Tobrilidae). *Zoologicheskii Zhurnal*, **60**: 1302–1313. [In Russian].
- Tsalolikhin S.Ya. 1983.** Nematodes of the families Tobrilidae and Tripylidae of world fauna. Nauka, Leningrad, 232 p. [In Russian].
- Tsalolikhin S.Ya. 1985.** Nematodes of fresh and brackish waters of Mongolia. Nauka, Leningrad, 114 p. [In Russian].
- Tsalolikhin S.Ya. 1992.** Notes on the revision of the Tobrilidae (Nematoda, Enoplida). *Zoologicheskii Zhurnal*, **71**: 136–137. [In Russian].
- Tsalolikhin S.Ya. 2001.** Synopsis of the system of the family Tobrilidae (Nematoda: Enoplida). *Russian Journal of Nematology*, **9**(1): 19–24.
- Tsalolikhin S.Ya. 2011.** To the fauna of free-living nematodes of the Neva River basin. In: V.R. Alekseeva and S.Ya. Tsalolikhin (Eds). Aquatic invertebrate biodiversity in continental water-bodies. Saint Petersburg, Russkaya kolleksiya: 69–80. [In Russian].
- Zullini A. 2006.** Order Triplonchida. In: A. Eyualem, W. Traunspurger and A. Andrássy (Eds). Freshwater Nematodes. CABI-Publishing, Wallingford: 293–325.
- Zullini A. and Villa A.M. 2005 (2006).** Redescription of three tobrilids (Nematoda) from Altherr's collection using confocal microscopy. *Journal Nematode Morphology and Systematic*, **8**(2): 121–132.